

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA
CENTRO DE CIÊNCIAS NATURAIS E EXATAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE ANIMAL**

**ANÁLISE DO DESENVOLVIMENTO DAS
INTERAÇÕES SOCIAIS DO TANGARÁ *Chiroxiphia
caudata* (AVES, PIPRIDAE)**

DISSERTAÇÃO

Michele Santa Catarina Brodt

Santa Maria, RS, Brasil

2011

**ANÁLISE DO DESENVOLVIMENTO DAS INTERAÇÕES
SOCIAIS DO TANGARÁ *Chiroxiphia caudata*
(AVES, PIPRIDAE)**

por

Michele Santa Catarina Brodt

Dissertação apresentada ao Curso de Mestrado do Programa de Pós-graduação em Biodiversidade Animal, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para obtenção do grau de **Mestre em Ciências Biológicas, Área de concentração: Biodiversidade Animal**

Orientador: Prof. Nilton Carlos Cáceres

Santa Maria, RS, Brasil

2011

**Universidade Federal de Santa Maria
Centro de Ciências Naturais e Exatas
Programa de Pós-graduação em Biodiversidade Animal**

A Comissão Examinadora, abaixo assinada,
aprova a Dissertação de Mestrado

**ANÁLISE DO DESENVOLVIMENTO DAS INTERAÇÕES SOCIAIS
DO TANGARÁ *Chiroxiphia caudata* (AVES, PIPRIDAE)**

elaborada por
Michele Santa Catarina Brodt

como requisito parcial para obtenção do grau de
Mestre em Ciências Biológicas

COMISSÃO EXAMINADORA



Nilton C. Cáceres, Dr.



Renata Durães, Dra. (Tulane University)



Marilise Mendonça Krügel, Dra. (UFSM)

Santa Maria, 25 de fevereiro de 2011.

“O mundo muda constantemente,
e, na natureza,
ser constante seria uma inconstância”
(Abraham Cowley)

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES pela bolsa a mim concedida durante o período de realização deste trabalho.

Ao meu orientador, Nilton Cáceres, pelos ensinamentos, discussões e pelos auxílios na elaboração da dissertação. E, ainda, pela valiosa experiência e convivência promovida em campo, no Mato Grosso do Sul.

Ao meu esposo, Vinícius B. Rodrigues, pelo apoio incondicional desde a graduação, e, como não poderia ser diferente, no mestrado.

A minha família e à família do Vini, que sempre me apoiaram e me deram força para continuar estudando.

Ao Franchesco Della Flora, o Tchesco, que foi imprescindível para o desenvolvimento do projeto, desde o campo até as análises e revisões dos capítulos.

A todos que me ajudaram em campo, principalmente Giséli, Carol, Dinah, Mariane, Patrícia, Tainara e André, por me auxiliarem no anilhamento, coleta dos dados e acompanhamento em campo. Em especial à Marilise pelo auxílio com o anilhamento.

Ao Roberto e a Angélica pelo grande auxílio com o *software* para fazer os mapas.

Ao Seu Paulinho pelo chimarrão na hora do descanso e pelas conversas de grandes ensinamentos para a vida.

Aos proprietários das áreas de estudo: Paulo Roberto Papandreu e Roberto Scotti do Canto.

Agradeço também ao professor Ronai pelas maravilhosas fotos do tangará cedidas a mim.

Aos demais colegas do LAMAVE e do PPG Biodiversidade Animal.

A coordenadora do PPG, Sonia pela dedicação e por ser tão prestativa e solidária perante as dificuldades de transmissão do sistema de vídeo-conferência.

Aos membros da banca, Marilise Krugel, Renata Durães e Demétrio Guadagnin, por aceitarem o convite, pelas críticas e sugestões.

RESUMO

Dissertação

Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal
Universidade Federal de Santa Maria

ANÁLISE DO DESENVOLVIMENTO DAS INTERAÇÕES SOCIAIS DO TANGARÁ *Chiroxiphia caudata* (AVES, PIPRIDAE)

AUTORA: MICHELE SANTA CATARINA BRODT

ORIENTADOR: NILTON C. CÁCERES

Local e data da defesa: Santa Maria, 25 de fevereiro de 2011.

O tangará *Chiroxiphia caudata* é um pássaro da família Pipridae, cuja distribuição ocorre nas florestas Atlânticas do Brasil, da Argentina e do Paraguai. Os machos possuem sistema de leques poligínicos, no qual os machos se agregam em determinados locais e as fêmeas visitam para acasalar. Assim que a fêmea está presente no leque, iniciam-se as exibições de corte. Existe, entre os machos adultos, uma hierarquia de dominância linear, no qual somente o dominante, ou alfa, copula com a fêmea. O objetivo deste estudo foi analisar o desenvolvimento das interações sociais do tangará. O estudo foi realizado em duas áreas de floresta estacional decidual em Santa Maria, RS. O período de observação dos leques foi de outubro de 2009 a fevereiro de 2010. Os resultados foram divididos em dois capítulos. O primeiro trata da ascensão hierárquica dos machos adultos na ausência do macho dominante. Em um leque, havia um macho subordinado (gama) que participava de outro leque como alfa. Quando o macho dominante (alfa) deixou o leque principal, o beta deveria ocupar seu lugar, no entanto foi o gama quem o fez. Assim, propõem-se um sistema de leques principais e secundários para explicar as diferenças estruturais dos leques observados. O segundo capítulo trata do uso do espaço por diferentes machos adultos, conforme suas hierarquias, e jovens. Os machos adultos possuem áreas de vida de tamanho semelhante e a sobreposição espacial é maior quanto maior for o nível hierárquico dos indivíduos. No entanto, foi encontrada preferência por determinados poleiros, conforme o *status* do macho. Já as distâncias percorridas foram semelhantes.

Palavras-chave: alfa; área de vida; hierarquia; leque; Pipridae

ABSTRACT

Dissertation
Post-Graduate Program on Animal Biodiversity
Universidade Federal de Santa Maria

MONITORING THE DEVELOPMENT OF SOCIAL INTERACTIONS OF BLUE MANAKIN *Chiroxiphia caudata* (AVES, PIPRIDAE)

AUTHOR: MICHELE SANTA CATARINA BRODT

The blue manakin *Chiroxiphia caudata* is a bird of the Pipridae family with distribution in the Atlantic Forests of Brazil, Argentina and Paraguay. Males have a lekking polygynous system, aggregating in certain places that females visit to copulate. As soon as the female is at the lek, the courtship displays begin. There is a linear dominance hierarchy between adult males, in which only the dominant, or alpha, copulates with the female. The objective of this study was to examine the development of social interactions of the blue manakin. The study was conducted in two deciduous forest areas in Santa Maria, RS. Leks were observed from October 2009 to February 2010. Results are presented in two chapters. The first one reports the hierarchy ascension of adult males in the absence of the dominant male. In one lek there was a subordinated male (gamma), which participated in another lek as an alpha male. When the dominant male (alpha) left the main lek, the beta was expected to take its place. Nevertheless, it was the gamma that actually did. Thus, I propose a system of main and secondary leks to explain the structural differences of the observed leks. The second chapter reports the use of space by different adult males according to their hierarchies as well as by young males. Adult males presented home ranges of similar size and that overlap according to the hierarchical level of individuals. However, it was found a preference for certain perches according to the status of the male. Yet the distances traveled were similar.

Keywords: alpha; home range; hierarchy; lek, Pipridae

SUMÁRIO

Introdução geral	9
Bibliografia	10
CAPÍTULO 1	13
Ascensão hierárquica não linear no tangará <i>Chiroxiphia caudata</i> (Aves, Pipridae)	
Introdução	13
Material e métodos	14
Resultados	16
Discussão	19
Conclusão	21
Bibliografia	22
CAPÍTULO 2	24
Existe diferença na utilização do território e área de vida no sistema hierárquico do tangará?	
Introdução	24
Material e métodos	26
Resultados	30
Discussão	39
Conclusão	41
Bibliografia	42
Conclusões finais	45

INTRODUÇÃO GERAL

As aves da família Pipridae distribuem-se pela Região Neotropical (RIDGELY; TUDOR, 1994), principalmente em áreas de clima quente e úmido (ANCIÃES; PETERSON, 2009). Estas aves frugívoras são abundantes no sub-bosque da floresta (PRUM, 2000), sendo conhecidas pelo sistema de leques poligínicos que apresentam (SNOW, 1963; SICK, 1967). Neste sistema, os machos agrupam-se em determinados locais, onde vocalizam para atrair as fêmeas. Assim que as fêmeas estão presentes nos palcos de exibição, iniciam-se as elaboradas exibições de corte (BRADBURY; GIBSON, 1983). Devido a esse sistema, os indivíduos sofrem forte seleção sexual (ANCIÃES et al., 2009). Os membros dessa família possuem acentuado dimorfismo sexual, na qual os machos possuem plumagem colorida e as fêmeas são verde oliva (SNOW, 1963; PRUM, 1990). A família é composta por treze gêneros, dos quais *Chiroxiphia* é um grupo monofilético, possuindo cinco espécies (PRUM, 1990; ANCIÃES et al., 2009).

O tangará *Chiroxiphia caudata* ocorre na Floresta Atlântica, do sul da Bahia ao sul do Brasil, no Paraguai e no nordeste da Argentina (SICK, 1997; NAROSKY; YZURIETA, 2006). É essencialmente frugívoro complementando sua dieta com pequenos artrópodes (FOSTER, 1983; GALETTI; PIZO, 1996; LOPES et al., 2005). O macho adulto possui plumagem azul, com a cabeça preta e topete vermelho, enquanto a fêmea é totalmente verde. A primeira plumagem dos machos é muito semelhante a das fêmeas. Porém, após alguns meses, adquirem o topete laranja-avermelhado, e, após um ano, começam a transição para a plumagem definitiva, atingindo-a somente no terceiro ano (FOSTER, 1987; SICK, 1997; NAROSKY; YZURIETA, 2006), sendo que já no primeiro ano de vida estão aptos a reproduzir. No entanto, há um atraso na aquisição da plumagem definitiva, provavelmente devido à baixa probabilidade de sucesso reprodutivo dos jovens (FOSTER, 1987).

Os machos adultos são territorialistas, agrupando-se em leques, nos quais existe uma hierarquia de dominância linear que persiste por anos. A dominância é estabelecida através de interações agonísticas na ausência das fêmeas (FOSTER, 1977; MCDONALD, 1989a). Os machos adultos exibem danças nupciais elaboradas para as fêmeas (FOSTER, 1981; 1983). Essas danças podem ser de dois tipos, a “dança cooperativa”, em que vários machos dançam coordenadamente para a fêmea, ou a “dança solo”, na qual apenas o macho dominante realiza a exibição (FOSTER, 1981).

Essas danças ocorrem nos chamados “palcos” ou poleiros de corte, que consistem em galhos horizontais (FOSTER, 1981).

Por outro lado, as fêmeas são nômades na floresta e visitam os leques na procura de machos para copular. São elas as responsáveis pela construção do ninho e cuidado dos filhotes (FOSTER, 1981; SICK, 1997). As fêmeas são fiéis aos palcos de exibição, retornando ano após ano ao mesmo local para copular (MCDONALD; POTTS, 1994).

As alianças formadas pelos machos têm o propósito de reprodução e aumentam o sucesso na atração de fêmeas (MCDONALD, 1989b). As alianças cooperativas podem variar no tamanho e duração (WHITEHEAD; CONNOR, 2005). Para a maioria das espécies do gênero *Chiroxiphia* a cooperação é considerada obrigatória para ocorrer o acasalamento ([*Chiroxiphia pareola*], SNOW, 1963; SICK, 1967; [*Chiroxiphia linearis*], FOSTER, 1977; [*Chiroxiphia caudata*], FOSTER, 1981). Porém, em *Chiroxiphia lanceolata* há machos alfa solitários que se exibem para fêmeas, tendo sucesso reprodutivo menor do que de machos agregados (DUVAL, 2007).

A ascensão hierárquica em *C. caudata* é reconhecidamente linear (FOSTER, 1981), mas em *C. lanceolata* pode não ser, pois nesta espécie o sistema social é diferente, sendo que apenas dois machos são fixos ao território (DUVAL, 2007). Nessa mesma espécie, além do alfa e do beta, existem alguns indivíduos que são chamados de “machos não pareados”, pois participam de mais de um leque e geralmente não possuem parceiros fixos de dança (DUVAL, 2007), diferentemente do conhecido para *C. caudata* (FOSTER, 1981).

