

UNIVERSIDADE VILA VELHA – ES
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE ECOSISTEMAS

**COLORAÇÃO DA PLUMAGEM, AGRESSIVIDADE E DOMINÂNCIA
SOCIAL EM *Sicalis flaveola brasiliensis***

BRUNA MONTEIRO DE ARAÚJO DA SILVA

VILA VELHA
MAIO/2021

UNIVERSIDADE VILA VELHA – ES
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE ECOSISTEMAS

**COLORAÇÃO DA PLUMAGEM, AGRESSIVIDADE E DOMINÂNCIA
SOCIAL EM *Sicalis flaveola brasiliensis***

Dissertação apresentada a Universidade Vila Velha, como pré-requisito do Programa de Pós-graduação em Ecologia de Ecosistemas, para a obtenção do grau de Mestra em Ecologia de Ecosistemas.

BRUNA MONTEIRO DE ARAÚJO DA SILVA

VILA VELHA
MAIO/2021

Catálogo na publicação elaborada pela Biblioteca Central / UVV-ES

S586c Silva, Bruna Monteiro de Araújo.
Coloração da plumagem, agressividade e dominância social em *Sicalis flaveola brasiliensis* / Bruna Monteiro de Araújo Silva. – 2021.
56 f. : il.
Orientador: Charles Gladstone Duca Soares.
Coorientador: Pedro Diniz Alves.
Dissertação (Mestrado em Ecologia de Ecossistemas) - Universidade Vila Velha, 2021.
Inclui bibliografias.

1. Ecologia. 2. Aves. 3. Canário (Pássaro). 4. Plumas.
I. Soares, Charles Gladstone Duca. II. Alves, Pedro Diniz.
III. Universidade Vila Velha. IV. Título.

CDD 577

BRUNA MONTEIRO DE ARAÚJO DA SILVA

**COLORAÇÃO DA PLUMAGEM, AGRESSIVIDADE E DOMINÂNCIA
SOCIAL EM *Sicalis flaveola brasiliensis***

Dissertação apresentada à Universidade Vila Velha, como pré-requisito do Programa de Pós-graduação em Ecologia de Ecossistemas, para a obtenção do grau de Mestra em Ecologia de Ecossistemas.

Aprovada em 27 de maio de 2021,

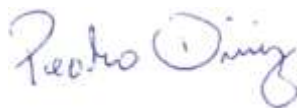
Banca Examinadora:



Prof (a). Dra. Regina Helena Ferraz Macedo - UnB



Prof (a). Dra. Ana Carolina Srbek de Araujo - UVV



Dr. Pedro Diniz Alves - UnB

Co-orientador



Prof. Dr. Charles Gladstone Duca Soares - IMD

Orientador

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, agradeço a Deus por permitir realizar mais um sonho: ser mestra em Ecologia de Ecossistemas. Por ter me guiado ao longo dos anos. Pelas bênçãos, sabedoria, ensinamentos e forças quando achei que não conseguiria.

À minha família por todo apoio ofertado. Aos meus pais, Adriana e Jefferson, por sempre estarem ao meu lado, bem como por todos os conselhos e incentivos para persistir nesta caminhada, quando pensava em desistir. Meus eternos agradecimentos por terem me ajudado nas coletas dos dados nas pesquisas de campo. Aos meus avós, Enicéa, José (*in memoriam*) e Rosa, pelos conselhos, apoio e os créditos depositados em mim. Aos meus tios pelo carinho e apoio.

Aos meus amigos e amigas, que sempre me apoiaram. Em especial, agradeço à Aline Nogueira Campos por ter me escutado nas horas de angústias e desabafos. Pelos conselhos. Pela leitura atenciosa a este trabalho, bem como pelo auxílio na produção do *abstract*.