Estudos recentes mostram que o tangará apresenta diferença na área de vida entre os sexos, estação reprodutiva e não-reprodutiva e áreas fragmentadas e não fragmentadas (HAUSBAUER et al., 2008a). Alguns indivíduos conseguem se locomover entre fragmentos florestais (UEZU et al., 2005; HAUSBAUER et al., 2008a; 2008b), principalmente as fêmeas, que percorrem grandes distâncias, enquanto os machos adultos e jovens são mais sedentários, devido ao sistema reprodutivo de leques poligínicos (HAUSBAUER et al., 2008b; FOSTER, 1981).

BIBLIOGRAFIA

ANCIÃES, M.; PETERSON, A.T. Ecological niches and their evolution among Neotropical manakins (Aves: Pipridae). **Journal Avian Biology**, v.40, p. 591-604, 2009.

ANCIÃES, M.; DURÃES, R.R.; CERQUEIRA, M.C.; FORTUNA, J.R. SOHN, N.; COHN-HAFT, M.; FARIAS, I.P. Diversidade de piprídeos (Aves: Pipridae) Amazônicos: seleção sexual, ecologia e evolução. **Oecologia Brasiliensis** v.13, n.1, p. 165-182, 2009.

BRADBURY, J.W.; GIBSON, R.M. Leks and mate choice. In: Bateson P (ed) **Mate choice**. Cambridge: Cambridge University Press, p. 109–138, 1983.

DUVAL, E.H. Social organization and variation in cooperative alliances among male lance-tailed manakins. **Animal Behaviour**, v. 73, p. 391-341, 2007.

FOSTER, M. S. Odd couples in manakin: a study of social organization and cooperative breeding in *Chiroxiphia linearis*. **American Naturalist**, v.111, p. 845-853, 1977.

_____. Cooperative behavior and social organization of Swallow-Tailed Manakin (*Chiroxiphia caudata*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 9, p. 167-177, 1981.

_____. Social organization and behavior of the swallow-tailed manakin, *Chiroxiphia caudata*. **National Geographic Society**, v. 17, p. 313-320, 1983.

_____. Delayed maturation, neoteny, and social system differences in the manakins of the genus *Chiroxiphia*. **Evolution**, v. 41, n. 3, p. 547-558, 1987.

GALETTI, M.; PIZO, M.A. Fruit eating by birds in a forest fragment in southeastern Brasil. **Ararajuba**, v. 4, n. 2, p. 71-79, 1996.

HAUSBAUER, M.M.; STORCH, I.; PIMENTEL, R.G.; METZGER, J.P.W. Comparative range use by three Atlantic Forest understory bird species in relation to forest fragmentation. **Journal of Tropical Ecology**, v. 24, p. 291-299, 2008a.

HAUSBAUER, M.M.; STORCH, I.; LEU, S.; NIETO-HOLGUIN, J.P.; PIMENTEL, R.G.; KNAUER, F.; METZGER, J.P.W. Movements of Neotropical understory passerines affected by anthropogenic forest edges in the Brazilian Atlantic rainforest. **Biological Conservation**, v. 151, p. 782-791, 2008b.

LOPES, L.E.; FERNANDES, A.M.; MARINI, M.Â. Diet of some Atlantic Forest birds. **Ararajuba**, v. 13, n. 1, p. 95-103, 2005.

MCDONALD, D.B. Cooperation under sexual selection: Aged-graded changes in lekking birds. **American Naturalis**, v. 134, p. 709-730, 1989a.

_____. Correlates of male mating success in a lekking bird with male-male cooperation. **Animal Behaviour**, v. 37, p. 1007-1022, 1989b.

MCDONALD, D.B.; POTTS, W.K. Cooperative display and relatedness among males in a lek-mating bird. **Science**, v. 266, p. 1030–1032, 1994.

NAROSKY, T.; YZURIETA, D. **Birds of Argentina & Uruguay: A Field guide**. 15. ed. Buenos Aires: Vasquez Mazzini, 2006.

PRUM, R.O. Phylogenetic analysis of the evolution of display behavior in the Neotropical manakins (Aves: Pipridae). **Ethology**, v. 84, p. 202-231, 1990.

_____. Phylogeny, sexual selection and behavioral evolution of the Manakins (Pipridae) and Cotingas (Cotingidae). In: **A Ornitologia no Brasil: Pesquisa atual e perspectivas** (Alves MAS, eds). Rio de Janeiro: Universidade Estadual do Rio de Janeiro Press; 105-127, 2000.

RIDGELY, R.S.; TUDOR, G. **The birds of South America**. v. II – The Suboscine Passerines. Austin: University of Texas Press, 1994.

SICK, H. Courtship behavior in manakins (Pipridae): a review. **Living Bird**, v. 6, p. 5-22, 1967.

_____. **Ornitologia brasileira**. Rio de Janeiro: Nova Fronteira, 1997.

SNOW, D.W. The Evolution of manakin courtship display. **Proceedings of the International Ornithological Congress**, v. 13, p. 553-561, 1963.

UEZU, A.; METZGER, J.P.; VIELLIARD, J.M.E. Effects of structural and functional connectivity and patch size on the abundance of the seven Atlantic forest birds species. **Biology Conservation**, v. 123, p. 507-519, 2005.

WHITEHEAD, H.; CONNOR, R. Alliances I. How large should alliances be? **Animal Behaviour**, v. 69, p. 117-126, 2005.

CAPÍTULO I: ASCENSÃO HIERÁRQUICA NÃO LINEAR NO TANGARÁ *Chiroxiphia caudata* (AVES, PIPRIDAE)

RESUMO

Chiroxiphia caudata é uma ave da família Pipridae, que é caracterizada pelo sistema de leques poligínicos. Nessa espécie os machos apresentam uma hierarquia de dominância linear, em que, na ausência do macho dominante, o sucessor assume o posto de macho alfa. No presente estudo, descreve-se o comportamento de ascensão hierárquica dos machos adultos após o desaparecimento do macho dominante. O estudo foi realizado em uma Floresta Atlântica estacional do sul do Brasil. Para a realização das observações de campo, todos os machos adultos foram anilhados. Foi observado o macho gama ascender ao posto de macho alfa diferentemente do que se conhecia para a espécie. O gama participava de dois leques adjacentes, sendo que em um leque fazia o papel de gama (no leque principal, com mais adultos de hierarquia definida) e em outro, de alfa (no secundário, com poucos adultos e menos visitado pelas fêmeas). Segundo a literatura, quem era esperado ocupar a posição de alfa na ausência do macho dominante seria o macho beta. Porém, pelo fato de o gama possuir experiência em outro leque, tornou-se o dominante. Dessa forma, foi observado um sistema de leques principais e secundários para a espécie semelhante ao encontrado em outras espécies do gênero.

Palavras-chave: Macho alfa; hierarquia; interação social; Pipridae; leque

INTRODUÇÃO

Leque poligínico é um sistema de acasalamento em que machos se agregam em determinados locais para atrair as fêmeas para copular (BRADBURY; GIBSON, 1983). Os machos do tangará dançador, *Chiroxiphia caudata*, organizam-se em leque, que contém normalmente de quatro a seis machos, exibindo danças nupciais elaboradas (FOSTER, 1981; 1983b). Esse comportamento pode ocorrer de duas formas, quais sejam: “dança cooperativa” (*cooperative display*), em que vários machos dançam ao mesmo tempo para a fêmea, ou “dança solo” (*solo courtship displays*), na qual apenas o macho dominante dança para a fêmea (FOSTER, 1981).

Pode-se dizer que existe uma hierarquia de dominância linear baseada na interação entre os machos. Esta posição hierárquica permanece por anos e geralmente

está relacionada com a idade dos indivíduos, na qual o indivíduo mais velho, chamado macho alfa, ocupa a posição mais elevada no grupo (FOSTER, 1981). No entanto, em *C. lanceolata*, a idade não é um fator determinante para a posição hierárquica (DUVAL, 2007b).

O macho dominante do grupo se comporta como sentinela, vocalizando frequentemente para atrair a fêmea para corte (FOSTER, 1981; 1983b). Considera-se macho alfa aquele que interage agonisticamente com outro indivíduo na ausência da fêmea e se mostra dominante, sendo o único a fazer a dança solo e a copular a fêmea. Já o beta é aquele indivíduo que pode participar da dança cooperativa para a fêmea, mas que no final desta se ausenta para o alfa finalizar com a dança solo e/ou cópula (FOSTER, 1977; MCDONALD, 1989). O gama é um indivíduo que está frequentemente presente no território e participa das danças principalmente quando a fêmea não está presente, ou seja, nas danças de aprendizado (FOSTER, 1981).

Foster (1981) realizou um experimento de campo em dois leques de *C. caudata* na qual retirou o macho alfa. O resultado foi que o macho beta ocupou sua posição. Posteriormente, retirou-se o novo dominante e o seu subordinado (gama) passou para o maior nível hierárquico. Dessa forma, a autora concluiu que a ascensão hierárquica nessa espécie é linear. Porém, em *C. lanceolata* este padrão não é bem definido, mas na maioria dos casos o macho beta se torna alfa, com relatos de outro macho (sem parceiro) tornando-se dominante, já que nessa espécie apenas dois machos (alfa e beta) são fixos a um leque (DUVAL, 2007a). Embora não se tenha uma posição certa de qual é o verdadeiro padrão de ascensão de machos de menor hierarquia para o posto de macho alfa no gênero *Chiroxiphia*, levanta-se a hipótese, neste estudo, de que a ascensão dos machos ocorra entre indivíduos que participam de mais de um leque e que a linearidade na hierarquia de *C. caudata*, na ausência do macho dominante, não seja uma regra.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo:

O local do estudo encontra-se no município de Santa Maria, estado do Rio Grande do Sul, sul do Brasil (S 23°40'28,9" W 53°43'05.7"; 280 m acima do nível do mar). A vegetação é composta por Floresta Atlântica estacional decídua e apresenta vários estágios de sucessão florestal, que variam desde capoeiras a estágios avançados de mata secundária e remanescente de mata primária.

Köppen classifica o clima da região como pertencente ao grupo Cfa, com clima temperado, chuvoso e quente, sem estação seca definida (AYOADE, 1986). O mês mais frio apresenta uma temperatura média de 7°C (julho) ao passo que o mês mais quente, uma temperatura média acima de 22°C (janeiro). As precipitações são regulares por todo o ano com índices pluviométricos anuais entre 1500 mm a 1750 mm (PEREIRA et al., 1989).

Registro de dados:

Um leque foi amostrado nessa área (leque A). Porém, um indivíduo participava de outro leque adjacente, o leque C (distante 314m do leque principal), onde apenas o indivíduo que pertencia ao leque amostrado foi monitorado. Estes leques foram denominados principal (leque A) e secundário (leque C), pois no principal haviam três machos adultos, sendo os dois machos de maior hierarquia fixos a este local. Entretanto, o leque secundário possuía dois machos adultos, sendo que o macho dominante ausentava-se do leque para participar como subordinado no leque principal.

Os indivíduos foram capturados com redes de neblina e marcados com três anilhas plásticas (tamanho D) coloridas, com combinações únicas. O período de anilhamento foi de maio a outubro de 2009, no qual foram utilizadas cinco redes de neblina. O procedimento iniciava às 6h30min e finalizava às 16h30min, com um total de 395 horas de rede aberta.

As observações de campo foram realizadas no período reprodutivo da espécie, de outubro de 2009 a fevereiro de 2010 (SICK, 1997). A duração de cada observação foi de cinco horas diárias, alternando-se entre os turnos da manhã (7h-12h) e tarde (12h-17h). No total, foram realizadas 135 horas de observação durante 27 dias. Para tanto, foi escolhido o método de amostragem focal e sequencial (LEHNER, 1996), utilizando binóculos com 8x40 e 7x35 de aumento. A amostragem sequencial foi utilizada somente nas interações entre os indivíduos, como nas exhibições de corte e interações agonísticas, enquanto o método focal foi utilizado no restante das observações. As observações foram feitas por dois ou três observadores, que acompanhavam os indivíduos assim que eram encontrados.

Considera-se ponto amostral qualquer árvore utilizada como poleiro em que o animal tenha permanecido por pelo menos 15 segundos, seja para atividade reprodutiva, forrageamento ou vocalização. Novos pontos foram considerados somente se localizados pelo menos a 4 m de distância de pontos previamente marcados.

Análise estatística:

O teste t foi usado para avaliar se houve diferença no tempo de permanência no principal poleiro de corte (ponto 2) e de vocalização (ponto 8) entre o primeiro alfa (alfa A) e o macho dominante que ocupou sua posição hierárquica na ausência do primeiro alfa (alfa A'). Tais poleiros foram selecionados devido a que foram os mais utilizados na estação reprodutiva monitorada. O poleiro de corte foi escolhido pelo fato da maioria das danças para as fêmeas terem ocorrido nesse local, e ainda ter sido utilizado ao longo de toda a estação reprodutiva, diferentemente dos outros dois poleiros de corte, que foram utilizados apenas em um determinado período (Capítulo 2). Já o poleiro de vocalização foi o mais alto (11 m) do leque amostrado e situado entre os dois poleiros de corte mais utilizados.

O teste binomial foi usado para verificar se houve diferença na frequência de visitação dos poleiros de corte pelo alfa A e alfa A', levando em conta o esforço amostral, que fora diferente entre os dois indivíduos. O teste t foi usado para verificar se houve diferença no tempo de vocalização diário entre o alfa A e o alfa A'. Já o teste de Kruskal-Wallis foi utilizado para verificar se existe diferença no tempo de vocalização diária entre todos os indivíduos.

O teste G foi realizado para verificar se houve diferença na frequência das danças entre alfa A e alfa A'. Foi realizado o teste binomial considerando o esforço amostral em minutos para verificar se houve diferença nas frequências de danças de aprendizado com jovens, danças para a fêmea, danças cooperativas, danças solo e cópulas entre ambos machos alfas. O teste t foi usado novamente para verificar se houve modificação no comportamento do macho beta com a mudança de indivíduo alfa e, para isso, foi utilizado o tempo de permanência dele nos principais poleiros de corte ($n = 105$) e de vocalização ($n = 35$) nos períodos do alfa A (prévio) e do alfa A' (posterior).

Os dados que não eram homocedásticos foram transformados em Log para adequação à premissa de homocedasticidade. Para o teste de Kruskal-Wallis foi considerado o teste *post-hoc* de Dunn para comparação entre indivíduos. Para realização dos testes foi utilizado o programa BioEstat 5.0 (AYRES et al., 2007).

RESULTADOS

Durante o mês de outubro e a primeira metade de novembro, o leque A era composto por três machos adultos (alfa A, beta A e gama A). Durante esse período, o

macho alfa A exercia sua função de macho dominante, auxiliado nas exibições de corte pelo beta A e mais raramente pelo gama A.

O gama A, por sua vez, participava, além do leque principal, também de um leque secundário, no qual exercia o papel de macho dominante. Naquele leque, o gama A foi observado realizando uma dança cooperativa com seu subordinado e, após, a dança solo, mas não houve cópula. O local onde o gama A foi observado foi chamado de leque secundário, e foi denominado dessa maneira porque era composto por um macho dominante, que se ausentava do seu território para participar como subordinado no leque principal, além de ter um indivíduo adulto como seu subordinado, o qual o auxiliava nas exibições de corte.

Na segunda metade do mês de novembro, após uma captura acidental na rede de neblina, que fora armada para apanhar indivíduos não marcados de *C. caudata*. O alfa A deixou o leque principal e nunca mais foi visto. Na ausência do alfa A, apesar da expectativa de que o macho beta se tornasse o novo alfa do leque, foi o macho gama A quem o fez, tornando-se assim o novo alfa (A'). Portanto, o alfa A foi monitorado durante 10 dias de amostragem e o alfa A', por 17 dias durante a estação reprodutiva.

O alfa A' passou a ocupar os poleiros principais que eram utilizados pelo alfa A para vocalização ($t = -1,05$; g.l. = 149; $p = 0,291$) e corte ($t = 4,21$; g.l. = 72; $p < 0,001$), não diferindo do alfa A em termos de tempo de permanência no poleiro de vocalização e diferindo no poleiro de corte, que foi utilizado mais intensamente pelo alfa A'.

O teste binomial para frequência de visitação do poleiro de corte principal não foi significativo ($Z = -1,16$; $p = 0,244$), indicando que ambos os alfas utilizaram o poleiro de corte principal com frequências semelhantes.

O tempo de vocalização diário também não foi significativamente diferente entre o alfa A e alfa A' ($t = -0,03$; g.l. = 25; $p = 0,974$), indicando que o novo alfa vocalizou tanto quanto o antigo alfa nos poleiros de vocalização (Figura 1.1). Também se pode observar a mudança comportamental desse indivíduo, que ascendeu na hierarquia. Este indivíduo vocalizava em baixa intensidade quando participava como gama no leque principal. Quando deixava o leque principal e atuava como alfa no leque secundário (alfa C) seu tempo de vocalização diária era maior. Porém, o acréscimo no tempo de vocalização foi mais evidente quando este indivíduo se tornou alfa A' posteriormente (Figura 1.1).

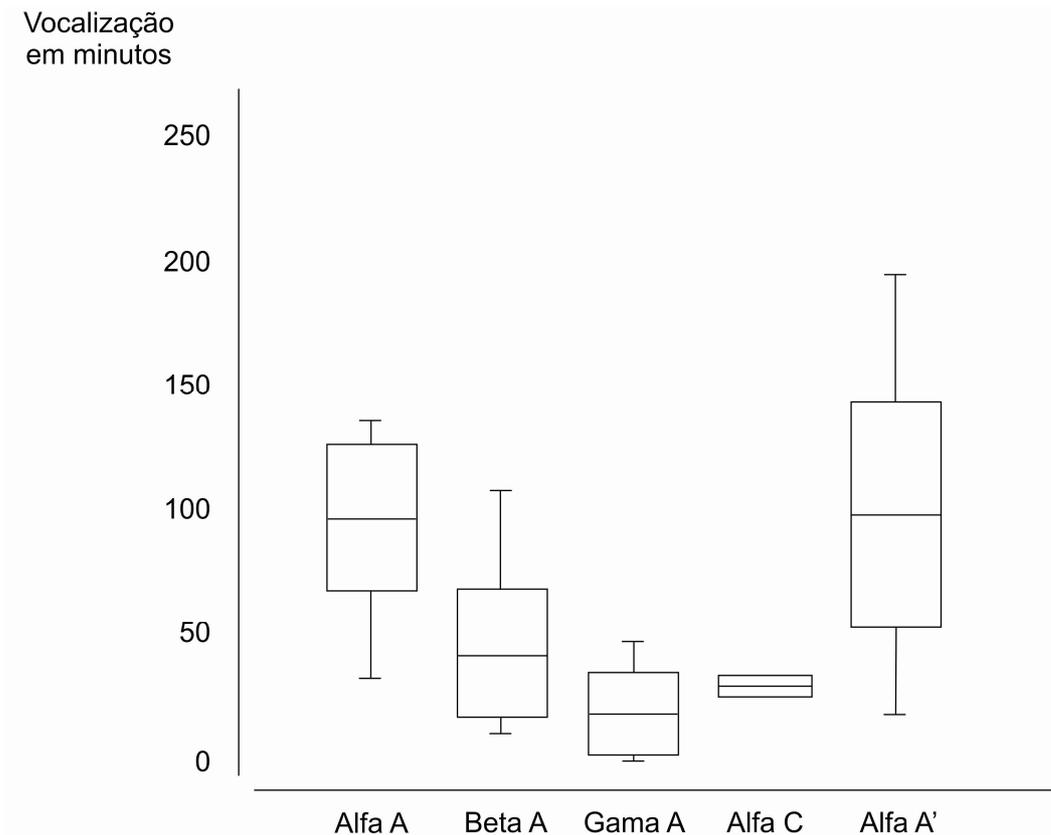


Figura 1.1: Duração do tempo de vocalização diária acumulado em minutos dos diferentes níveis hierárquicos de machos de *Chiroxiphia caudata*. A barra horizontal do *box* corresponde ao tempo médio, os *boxes* correspondem ao desvio padrão e as barras verticais correspondem ao tempo mínimo e máximo de vocalização diária. Gama A, alfa C e alfa A' são o mesmo indivíduo, sendo que gama A participava do leque principal e alfa C do leque secundário concomitantemente. Já o alfa A' é o indivíduo que ascendeu hierarquicamente a partir do posto de gama A, com a saída definitiva do alfa A do leque principal.

O tempo de vocalização diária entre todos os indivíduos foi significativo ($H = 33,66$; g.l. = 4; $p < 0,0001$), sendo que as diferenças significativas foram encontradas entre alfa A e beta A ($Z = 2,87$; $p < 0,05$), alfa A e gama A ($Z = 4,43$; $p < 0,05$), beta A e alfa A' ($Z = 3,56$; $p < 0,05$) e gama e alfa A' ($Z = 4,75$; $p < 0,05$).

As frequência das danças não foram diferentes entre o alfa A e o alfa A' ($G = 1,83$; g.l. = 4; $p = 0,764$), mas o número de visitas de fêmeas e danças cooperativas diferiu (Tabela 1.1).

Tabela 1.1: Número de danças desempenhadas pelos machos alfa A e alfa A' de *Chiroxiphia caudata* em uma área de floresta estacional em Santa Maria, sul do Brasil.

	Alfa A	Alfa A'	Teste Binomial
Danças de aprendizado com jovens	4	4	$Z = 0,62; p = 0,593$
Danças para a fêmea	10	6	$Z = 2,17; p = 0,029$
Danças cooperativas	8	3	$Z = 2,77; p = 0,022$
Danças solo	6	6	$Z = 0,76; p = 0,444$
Cópulas	3	3	$Z = 0,54; p = 0,598$

O tempo de permanência do macho beta nos poleiros de corte principal não modificou com a mudança do alfa ($t = -0,79$; g.l. = 37; $p = 0,431$). O mesmo ocorreu para o poleiro de vocalização principal ($t = -1,37$; g.l. = 13; $p = 0,190$).

O macho beta, durante o domínio do alfa A, não desempenhou nenhuma dança solo, nem cópula, participando de oito danças cooperativas. Entretanto, em um poleiro isolado e não usual, o macho beta tentou iniciar dança solo para uma fêmea, mas ela não permaneceu no local. O macho beta não executou nenhuma dança solo no período em que o alfa A' foi o dominante, porém participou de três danças cooperativas. O macho beta nunca foi observado fora do domínio do leque principal.

DISCUSSÃO

A ascensão hierárquica em *C. caudata* era reconhecidamente uma ascensão linear, na qual cada membro subiria um nível hierárquico por vez (FOSTER, 1981; MCDONALD; POTTS, 1994). No entanto, não foi o que se observou aqui, pois o gama ascendeu dois níveis e o beta permaneceu no mesmo nível hierárquico. Assim, o macho gama ocupou o lugar do beta na hierarquia local.

O alfa A' desempenhou suas atividades de forma muito semelhante ao antigo dominante. Porém, ocorreu uma modificação no tempo de utilização de certos poleiros, como o de corte principal, pois há uma mudança na utilização dos poleiros ao longo da estação reprodutiva de *C. caudata* e alguns passam a ser mais utilizados que outros (observação pessoal). O alfa A' utilizou o poleiro de corte principal mais intensamente que o antigo alfa, já que todas as danças para as fêmeas no período de domínio do alfa A' ocorreram nesse local, enquanto o antigo alfa utilizou outros dois poleiros de corte além desse. Uma variação na utilização dos poleiros também é possível pelo fato do alfa A ter sido observado no início da estação reprodutiva, enquanto o alfa A' foi observado

da metade para o fim da estação reprodutiva (FOSTER, 1981; SICK, 1997). No entanto, a frequência de visitação dos poleiros de corte e vocalização foi semelhante, mantendo o padrão de alfa.

As aves em geral possuem um padrão de comportamento, pois a manutenção da flexibilidade comportamental é energeticamente cara, pois envolve mudanças no circuito neural e/ou endócrino (NIVEN; LAUGHLIN, 2008). No entanto, alguns indivíduos são capazes de ajustar estrategicamente seu comportamento para maximizar a sua aptidão (ROFF, 1994). Muitas mudanças de comportamento são lentas, pois envolve mudanças fisiológicas nos indivíduos (CHKLOVSKII et al., 2004), porém o gama A comportava-se de forma diferenciada ao mesmo tempo, mas em locais diferentes. Isto deve-se a flexibilidade comportamental devido a expressão de um conjunto de características que permitem aos indivíduos a maximizar seu desempenho em um determinado contexto (FUTUYMA; MORENO, 1988; WILSON, 1998), no caso, a experiência de macho dominante em leque adjacente. Esta plasticidade comportamental nunca foi descrita para a espécie, mas sabe-se que o comportamento pode variar entre as populações, em função da história natural específico (DUCKWORTH, 2010), talvez pelo fato de o local de estudo ser limite de distribuição da espécie.

O novo alfa vocalizou tão intensamente quanto o antigo, mas obteve menos visitas de fêmeas que o alfa A, fato que também pode ser explicado por estar no fim da estação reprodutiva (FOSTER, 1981). Porém, percebe-se que o alfa A' desempenhou mais danças solo que cooperativas, ao contrário do primeiro alfa. E ainda obteve o mesmo número de cópulas que o antigo alfa, demonstrando sua capacidade de macho dominante e ainda por as danças solo serem mais efetivas que as danças cooperativas, portanto obteve maior sucesso (DUVAL, 2007b).