Aos meus amigos do laboratório, Rayane Oliveira e Marcello Barcellos. Levem consigo a minha gratidão pelas conversas, momentos de descontração e por toda ajuda ao longo desses dois anos de labutas. Aos alunos e alunas de graduação do laboratório que, direta ou indiretamente, contribuíram para a realização desta dissertação. Agradeço também à Carla Frechiani, Jamine Dille, Juliana Alves e Márcia Rapoza. Amizades conquistadas durante o curso. Pelos bons momentos e pelas conversas.

Agradeço ao meu orientador, Professor doutor Charles Gladstone Duca Soares, por ter sido aceita mais uma vez como orientanda e compartilhado suas experiências ao longo desses anos. Ao meu coorientador, doutor Pedro Diniz Alves, meu muito obrigado pelo auxílio nesse caminhar. Ademais, obrigada pela presença e paciência em me ouvir; pelas dicas, experiências compartilhadas e pela releitura criteriosa desta dissertação.

Agradeço a toda equipe de funcionários da Eco Fazenda Experimental da Universidade Vila Velha (Eco Fazenda UVV), Renan, Eliane, Valdeci e Paulinho. Obrigada pelo apoio, suporte e conversas nesses anos de idas a campo.

Aos membros da banca, agradeço pela disponibilidade e pelas contribuições ofertadas para melhoria deste trabalho.

Ao Professor doutor Marco Pizo e a Professora doutora Regina Macedo, agradeço pelos equipamentos emprestados, que muito contribuíram para o desenvolvimento desta pesquisa.

Por fim, não menos importante, o meu agradecimento à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado e a Rodovia do Sol (Rodosol) pelo financiamento concedido para a realização deste trabalho.

Sem vocês, nada disso seria possível. Muito obrigada!

SUMÁRIO

RESUMO	1
ABSTRACT	2
Introdução	4
Métodos	8
Área de estudo.....	8
Espécie de estudo.....	8
Coleta de dados.....	9
Características espectrais das penas.....	11
Análise estatística.....	14
Variação fenotípica.....	14
Dominância social.....	15
Interações agressivas.....	16
Resultados	18
Variação fenotípica.....	18
Dominância social.....	19
Interações agressivas.....	20
Discussão	25
Dominância social.....	25
Interações agressivas.....	27
Referências	31
Apêndice	42

LISTA DE FIGURAS

- Fig. 1** Reflectância das penas amarelas de Canário-da-terra (*Sicalis flaveola brasiliensis*). Classe social fêmea amarela (n = 9 indivíduos), classe social macho amarelo (n = 11 indivíduos), classe social indeterminado (n = 21 indivíduos) 13
- Fig. 2** Boxplots mostrando a diferença morfológica (peso e os comprimentos de asa e cauda) entre vencedores e perdedores. A: Classe social macho amarelo, B: Classe social fêmea amarela, C: Classe social indeterminado 24

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1** Vitórias (linhas) e derrotas (colunas) das interações de indivíduos de Canário-da-terra (*Sicalis flaveola brasiliensis*) na Eco Fazenda Experimental da Universidade Vila Velha (Eco Fazenda UVV) 19
- Tabela 2** Teste *post hoc* de Dunn avaliando diferenças entre as classes sociais e o índice de dominância (*i.e.*, pontuação normalizada de David) em bandos de Canário-da-terra (*Sicalis flaveola brasiliensis*). M Ama: classe social macho amarelo, F Ama: classe social fêmea amarela, Ind: classe social indeterminado 20
- Tabela 3** Diferenças morfológicas entre os vencedores e os perdedores da mesma classe social nas interações agressivas em bandos de Canário-da-terra (*Sicalis flaveola brasiliensis*). M Ama: classe social macho amarelo, F Ama: classe social fêmea amarela, Ind: classe social indeterminado, Comp. asa: comprimento da asa, Comp. cauda: comprimento da cauda 21
- Tabela 4** Diferenças na coloração (sendo os parâmetros de coloração o PC1) entre os vencedores e os perdedores da mesma classe social nas interações agressivas em bandos de Canário-da-terra (*Sicalis flaveola brasiliensis*). AD: asa direita, AE: asa esquerda, P: peito, C: cloaca 22

RESUMO

DA SILVA, Bruna Monteiro de Araújo, M.Sc., Universidade Vila Velha – ES, maio de 2021. **Coloração da plumagem, agressividade e dominância social em *Sicalis flaveola brasiliensis***. Orientador: Charles Gladstone Duca Soares. Coorientador: Pedro Diniz Alves.