Dessa maneira, propõe-se um sistema de leque principal e secundário para *C. caudata* na estratégia de escolha de áreas de leque por machos em desenvolvimento, semelhante ao observado por DuVal (2007a) em *C. lanceolata*, para os machos alfa e beta.

Nos leques principais os machos de maior hierarquia seriam fixos a um único leque, enquanto os machos de menor hierarquia não possuiriam áreas de vida restritas a apenas um leque. Em leques secundários os machos dominantes seriam os que participam de mais de um leque, ou seja, no leque principal seria um indivíduo subordinado e no leque secundário, um indivíduo dominante, no qual participa de

danças cooperativas com subordinados e pode realizar danças solo. Nos leques principais, observa-se maior presença de fêmeas e conseqüentemente mais cópulas, pois esse grupo é mais bem estruturado, contendo no mínimo três machos adultos. Este então se torna um leque mais visado pelos machos em desenvolvimento, já que as fêmeas tendem a ser fiéis aos leques, visitando-os nas estações reprodutivas, ano após ano (MCDONALD; POTTS, 1994).

Os leques secundários são menos apreciados pelas fêmeas possivelmente pela baixa qualidade das danças (FOSTER, 1983a) ou pela baixa taxa de vocalizações dos machos (DUVAL, 2007b; DURÃES, 2008), já que o macho dominante neste leque se ausenta para participar como subordinado em outro leque. Acredita-se que uma possível explicação para esse sistema é que seja mais promissor começar o *status* de alfa já com as alianças cooperativas de seus subordinados, do que iniciar como alfa solitário (DUVAL, 2007b) e ainda pelo fato de os indivíduos de menor hierarquia beneficiam-se ao viver em grupo, pois aprendem observando o dominante, aumentando seu desempenho, diminuindo o interrompimento de danças e levando a um maior sucesso reprodutivo (FOSTER, 1983).

Assim, o gama A tornou-se alfa A' provavelmente pelo fato de possuir experiência como macho dominante no leque secundário, atuando até em danças solo e vocalizando como sentinela naquele leque (FOSTER, 1983b). Isso ocorre devido a que a participação nas danças está correlacionada ao sucesso de acasalamento em diversas espécies (MACKENZIE et al., 1995).

CONCLUSÃO

Os machos de *Chiroxiphia caudata* não são fixos a um único leque, podendo participar com um nível hierárquico diferente em leques vizinhos. Da mesma maneira, a ascensão hierárquica na ausência do macho dominante não ocorre, estritamente, de forma linear, sendo que machos subordinados, com mais experiência ganha em leques secundários, podem ascender mais rapidamente no leque principal.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior pela bolsa de estudo. Agradecemos também ao ICMBIO pela licença de anilhamento das aves (número 20920-1), bem como aos colegas e amigos que nos auxiliaram no trabalho de campo.

BIBLIOGRAFIA

AYOADE, J.O. **Introdução à climatologia para os trópicos**. São Paulo: Difel, 1986.

AYRES, M.; AYRES J.R, M.; AYRES, D.L.; SANTOS, A.A.S.; AYRES, L.L. **Bioestat**. Belém, Brasil. 2007.

BRADBURY, J.M.; GIBSON, R.M. Leks and mate choice In: Bateson P (ed) **Mate choice**. Cambridge University Press, Cambridge, p. 109–138, 1983.

CHKLOVSKII, D.B.; MEL, B.W.; SVOBODA, K. Cortical rewiring and information storage. **Nature**, v. 431, p. 782-788, 2004.

DUCKWORTH, R.A. Evolution of personality: developmental constraints on behavioral flexibility. **The Auk**, v. 127, n.4, p. 752-758, 2010.

DURÃES, R.; LOISELLE, B.A.; BLAKE, J.G. Spatial and temporal dynamics at manakin leks: reconciling lek traditionality with male turnover. **Behavior Ecology Sociobiology**, v.62, p. 1947-1957, 2008.

DUVAL, E.H. Adaptatives advantages of cooperative courtship for subordinate male lanced-tailed manakin. **American naturalis**, v. 169, n.4, p.423-432, 2007a.

_____. Social organization and variation in cooperative alliances among male lance-tailed manakin. **Animal behavior**, v. 73, p. 391-401, 2007b.

FOSTER, M.S. Odd couples in manakin: a study of social organization and cooperative breeding in *Chiroxiphia linearis*. **American Naturalist**, v.111, p. 845-853. 1977.

_____. Cooperative behavior and social organization of Swallow-Tailed Manakin (*Chiroxiphia caudata*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 9, p. 167-177, 1981.

_____. Disruption, dispersion and dominance in lek-breeding birds. **American Naturalist**, v. 122, p. 53-78, 1983a.

_____. Social organization and behavior of the swallow-tailed manakin, *Chiroxiphia caudata*. **National Geographic Society**, v. 17, p. 313-320, 1983b.

FUTUYMA, D.J.; MORENO, G. The evolution of ecological specialization. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 19, p. 207–233, 1988.

LEHNER, P.N. **Handbook of ethological methods**. Cambridge: Cambridge University Press, 1996.

MACKENZIE, A.; REYNOLDS, J.D.; BROWN, V.J.; SUTHERLAND, W.J. Variation in male mating success on leks. **American Naturalist**, v. 145, p. 633-652, 1995.

MCDONALD, D. Cooperation under sexual selection: Age-graded changes in lekking birds. **American Naturalist**, v. 134, p. 709-730, 1989.

MCDONALD, D.B.; POTTS, W.K. Cooperative display and relatedness among males in a lek-mating bird. **Science**. v 266, p. 1030-1032, 1994.

NIVEN, J.E.; LAUGHLIN, S.B. Energy limitation as a selective pressure on the evolution of sensory systems. **Journal of Experimental Biology**, v. 211, p. 1792-1804, 2008.

PEREIRA, P.R.B.; NETTO, L.D.R.G.; BARIN, C.J.A. Contribuição a geografia do município de Santa Maria: Unidades da paisagem. **Geografia- Ensino & Pesquisa**, v. 3 p. 37-68, 1989.

ROFF, D.A. **Evolutionary Quantitative Genetics**. New York: Chapman & Hall, 1997.

SICK, H. **Ornitologia brasileira**. Rio de Janeiro: Nova Fronteira, 1997.

WILSON, D.S. Adaptive individual differences within single population. **Philosophical transactions of the Royal Society of London**, v. 353, p. 199-205, 1998.

CAPÍTULO II: ORGANIZAÇÃO ESPACIAL DOS MACHOS DO TANGARÁ *Chiroxiphia caudata* (AVES, PIPRIDAE)

RESUMO

Os machos de *Chiroxiphia caudata* organizam-se em leques poligínicos, no qual os machos adultos são territorialistas e mantêm dominância sobre os machos de menor hierarquia. Os machos utilizam determinados poleiros para exibir-se para as fêmeas, que visitam estes locais. Foi verificado o tamanho e a forma da área de vida e territórios dos machos, conforme a hierarquia, bem como a sobreposição de suas áreas de vida. Também foi verificado se os machos possuem preferência por determinados poleiros e se percorrem distâncias semelhantes. As hipóteses são as de que os machos adultos possuam áreas de vida e sobreposição semelhantes. Portanto, devem percorrer as mesmas distâncias, mas devem preferir poleiros diferentes. O estudo foi realizado em duas áreas de floresta estacional decidual em Santa Maria, RS. O período de observação dos leques foi de outubro de 2009 a fevereiro de 2010. As hipóteses foram apoiadas, pois não foram encontradas diferenças significativas no tamanho e na forma das áreas de vida. A sobreposição foi maior entre os níveis de maior hierarquia. Também foi observada preferência por determinados poleiros nos diferentes níveis hierárquicos, mas os deslocamentos foram semelhantes entre os indivíduos hierarquicamente organizados. Assim, foi proposto para *C. caudata* um sistema de leques principais e secundários para explicar o comportamento diferenciado na mesma hierarquia em diferentes leques estudados.

Palavras-chave: Área de vida; Território; Leque poligínico; Sobreposição espacial; Sistema hierárquico.

INTRODUÇÃO

“Área de vida” é comumente definida como a área em que os indivíduos realizam suas atividades normais, como forragear, acasalar ou cuidar da prole (BURT, 1943). Por outro lado, “território” pode ser definido como qualquer área defendida (NOBLE, 1939), e os vários tipos de territórios variam conforme as espécies. Algumas aves utilizam território pelos recursos alimentares disponíveis, outros para atrair

parceiros, ou para defender a paternidade, ou ainda para proteger os ninhos (NICE 1941; ANICH et al., 2009).

No sistema de acasalamento conhecido por leque poligínico (*lek*), machos se agregam em determinados locais e vocalizam para atrair as fêmeas. Assim que as fêmeas estão presentes no palco, iniciam as exibições, que consistem em complexos rituais situados em determinados poleiros ou palcos (BRADBURY; GIBSON, 1983). Essas cerimônias nupciais são características da família Pipridae, os dançarinos (SICK, 1997). Devido ao sistema reprodutivo de leque poligínico, essa família está sobre forte atuação da seleção sexual (ANCIÃES et al., 2009).

Os machos do tangará, *Chiroxiphia caudata*, organizam-se em leques que contêm normalmente de quatro a seis machos (FOSTER, 1981; FOSTER, 1983). Porém, não se sabe o quanto de área de vida e território é compartilhado por esses indivíduos. As fêmeas são geralmente nômades e percorrem grandes distâncias quando comparadas aos machos que são territorialistas (UEZU et al., 2005; HAUSBAUER et al., 2008a; 2008b).

Pode-se dizer que existe uma hierarquia de dominância linear baseada na interação entre os machos. E essa posição hierárquica permanece por anos. O macho dominante do grupo se comporta como sentinela, vocalizando frequentemente para atrair a fêmea para dança cooperativa ou corte (FOSTER, 1981). As danças podem ser de dois tipos, a “dança cooperativa” (*cooperative display*), na qual vários machos dançam para a fêmea ou a “dança solo” (*solo courtship displays*), em que apenas o macho dominante dança para a fêmea (FOSTER, 1981). Considera-se macho alfa aquele que interage agonisticamente com outro indivíduo e se mostra dominante, o único capaz de realizar a dança solo e copular a fêmea. Já o macho beta é aquele indivíduo que pode participar da dança cooperativa para a fêmea, mas que no final desta se ausenta para o alfa finalizar com a dança solo (FOSTER, 1977; MCDONALD, 1989).

Estudos recentes mostram que o tangará possui diferença na área de vida entre os sexos, estação reprodutiva e não-reprodutiva e áreas fragmentadas e não fragmentadas (HAUSBAUER et al., 2008a). Esses indivíduos conseguem se locomover entre fragmentos florestais (UEZU et al., 2005; HAUSBAUER et al., 2008a; 2008b), principalmente as fêmeas, que são capazes de percorrer grandes distâncias, enquanto os machos adultos e jovens são mais sedentários, devido ao sistema reprodutivo de leques poligínicos (FOSTER, 1981; HAUSBAUER et al., 2008b).

É importante destacar que na literatura ainda são restritos os estudos que abordam assuntos como o comportamento social, especialmente para aves neotropicais. A distribuição espacial de machos em diferentes hierarquias é importante por influenciar diretamente no sucesso reprodutivo e conseqüentemente na dinâmica populacional (CARPENTER, 1987; FORMICA et al., 2004).

Assim, com o intuito de aprofundar o conhecimento sobre o uso do espaço de machos de *C. caudata* no período reprodutivo, os objetivos deste estudo são: a) verificar o tamanho, a forma da área de vida e território e a sobreposição das áreas de vida dos machos de *C. caudata*; b) verificar se a utilização de determinados poleiros e os movimentos diários variam conforme a hierarquia. As hipóteses são de que os machos adultos possuem áreas de vida de tamanho semelhantes e menores que os jovens. Então, a sobreposição das áreas de vida dos machos adultos deve ser grande. Da mesma maneira, não deve haver diferença nas distâncias percorridas na área de leque, mas deve ocorrer preferência por certos poleiros, devido às diferenças nos papéis hierárquicos. Porém, espera-se que machos com menor participação em danças cooperativas se afastem com maior frequência do centro da área de leque.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo:

O estudo foi realizado em duas áreas localizadas no município de Santa Maria, estado do Rio Grande do Sul, Brasil. As áreas estão localizadas na escarpa sul do Planalto Meridional brasileiro.

A área A (Morro do Elefante) está localizada nas coordenadas S 23°40'28,9" e W 53°43'05,7", a uma altitude média de 280 m acima do nível do mar. Já a área B (Boca do Monte), situada a 17 km da área A, está localizada nas coordenadas S 29°38'05,0" e W 53°54'03,8", com altitude média de 151 m. Em ambas as áreas a vegetação é composta por floresta estacional decídua e apresenta vários estágios de sucessão florestal, que variam desde capoeiras a estágios avançados de mata secundária e remanescente de mata primária.

Köppen classifica o clima da região como pertencente ao grupo Cfa, com clima temperado, chuvoso e quente, sem estação seca definida (AYOADE, 1986). O mês mais frio apresenta temperatura média de 7°C (julho), ao passo que o mês mais quente atinge temperatura média acima de 22°C (janeiro). As precipitações são regulares por todo o

ano, com índices pluviométricos anuais entre 1500 mm e 1750mm (PEREIRA et al., 1989).

Registro de dados:

Foi amostrado um leque por área. Os indivíduos foram capturados com redes de neblina e marcados com três anilhas plásticas (tamanho D) coloridas com combinações únicas. Tendo como base a classificação proposta por Foster (1987), consideram-se os machos com plumagem verde e os sem topete como “juvenis”, os verdes com topete como “pós-juvenis” e os com plumagem em transição, azul com verde, como “subadultos”. No momento do anilhamento os machos juvenis poderiam ser confundidos com fêmeas, e a comprovação do sexo foi realizada ao longo das observações de campo.

Todos os adultos pertencentes aos leques estudados foram anilhados. O período de anilhamento foi de maio a outubro de 2009, no qual foram utilizadas 5 redes de neblina. O procedimento iniciava às 6h30min e finalizava às 16h30min, com um total de 1000 horas de rede aberta.

As observações de campo foram realizadas no período de outubro de 2009 a fevereiro de 2010 na área A, e de outubro de 2009 a janeiro de 2010 na área B, pelo fato de os indivíduos deste leque terem se dispersado após uma tempestade e da descaracterização do ambiente. O período de estudo compreende o período reprodutivo da espécie (FOSTER, 1981; SICK, 1997). A duração de cada observação foi de cinco horas diárias, alternando-se entre os turnos da manhã (7h-12h) e tarde (12h-17h). No total, foram realizadas 320 horas de observação, sendo 180 horas na área A e 140 horas na área B.

Os métodos de amostragem foram focal e seqüencial (LEHNER, 1996) utilizando binóculos com 8x40 de aumento. A amostragem sequencial foi utilizada somente nas interações entre os indivíduos, como nas exibições de corte. No restante das observações, foi utilizado o método focal. As observações foram feitas por dois ou três observadores, que acompanhavam o deslocamento dos indivíduos, dando preferência para observação de juvenis, pós-juvenis, subadultos, adultos de menor hierarquia e adultos de alta hierarquia, em ordem decrescente. A ordem de preferência foi selecionada com base na dificuldade de se encontrar jovens, uma vez que possuem plumagem inconspícua e vocalizam pouco (SICK, 1997). Os indivíduos, uma vez que encontrados, eram seguidos até não possuir contato visual ou sonoro através de uma

busca ativa. Quando encontrado outro indivíduo de maior prioridade o observado de menor prioridade era abandonado.

Para obtenção de dados de área de vida, bem como de distâncias de deslocamentos, cada ponto amostral utilizado foi primeiramente marcado com fitas coloridas e, ao término das observações, os pontos foram registrados utilizando GPS, com precisão de 5m. Considera-se ponto amostral qualquer árvore utilizada como poleiro em que o animal tenha permanecido por pelo menos 15 segundos, seja para atividade reprodutiva, forrageamento ou vocalização. Novos pontos foram considerados somente se localizados pelo menos a 4 m de distância de pontos previamente marcados.

Para mensurar a área de vida de cada indivíduo foi utilizado o método do polígono mínimo convexo (ODUM; KUENZLER, 1955) utilizando o programa GPS TrackMaker Pro (FERREIRA, 2008). Como território, foi considerada a área formada pelos poleiros de vocalização e os poleiros de corte utilizados por pelo menos 3 dias, para evitar poleiros usados esporadicamente (DURÃES et al., 2008). Pelo fato de os jovens não vocalizarem e não possuírem territórios fixos, seus territórios não foram mensurados. Para calcular a porcentagem de sobreposição de áreas de vida e territórios também foi utilizado o GPS TrackMaker Pro. Dessa maneira, apenas locais utilizados a cada dois indivíduos foram considerados como áreas sobrepostas.

A distância máxima diária percorrida por cada indivíduo foi calculada a partir do ponto central entre os poleiros de corte utilizados pelo grupo, no período reprodutivo, até o ponto mais distante onde o indivíduo foi observado no dia. Foi calculada a média dessas distâncias máximas diárias.

A frequência de utilização dos poleiros foi calculada como o número total de vezes que o indivíduo visitou o poleiro em cada dia.

Para as análises envolvendo hierarquia foi estipulado um *rank* no qual o valor 1 corresponde ao alfa, 2 corresponde ao beta e 3 ao gama.

Análise estatística:

Para as análises estatísticas foram considerados apenas indivíduos com no mínimo 500 minutos de observação. Os dados não-normais e heterocedásticos foram logaritimizados (Log 10) para utilizar estatística paramétrica. Porém, em alguns casos, não foi possível a utilização de estatística paramétrica. Na utilização de ANOVA, foi considerado o teste de Tukey *a posteriori*. Quando utilizado o Kruskal-Wallis foi

utilizado Dunn *a posteriori*. Quando utilizado teste G, a correção de Yates foi considerada para tabelas de dimensão 2x2.

O Teste G foi utilizado para verificar se houve diferença no tamanho da área de vida (em ha) dos machos adultos, sendo consideradas como esperadas áreas de vidas iguais para todos os machos adultos.

O índice simplificado Morisita foi utilizado para calcular a proporção de sobreposição de áreas de vida entre os machos adultos da área A ou da área B utilizando a fórmula:

$$C_{Aab} = \frac{2 \sum (p_a p_b)}{\sum p_a^2 + p_b^2}$$

Onde: C_{Aab} = Índice Simplificado de Morisita para sobreposição da área de vida entre os indivíduos alfa A e beta A.

p_a = Proporção de sobreposição de área de vida do alfa com o respectivo indivíduo da fórmula.

p_b = Proporção de sobreposição de área de vida do beta com o respectivo indivíduo da fórmula.

Assim, as fórmulas foram aplicadas de maneira que todos os indivíduos foram pareados com os outros indivíduos de sua área. O índice de Morisita varia de 0 a 1, sendo 1 indicativo de completa sobreposição (KREBS, 1989).

Foi feita uma Análise de Correspondência para verificar se houve diferença de uso dos poleiros, utilizando o tempo de permanência nos poleiros mais visitados (poleiro de corte, de vocalização e os localizados próximos aos poleiros de corte) como variável dependente. Foi realizado o teste de Kruskal-Wallis na área A para cada poleiro de corte e vocalização, a fim de verificar se houve diferença no tempo de permanência nesses poleiros. Já na área B, foi realizado o teste de Mann-Whitney para a mesma análise, pois nesta área havia apenas dois machos adultos. Posteriormente, foi feita uma Análise de Correlação de Spearman entre tamanho de área de vida e hierarquia.

Para verificar se a área utilizada pelos indivíduos foi amostrada suficientemente foi gerada uma curva acumulativa para cada indivíduo, sendo utilizado o número de pontos adicionais por dia de observação.

O teste Mann-Whitney foi utilizado para verificar se houve diferença nas distâncias máximas diárias percorridas entre adultos e jovens em ambas as áreas. O teste de Kruskal-Wallis foi realizado para verificar se houve diferença nas distâncias diárias percorrida pelos adultos (três grupos: alfa, beta e gama) da área A e o Mann-Whitney

para os adultos da área B (dois grupos: alfa e beta). A correlação de Spearman foi utilizada entre a frequência de permanência no poleiro de corte principal (ponto 2 na área A e ponto 1 na área B) e a média da distância máxima percorrida para verificar se indivíduos que permanecem mais tempo no poleiros central percorrem maiores distâncias.

A Análise de Correspondência foi realizada no programa Statistica (STATSOFT, 2007), as curvas cumulativas foram geradas no EstimateS 7.0 (COLWELL 2004), ao passo que todas as outras análises foram feitas no programa BioEstat 5.0 (AYRES et al., 2007).

RESULTADOS

Foram anilhados dez indivíduos na área A, sendo quatro adultos (alfa A, beta A, gama A e adulto não observado posteriormente) (ver capítulo 1), um subadulto, uma fêmea, três pós-juvenis e um juvenil. Por outro lado, foram anilhados oito indivíduos na área B, sendo três adultos (alfa B, beta B e um adulto não avistado posteriormente, por isso não caracterizado hierarquicamente), um subadulto e quatro pós-juvenis.

a) Área de vida

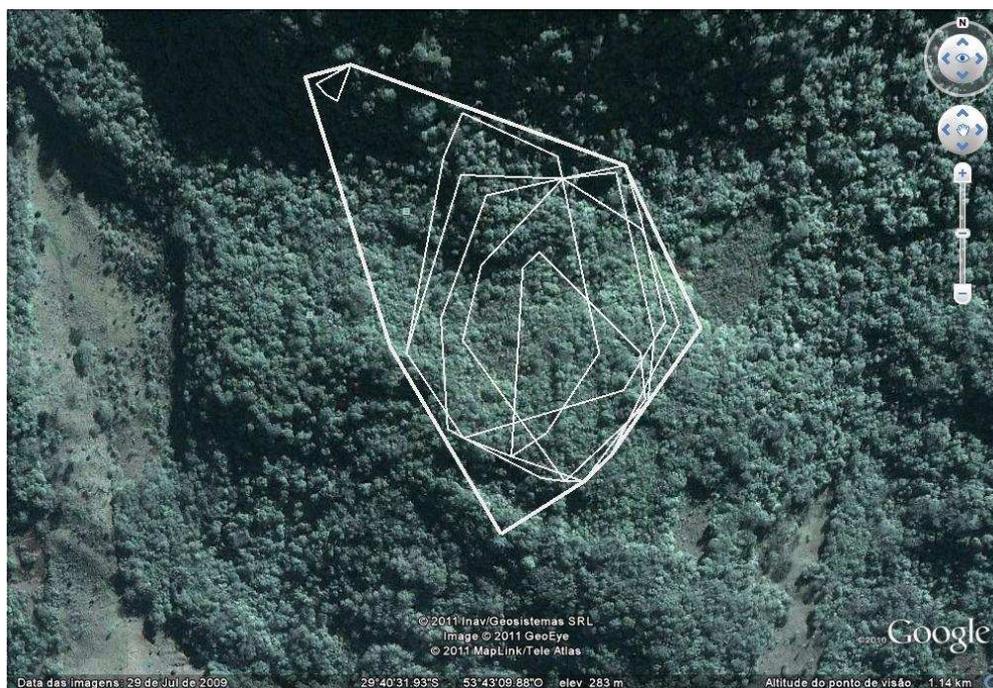
Os indivíduos observados não apresentaram áreas de vida de tamanhos estatisticamente diferentes tanto na área A ($G = 1,9$; g.l. = 4, $p = 0,769$) (Figura 2.1), quanto na área B ($G = 0,007$; g.l. = 2; $p = 0,996$) (Figura 2.1) (Tabela 2.1).

Tabela 2.1: Tamanho de áreas de vida (ha) dos machos de *Chiroxiphia caudata* nas áreas de estudo A e B em Santa Maria, RS. Gama e alfa' são o mesmo indivíduo, porém observados em época diferentes e com hierarquias diferentes.

		Área A	Área B
Adulto	Alfa	1,98 (figura 2.2a)	3,41 (figura 2.3a)
	Beta	5,66 (figura 2.2b)	3,51 (figura 2.3b)
	Gama	3,54 (figura 2.2c)	-
	Alfa'	3,64 (figura 2.2d)	-
Jovem	Pós-juvenil	4,20 (figura 2.2e)	3,64 (figura 2.3c)

Foi observado que as áreas de vida foram parcialmente limitadas por clareiras artificiais (Figuras 2.1). Sendo que a área total utilizada pelos machos da área A foi de 9,61 ha. Já na área B foi de 5,15 ha.

a.



b.



Figura 2.1: Áreas de estudo ocupadas pelos grupos de machos de *Chiroxiphia caudata* em Santa Maria, RS, utilizando o método do polígono mínimo convexo. Cada linha refere a área de vida dos machos anilhados e observados, sendo que a linha mais grossa é referente a todos os jovens observados na área. a. Corresponde a Área A. b. Corresponde a Área B.