A hipótese da sinalização de *status* sugere que plumagens conspícuas sinalizam honestamente o nível de dominância dos indivíduos em espécies de aves sociais. Investigamos se a dominância e a chance de vencer uma interação agressiva variam com a classe social (*i.e.*, divisão dos indivíduos considerando o padrão de coloração das penas, sexo e idade), coloração da plumagem e morfologia (*i.e.*, peso e comprimentos da asa e cauda) em bandos de Canários-da-terra (*Sicalis flaveola brasiliensis*) durante o período não reprodutivo. Nessa população, indivíduos mais novos de ambos os sexos se reproduzem com plumagem parda e apresentam maturação tardia da plumagem amarela e definitiva. A coloração da plumagem não se relacionou com a dominância social e com a chance de vencer uma interação agressiva. Entretanto, fêmeas amarelas foram dominantes em relação a machos amarelos e indivíduos pardos de sexo indeterminado, independentemente das características (*i.e.*, morfologia e coloração). Indivíduos maiores e mais pesados apresentaram maiores chances de vencerem interações agressivas. Esses resultados não apoiam a hipótese de que a coloração seria um sinal de *status* social no Canário-da-terra, apesar de sugerirem que a existência de coloração definitiva amarela nas fêmeas e a morfologia dos indivíduos possam funcionar como sinais de *status* social ou agressividade. Entre pardos de sexo indeterminado, indivíduos maiores e com manchas com maior saturação amarela e vermelha sofreram e perderam mais interações agressivas. Portanto, pode existir um custo social para indivíduos pardos em exibirem manchas amarelas mais conspícuas na plumagem, o que explicaria a maturação tardia da plumagem amarela nessa espécie.

Palavras-chave: custo social, maturação tardia da plumagem, sinal honesto, sinalização de *status*

ABSTRACT

DA SILVA, Bruna Monteiro de Araújo, M.Sc., Universidade Vila Velha – ES. May, 2021. **Plumage coloration, aggressiveness and social dominance in *Sicalis flaveola brasiliensis***. Advisor: Charles Gladstone Duca Soares. Co-advisor: Pedro Diniz Alves.

The status signaling hypothesis suggests that conspicuous plumage is an honest signal about the dominance level of individuals in social avian species. We investigated whether the dominance and the chance of winning an aggressive interaction vary according to the social class (i.e., division of individuals considering feather coloration pattern, sex and age), plumage coloration and morphology (i.e., weight and length of the wing and tail) in flocks of Saffron Finches (*Sicalis flaveola brasiliensis*) during the nonbreeding period. In this population, younger individuals of both sexes breed with a duller plumage and present late maturation of the yellow and definitive plumage. Plumage coloration was not related to social dominance and the chance of winning an aggressive interaction. However, yellow females were dominant relative to the yellow males and dull individuals of undetermined sex, independently of the characteristics (i.e., morphology and coloration). Larger and heavier individuals had higher chances of winning aggressive interactions. Such results do not support the hypothesis that coloration signals social status in the Saffron Finch, although they suggest that the existence of the definitive yellow coloration in females and the morphology of the individuals can function as signs of social status or aggressiveness. Among duller individuals of undetermined sex, larger individuals and those with spots with more yellow and red chroma suffered and lost more aggressive interactions. Thus, there may be a social cost for duller individuals for exhibiting yellow and more conspicuous spots on their plumage, which would explain the late maturation of the yellow plumage in this species.