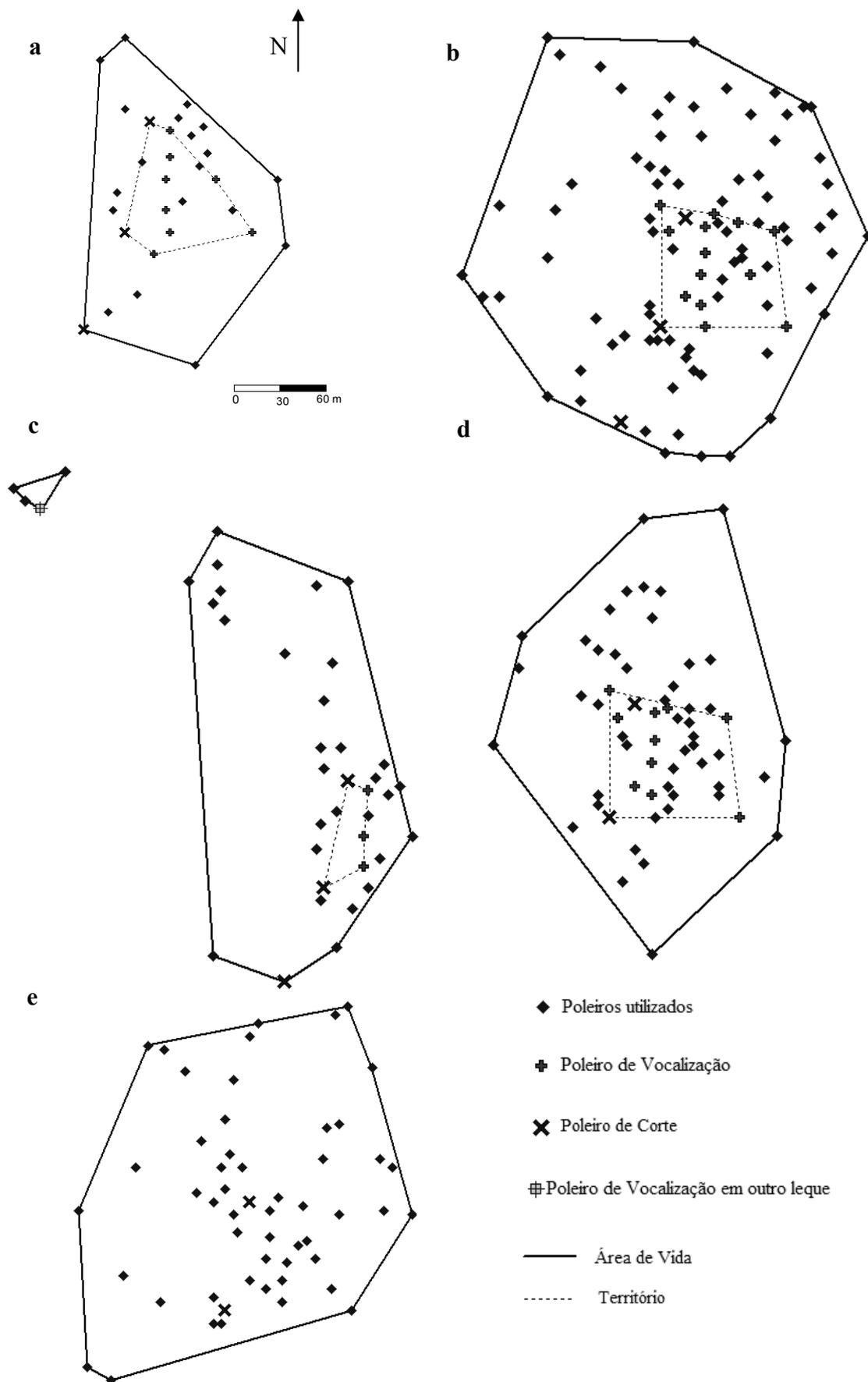


Figura 2.2: Área de vida, com territórios e poleiros utilizados na área A por machos de *Chiroxiphia caudata*. a: corresponde ao alfa A; b: corresponde ao beta A; c: corresponde ao gama A; d: corresponde ao alfa A'; e: corresponde ao pós-juvenil A1. Gama A e alfa A' são o mesmo indivíduo, porém observados em épocas diferentes e consecutivas sob hierarquias diferentes. Mesma escala para todas as áreas de vida.

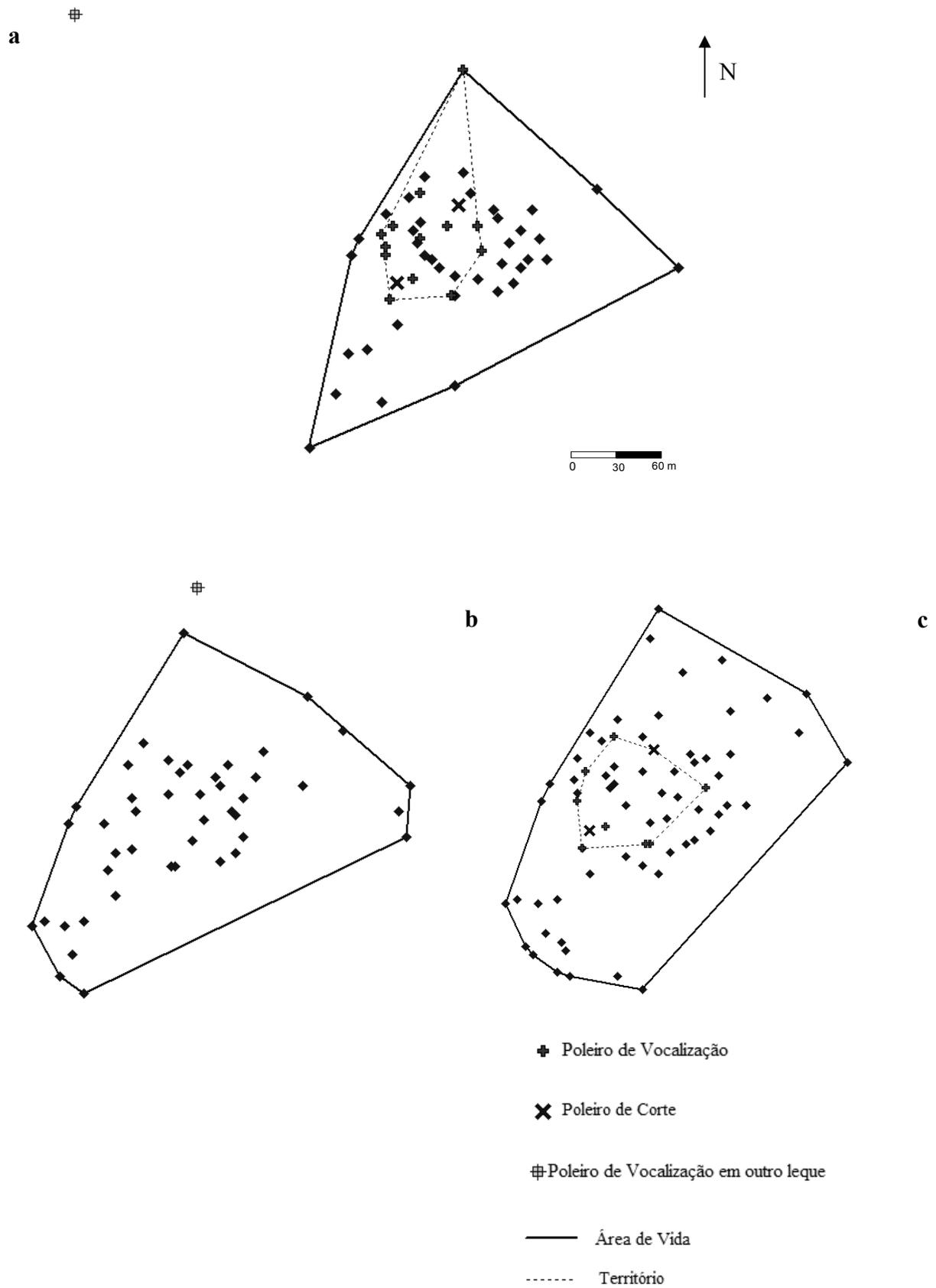


Figura 2.3: Área de vida, com territórios e poleiros utilizados na área B por machos de *Chiroxiphia caudata*. a: corresponde ao alfa B; b: corresponde ao beta B; c: corresponde ao pós-juvenil B1. Mesma escala para todas as áreas de vida.

As formas das áreas de vida nas áreas A e B foram bastante semelhantes nas diferentes hierarquias, exceto a do gama A. Os machos em geral apresentaram áreas de vida mais circulares, circundando seus territórios, enquanto o gama A possuiu área de vida mais alongada.

O alfa B foi visualizado interagindo com machos de outros leques em dois episódios (Figura 2.3). Nessas interações os machos apenas vocalizaram juntos através de duetos, não sendo possível hierarquizá-los. O macho dominante da área B ausentava-se seguidamente do seu leque, na sua ausência o beta B que vocalizava frequentemente para atrair fêmeas.

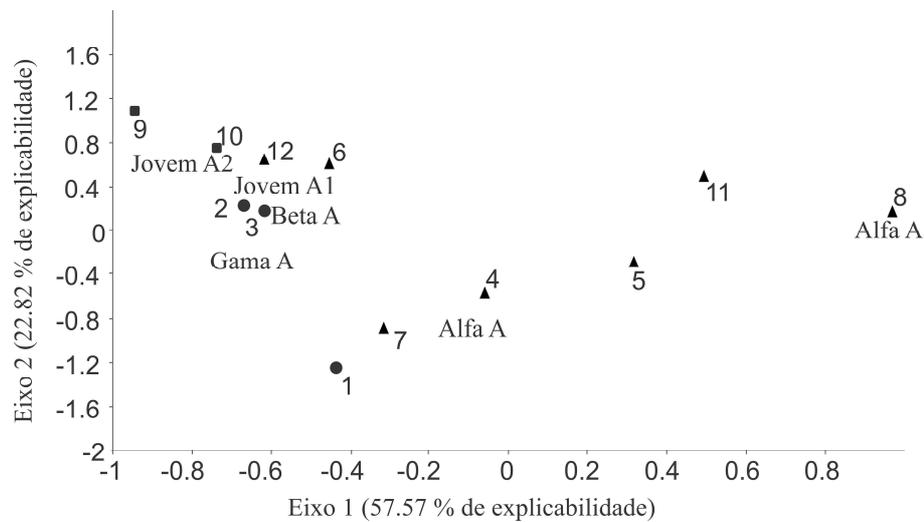
A análise de sobreposição das áreas de vida utilizando o índice simplificado de Morisita resultou em maior sobreposição dos indivíduos alfa B e beta B (Tabela 2.2).

Tabela 2.2: Sobreposição de área de vida entre pares de machos adultos de *Chiroxiphia caudata* da área A e área B em Santa Maria, RS. No percentual de sobreposição, o primeiro valor corresponde à sobreposição de área de vida do primeiro indivíduo com o segundo e vice-versa.

	Percentual de sobreposição (%)	Índice Simplificado de Morisita
Alfa A e Beta A	(98/34)	0,61
Alfa A e Gama A	(53/19)	0,63
Beta A e Gama A	(62/64)	0,99
Alfa A' e Beta A	(53/35)	0,91
Alfa B e Beta B	(89/87)	0,99

Para a análise de correspondência para a área A foi encontrada preferência de alguns indivíduos por determinados poleiros ($\chi^2 = 5349,41$; g.l. = 55; $p = 0,0001$). O macho alfa A permaneceu a maior parte do tempo nos poleiros de vocalização (7 e 4). O beta A preferiu os poleiros de corte (2 e 3). Já o gama A não apresentou preferência por nenhum poleiro. No entanto, quando este indivíduo se tornou alfa (alfa A'), tendeu a permanecer nos poleiros de vocalização, utilizados previamente pelo antigo alfa (o 11 e principalmente o 8). Por outro lado, o jovem A2 preferiu o poleiro próximo ao poleiro de corte (10), enquanto o jovem A1 ficava junto do beta e do gama com mais frequência, geralmente seguindo-os, participando junto em alguns poleiros de vocalização. O poleiro de corte 1 foi utilizado apenas no início do período reprodutivo, sendo utilizado por curto período, por isso não houve preferência clara por nenhum indivíduo, sendo excluído das outras análises (Figura 2.4a).

a



b

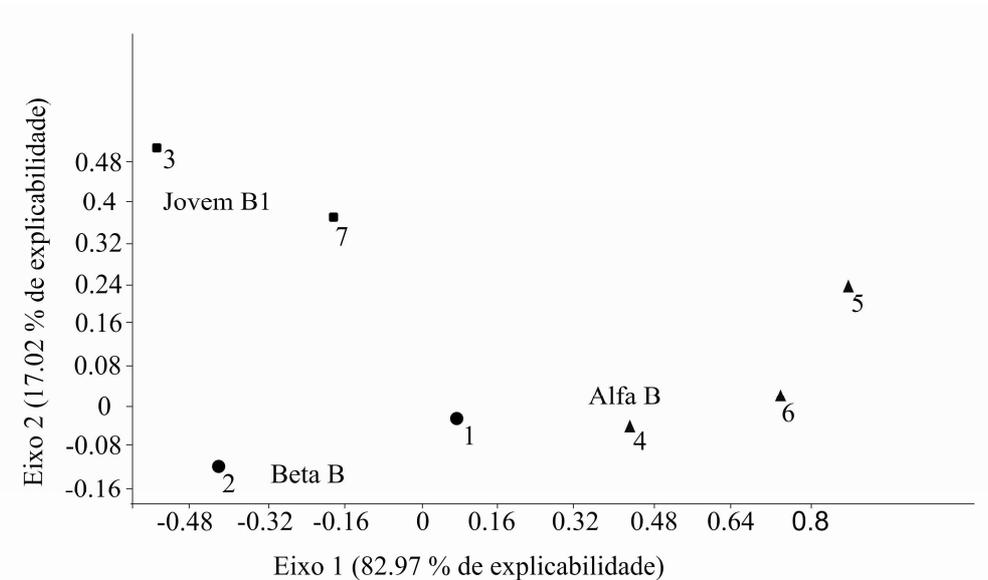


Figura 2.4: Análise de Correspondência, na qual números correspondem aos poleiros mais utilizados. Os círculos correspondem aos poleiros de corte, os triângulos correspondem aos poleiros de vocalização e os quadrados aos poleiros próximos aos poleiros de corte. a) Área A. b) Área B.

Na análise de correspondência da área B ($\chi^2 = 573,05$; g.l. = 18; $p = 0,0001$), tanto o alfa B quanto o beta B permaneceram grande parte do tempo no ponto 1, que foi utilizado tanto como poleiro de corte quanto de vocalização. No entanto, pode-se perceber que, no poleiro de corte tradicional (2), o beta foi o mais presente, sendo o alfa mais presente nos poleiros de vocalização 4, 5 e 6. O jovem permaneceu mais nos poleiros próximos ao poleiro de corte 1 (3 e 7) (Figura 2.4b).

O tempo de permanência em alguns poleiros de corte e vocalização foi diferente entre as hierarquias na área A (Tabela 2.3). O poleiro de corte 1 foi excluído das demais análises, pois foi utilizado em pequena frequência e nenhum indivíduo apresentou preferência. Já na área B, apenas o tempo de permanência do alfa B e beta B no poleiro 2 (corte) foi diferente ($U = 96,5$; g.l. = 18; $p = 0,012$).

Tabela 2.3: Resultados do teste de Kruskal-Wallis do tempo de permanência dos machos adultos nos poleiros de corte e vocalização da área A. g.l. = 3. Z e p' correspondem ao teste de Dunn *a posteriori*.

	H	p	Z	p'
Poleiro 2 (corte principal)	15,9	0,012	3,77 (Alfa' e Beta)	< 0,05
Poleiro 3 (corte)	2,06	0,559	-	-
Poleiro 4 (vocalização)	12,66	0,005	3,09 (Alfa e Gama)	< 0,05
Poleiro 5 (vocalização)	12,30	0,006	2,77 (Alfa' e Beta)	< 0,05
Poleiro 7 (vocalização)	19,10	0,0003	3,98 (Alfa e Beta) 3,16 (Alfa e Gama) 3,89 (Alfa e Alfa')	< 0,05
Poleiro 8 (vocalização)	27,89	< 0,0001	4,25 (Alfa' e Beta) 4,68 (Alfa' e Gama)	< 0,05

Os machos adultos utilizaram diferentes poleiros para vocalizar, geralmente específicos para tal finalidade (Tabela 2.4). O alfa foi o que permaneceu a maior parte do tempo vocalizando nos poleiros de vocalização. Por sua vez o beta e o gama vocalizaram geralmente nos poleiros de corte, respondendo para o alfa (através de duetos), ou quando este não vocalizava, como, por exemplo, no período de forrageio. O tempo de vocalização no poleiro de corte não foi significativo, possivelmente por ter sido usado em curto espaço de tempo.

Tabela 2.4: Proporção do tempo de vocalização em relação ao tempo total de vocalização em todos os poleiros nos poleiros de corte (C) e vocalização (V) ou corte e vocalização (CV), com número do poleiro entre parênteses. Abaixo está o tempo médio de vocalização em minutos com desvio padrão. A última coluna corresponde à soma do percentual de utilização dos seis poleiros principais pelo indivíduo. Destacar que o gama A e o alfa A' são o mesmo indivíduo, porém em épocas diferentes com hierarquias diferentes.

	C (2)	C (3)	V (4)	V (5)	V (7)	V (8)	Total %
Alfa A	6,3 % 6,2±9,5	7,0 % 6,9±16,4	30,6 % 29,9±29,5	3,5 % 3,5±5,8	23,7 % 23,1±20,9	13,6 % 13,3±11,7	84,7 %
Beta A	22,2 % 9,3±9,8	13,0 % 5,5±9,8	10,1 % 4,2±4,9	1,5 % 0,6±1,4	8,3 % 3,5±5,6	12,3 % 5,2±6,8	67,4 %
Gama A	21,7 % 4,1±7,9	3,3 % 0,6±1,5	6,7 % 1,2±2,6	2,9 % 0,5±1,5	9,6 % 1,8±2,2	0,4 % 0,09±0,3	44,6 %
Alfa A'	2,3 % 2,3±2,9	1,6 % 1,6±2,1	8,1 % 8,0±7,4	3,3 % 3,2±4,0	1,0 % 1, ±1,7	68,6 % 67,3±38,0	84,9 %
	CV (1)	C (2)	V (3)	V (4)	V (5)	V (6)	Total %
Alfa B	33,5 % 25,3±28,1	7,7 % 5,9±8,6	2,0 % 1,5±3,4	14,4 % 10,9±13,9	5,5 % 4,2±13,9	6,6 % 5,0±12,1	69,7 %
Beta B	39,7 % 20,5±20,6	16,0 % 8,3±8,0	1,5 % 0,7±1,6	10,1 % 5,2±7,5	0,5 % 0,2±0,8	5,8 % 3,0±8,3	73,6 %

Não foi encontrada relação entre tamanho de área de vida e hierarquia ($r_s = 0,67$; $n = 6$; $p = 0,138$).

b) Distância máxima percorrida

As curvas cumulativas de ponto mostram que alguns indivíduos foram amostrados suficientemente, enquanto alguns deveriam ser mais amostrados, mas estes indivíduos foram justamente os que abandonaram o leque (Figura 2.5).

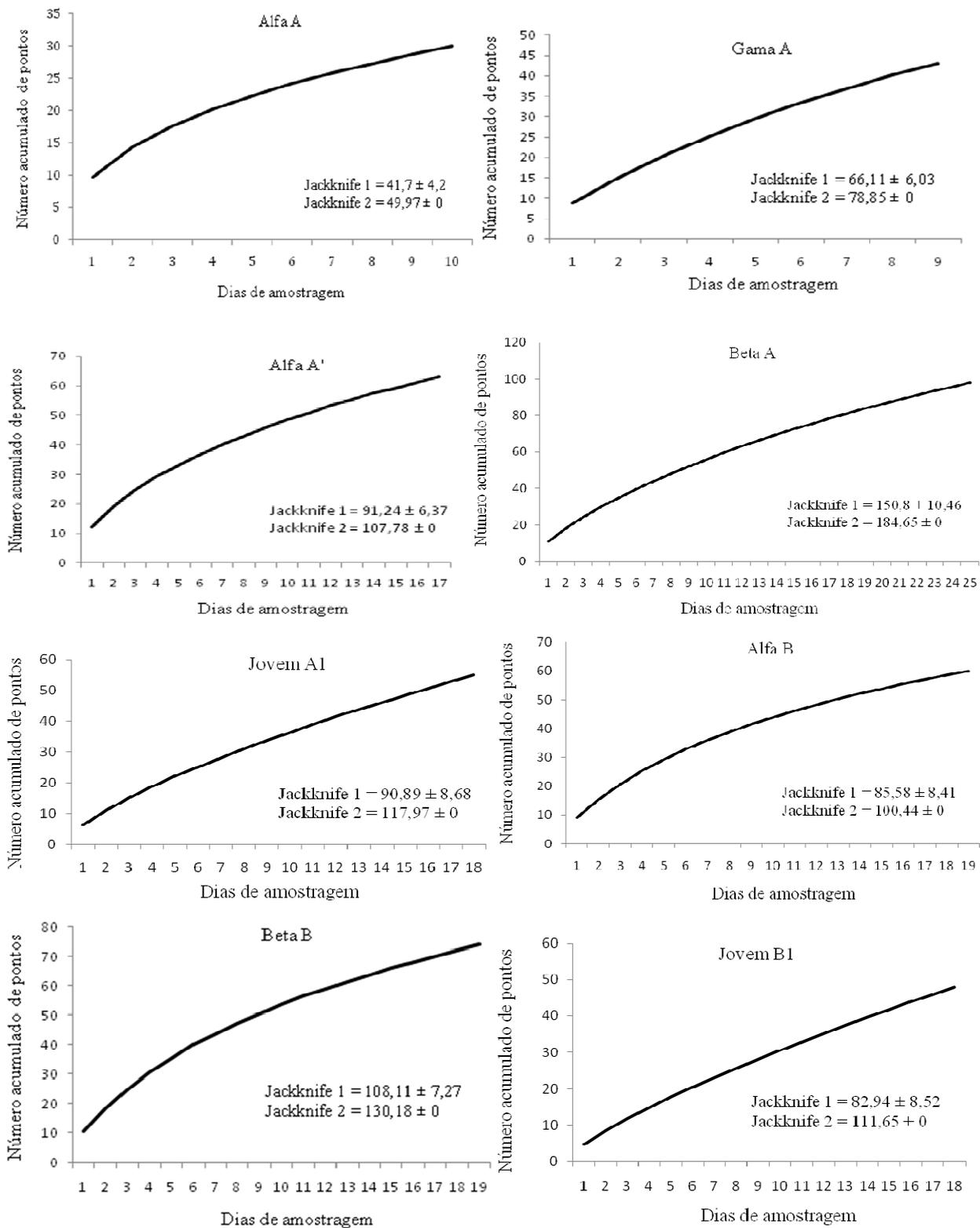


Figura 2.5: Curvas do coletor de suficiência amostral de área de vida e distância percorrida para cada macho de *Chiroxiphia caudata* em duas áreas de estudo (área A e área B). Foi considerado o número de pontos acumulados utilizado pelo indivíduo por dias de amostragem.

Não houve diferença entre a distância máxima diária percorrida por adultos e jovens na área A ($U = 823$; $n = 99$; $p = 0,069$) e também não foi encontrada diferença nas distâncias máximas na área B ($U = 310$; $n = 57$; $p = 0,486$). Porém, a correlação entre frequência média de permanência no poleiro central e a média da distância máxima percorrida pelos indivíduos foi significativa e negativa ($r_s = -0,81$; $n = 6$; $p = 0,049$), isto é, quanto maior a distância diária percorrida, menor foi a frequência de permanência no poleiro de corte principal.

DISCUSSÃO

Os machos píprídeos adultos em geral possuem áreas de vida pequenas, principalmente no período reprodutivo (GRAVES et al., 1983; BLAKE; LOISELLE, 2002). Portanto, foi observado um padrão semelhante entre machos adultos de *C. caudata* quanto às dimensões de área de vida e território. Por outro lado, pode-se afirmar que os machos dominantes são os que possuem menores áreas de vida e territórios. Já os machos jovens, por serem seminômades e participarem de outros leques (FOSTER, 1987), possuem áreas de vida bem maiores que os adultos (HANSBAUER et al., 2008a; THÉRY, 1992). Além disso, os juvenis, por possuírem plumagem inconspícua e vocalizarem pouco, são menos observados em campo. Dessa maneira, acredita-se que suas áreas de vida sejam subestimadas. Nesse sentido, os dados aqui coletados ficaram restritos à área de vida dos jovens apenas quando presentes no leque estudado.

Os indivíduos de alta hierarquia apresentaram área de vida de forma mais circular, pois esses indivíduos não podem afastar-se dos poleiros de corte, já que participam frequentemente das exhibições de corte (FOSTER, 1981). Entretanto, foi observado o gama A participando como alfa em um leque secundário (Capítulo 1). Esse fato poderia explicar o porquê de a área de vida deste indivíduo ser grande e de forma mais alongada que os demais indivíduos.

Os machos da família Pipridae possuem extrema fidelidade aos territórios e alguns indivíduos permanecem por anos no mesmo local (LILL, 1976; MCDONALD, 1993; CASTRO-ASTOR et al., 2004; RYDER et al., 2008). É devido a essa fidelidade o motivo porque os machos possuem áreas de vidas tão sobrepostas. Houve maior sobreposição de área de vida entre alfas e betas, mas o alfa A e beta A apresentaram menor sobreposição. Como há uma mudança na utilização dos poleiros ao longo da estação reprodutiva (F. Della Flora, comunicação pessoal), possivelmente o alfa A

ampliaria sua área de vida, já que o alfa A foi amostrado apenas no início do período reprodutivo, enquanto o beta A foi amostrado em todo o período reprodutivo (Capítulo 1).

O alfa foi o que permaneceu a maior parte do tempo vocalizando nos poleiros de vocalização para atrair fêmeas. Porém, o beta vocalizou no poleiro de corte mesmo quando estava atuando como sentinela, na ausência do alfa. O gama permanecia próximo do beta, pois o auxiliava na vigia dos poleiros de corte. Por outro lado, no leque B o ponto do poleiro de corte foi também utilizado como poleiro de vocalização, então o alfa e o beta permaneciam juntos no mesmo ponto. Sendo assim, os resultados sobre a preferência por determinados poleiros concordam com Foster (1981), em que o macho dominante permanece a maior parte do tempo nos poleiros de vocalização, enquanto os subordinados permanecem nos poleiros de corte ou em suas redondezas, nas quais o beta e o gama ficam atentos com a possível chegada de fêmeas no leque. Os jovens ficam próximos dos adultos de baixa hierarquia e assim permanecem em poleiros que estão localizados próximos aos poleiros de corte, onde o beta e o gama ficam a maior parte do tempo.

A curva cumulativa de pontos dos machos que deixaram o leque ao longo do período de observação foi ascendente e, portanto, deveriam aumentar suas áreas de vida ao longo da estação. As curvas dos jovens foram também ascendentes, pois estes indivíduos possuem grandes áreas de vida (HAUSBAUER et al., 2008a; 2008b), são difíceis de observar em campo e não são fixos aos leques.

Quanto aos deslocamentos diários, não foi observada diferença entre adultos e jovens nem entre as hierarquias. Assim, a maioria os indivíduos permanecem próximos do território, não se afastando dos palcos. Os adultos permanecem no território para uma possível chegada da fêmea (FOSTER, 1981) e os jovens permanecem próximos aos poleiros de corte, pois participam de algumas danças de aprendizado e ainda observam os adultos quando se exibem para as fêmeas (FOSTER, 1987). No entanto, as distâncias percorridas pelos juvenis foram subestimadas, portanto pode haver diferenças com os adultos. Os jovens mais observados eram os pós-juvenis, que eram mais ativos no leque, assim pode ter ocorrido um viés de amostragem, pois estes pós-juvenis comportavam-se de forma diferente a dos juvenis que eram mais esporádicos no leque. Portanto, uma amostragem com a utilização de rádio-transmissor seria de grande importância para responder a essa questão.

A relação entre frequência de visitação do poleiro de corte principal e a média da distância máxima percorrida foi negativa, pois os indivíduos que permaneceram mais tempo no poleiro central foram os que percorrem menores distâncias. Isso deve ocorrer principalmente pelo fato de os machos, como o gama, percorrerem grandes distâncias, participando, algumas vezes, de outro leque (Capítulo 1). O mesmo ocorreu com o alfa B, que percorria grandes distâncias, porque participava de outro leque e foi menos frequente no poleiro de corte principal. Essas características levam a acreditar que o leque B é um leque secundário (Capítulo 1), pois o macho dominante se ausentava seguidamente, havia apenas dois machos adultos nele e ocorreram poucas visitas de fêmeas.

A complexidade das interações sociais e o uso do espaço vão além de um prévio estabelecimento hierárquico. Portanto, aqui não se pode atribuir um padrão comportamental para as hierarquias fixas, já que poderiam se tratar de diferentes tipos de leques e, conseqüentemente, de diferentes maneiras de utilizar o espaço.

CONCLUSÃO

A hipótese de que os machos de *C. caudata* possuam áreas de vida de tamanho semelhante foi aceita, pois esses indivíduos usaram basicamente o mesmo espaço, havendo grande sobreposição de suas áreas de vida, principalmente nos maiores níveis hierárquicos. No entanto, foi encontrada preferência por determinados poleiros, pois há diferença no uso desses locais em detrimento do papel hierárquico do indivíduo. Similarmente, as distâncias percorridas foram semelhantes, já que a maioria dos indivíduos não se afasta dos poleiros de corte no período reprodutivo. No entanto, foi observado que quanto menor a participação nos poleiros principais de dança, mais longe eram os deslocamentos para longe do leque.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior pelas bolsas de estudo dos pós-graduandos, Michele Santa Catarina e Franchesco Della Flora. Ao ICMBIO pela licença de anilhamento de aves (número 20920-1). Aos colegas e amigos que nos auxiliaram no trabalho de campo. E aos proprietários das áreas de estudo, Roberto Scotti do Canto e Paulo Roberto Papandreu.

BIBLIOGRAFIA

ANCIÃES, M.; DURÃES, R.R.; CERQUEIRA, M.C.; FORTUNA, J.R. SOHN, N.; COHN-HAFT, M.; FARIAS, I.P. Diversidade de piprídeos (Aves: Pipridae) Amazônicos: seleção sexual, ecologia e evolução. **Oecologia Brasiliensis** v.13, n.1, p. 165-182, 2009.

ANICH, N.M.; BENSON, T.J.; BEDNARZ, J.C. Estimating territory and home-range sizes: do singing locations alone provide an accurate estimate of space use? **The Auk**, v. 126, n. 3, p. 626-634, 2009.

AYOADE, J.O. **Introdução à climatologia para os trópicos**. São Paulo: Difel, 1986.

AYRES, M.; AYRES J.R, M.; AYRES, D.L.; SANTOS, A.A.S.; AYRES, L.L. **Bioestat 5.0**. Belém, Brasil. 2007.

BLAKE, J.G.; LOISELLE, B.A. Manakins (Pipridae) in second-growth and old-growth forest: patterns of habitat use, movement, and survival. **The Auk**, v.119, p. 132-148, 2002.

BRADBURY, J.M.; GIBSON, R.M. Leks and mate choice In: Bateson P (ed) **Mate choice**. Cambridge University Press, Cambridge, p. 109–138, 1983.

BURT, W. H. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. **Journal of Mammalogy**, v. 24, p. 346-352, 1943.

CARPENTER, F. L. The study of territoriality: complexities and future directions. **The American Zoologist**, v. 27, p. 401-409, 1987.

CASTRO-ASTOR, I.N.; ALVES, M.A.S.; CAVALCANTI, R.B. Display behavior and spatial distribution of the red-headed manakin of the Atlantic Forest of Brazil. **The Condor**, v. 106, p. 320-335, 2004.

COLWELL, R. **EstimateS**. Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. Version 7.0. Connecticut, Estados Unidos. 2004.

DURÃES, R.; LOISELLE, B.A.; BLAKE, J.G. Spatial and temporal Dynamics at manakin leks: reconciling lek traditionality with male turnover. **Behavioral Ecology Sociobiology**, v.62, p. 1947-1957, 2008.

FERREIRA, O. **GPS TrackMaker Pro**. Versão 4.6. Belo Horizonte, Brasil. 2008.

FORMICA, V.A.; GONSER, R.A.; RAMSAY, S.; TUTTLE, E.M. Spatial dynamics of alternative reproductive strategies: the role of neighbors. **Ecology**, v. 85, p.1125-1136, 2004.

FOSTER, M.S. Odd couples in manakin: a study of social organization and cooperative breeding in *Chiroxiphia linearis*. **The American Naturalist**, v.111, p. 845-853. 1977.

_____. Cooperative behavior and social organization of Swallow-Tailed Manakin (*Chiroxiphia caudata*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 9, p. 167-177, 1981.

_____. Disruption, dispersion and dominance in lek-breeding birds. **The American Naturalist**, v. 122, p. 53-78, 1983.

_____. Delayed maturation, neoteny, and social system differences in the manakins of the genus *Chiroxiphia*. **Evolution**, v. 41, n. 3, p. 547-558, 1987.

GRAVES, G.R.; ROBBINS, M.B.; REMSEN, J.V.J. Age and sexual difference in spatial distribution and mobility in manakins (Pipridae): inferences from mist-netting. **Journal of Field Ornithology**, v.54, p. 407-412, 1983.

HAUSBAUER, M.M.; STORCH, I.; PIMENTEL, R.G.; METZGER, J.P.W. Comparative range use by three Atlantic Forest understory bird species in relation to forest fragmentation. **Journal of Tropical Ecology**, v. 24, p. 291-299, 2008a.

HAUSBAUER, M.M.; STORCH, I.; LEU, S.; NIETO-HOLGUIN, J.P.; PIMENTEL, R.G.; KNAUER, F.; METZGER, J.P.W. Movements of neotropical understory passerines affected by anthropogenic forest edges in the Brazilian Atlantic rainforest. **Biological conservation**, v. 151, p. 782-791, 2008b.

KREBS, C.J. **Ecological Methodology**. New York: University of British Columbia, 1989.

LEHNER, P.N. **Handbook of ethological methods**. Cambridge: Cambridge University Press, 1996.

LILL, A. Lek behavior in the Golden-headed Manakin, *Pipra erythrocephala*, in Trinidad (West Indies). **Fortschritte der Verhaltensforschung**, v. 18, p. 1-84, 1976.

MCDONALD, D.B. Cooperation under sexual selection: Aged graded changes in lekking birds. **The American Naturalist**, v. 134, p. 709-730, 1989.

_____. Demographic consequences of sexual selection in the long-tailed manakin. **Behavioral Ecology**, v. 4, p. 297-309, 1993.

NICE, M. M. The role of territory in bird life. **The American Midland Naturalist**, v.26, n.3, p. 441-487, 1941.

NOBLE, G. K. The role of dominance in the social life of birds. **The Auk**, v. 56, p. 263-273, 1939.

ODUM, E.P.; KUENZLER, E. J. Measurement of territory size and home range size in birds. **The Auk**, v. 72, p. 128-137, 1955.

PEREIRA, P.R.B.; NETTO, L.D.R.G.; BARIN, C.J.A. Contribuição a geografia do município de Santa Maria: Unidades da paisagem. **Geografia- Ensino & Pesquisa**, v. 3 p. 37-68, 1989.

RYDER, T.M.; MCDONALD, D.B.; BLAKE, J.G.; PARKER, P.G.; LOISELLE, B.A. Social networks in the lek-mating wire-tailed manakin (*Pipra filicauda*). **Proceedings of the Royal Society B**, v. 275, p. 1367-1374, 2008.

SICK, H. **Ornitologia brasileira**. Rio de Janeiro: Nova Fronteira, 1997.

STATSOFT, I. Statistica (data analysis software system). Version 8.0, 2007.

THÉRY, M. The evolution of leks through female choice: differential clustering and space utilization in six sympatric manakins. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 30, p. 227-237, 1992.

UEZU, A.; METZGER, J.P.; VIELLIARD, J.M.E. Effects of structural and functional connectivity and patch size on the abundance of the seven Atlantic forest bird species. **Biology Conservation**, v. 123, p. 507-519, 2005.

CONCLUSÕES FINAIS

Os machos de *Chiroxiphia caudata*, tanto adultos quanto jovens, podem não ser estritamente fixos a um único leque, podendo participar em cada leque com uma hierarquia diferente. A ascensão hierárquica pode ocorrer de forma não-linear, pois foi observado um macho gama se tornar alfa na ausência do macho dominante.

As áreas de vida e territórios dos machos adultos são de tamanho e formas semelhantes. Foi observada grande sobreposição de área de vida entre os indivíduos, o que se deve ao sistema de leques poligínicos e a elevada cooperação entre os indivíduos de alta hierarquia.

Não há diferença nas distâncias percorridas entre os indivíduos de maior hierarquia nos leques amostrados, já que a maioria dos indivíduos não se distanciou dos poleiros de corte. As áreas de vida e distâncias percorridas pelos machos jovens talvez tenham sido subestimadas, já que muitos deles estavam presentes no leque em poucos dias de amostragem. Assim, os jovens mais amostrados foram os que participavam mais das atividades do leque.

Foi encontrada preferência por determinados poleiros segundo o nível hierárquico do indivíduo, pois o macho alfa permaneceu grande parte do tempo nos poleiros de vocalização. Enquanto que os machos beta e gama utilizavam mais os poleiros de corte onde vocalizavam e exibiam danças cooperativas e de aprendizado.

Sendo assim, foi proposto um sistema de leques principais e secundários para *C. caudata*, parecido com o comportamento social de *C. lanceolata*, para explicar as variações de comportamento nos níveis hierárquicos nos leques estudados.