Keywords: social cost, delayed plumage maturation, honest signal, status signaling

Dissertação apresentada em formato de artigo científico conforme normas da revista Journal of Ornithology

Coloração da plumagem, agressividade e dominância social em *Sicalis flaveola brasiliensis*

Bruna Araújo-Silva^{1*}, Pedro Diniz^{2,3}, Charles Duca^{1,4}

¹ Programa de Pós-graduação em Ecologia de Ecossistemas, Universidade Vila Velha, Vila Velha, Espírito Santo, Brasil

² Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília, Brasil

³ Laboratório de Comportamento Animal, Departamento de Zoologia, Universidade de Brasília, Brasília, Brasil

⁴ Instituto de Ensino Pesquisa e Preservação Ambiental Marcos Daniel, Vitória, Espírito Santo, Brasil

* Autor para correspondência: bruna_bmas@hotmail.com

IDs ORCID:

Charles Duca: <https://orcid.org/0000-0003-3903-8260>

Pedro Diniz: <https://orcid.org/0000-0002-3193-6376>

Introdução

A coloração conspícua das penas é um sinal fenotípico que pode indicar idade, condição do indivíduo, dominância, nível de agressividade e a capacidade de acesso a recursos (Senar 2006; Wiebe & Vitousek 2015; Beck & Hopkins 2019). A coloração conspícua da plumagem pode ter funções similares em ambos os sexos (Cain & Langmore 2016; Beck & Hopkins 2019). Entretanto, é mais provável que, no caso das fêmeas, a coloração seja usada para resolver conflitos sociais por disputa de recursos (*e.g.*, alimento, locais de nidificação) (seleção social) (West-Eberhard 1979, 1983; LeBas 2006), e que a coloração conspícua em machos tenha evoluído em resposta à escolha de parceiros e à competição com outros machos por acesso a acasalamentos (seleção sexual) (Darwin 1871; McGraw et al. 2001). A literatura mostra um crescente aumento nos estudos voltados para a compreensão da função da coloração da plumagem no âmbito da seleção sexual e social (*e.g.*, Clutton-Brock 2009; Lyon & Montgomerie 2012; Tobias et al. 2012; Clutton-Brock & Huchard 2013). Porém, a maior parte dos estudos tem focado nos indivíduos do sexo masculino (Amundsen 2000; Pryke et al. 2001; Clutton-Brock & Huchard 2013; Leitão et al. 2015; Queller & Murphy 2017), limitando o conhecimento sobre a evolução da coloração conspícua em aves.

Plumagens conspícuas podem ser originadas com base em pigmentos (*e.g.*, melanina, carotenoides), estruturas provenientes das próprias penas das aves (*e.g.*, queratina, bárbulas) ou por ambos os mecanismos (Prum 1999, Jawor & Breitwisch 2003; Eliason et al. 2015). Os pigmentos carotenoides conferem cores como amarelo, laranja e vermelho (Weaver et al. 2018) e são adquiridos por meio da dieta, uma vez que os indivíduos não conseguem sintetizar esse tipo de pigmento (Goodwin 1992; Funk & Taylor 2019). Estudos mostram a relação dos carotenoides com aspectos ligados à qualidade do indivíduo, tais como: resistência a parasitas e sistema imune (Folstad & Karter 1992; Peters et al. 2004a, b; Butler & McGraw 2013), estresse oxidativo (von Schantz et al. 1999) e a capacidade de forragear dos indivíduos (Hill

1992; McGraw 2006). Com base nessas informações, os indivíduos enfrentam um *trade-off* entre alocar os carotenoides para auto-manutenção e produzir uma plumagem conspícua. Adicionalmente, carotenoides podem atuar na comunicação e nas interações sociais das aves (Bortolotti et al. 2000; Costantini et al. 2007; Sternalsky et al. 2010). Sendo assim, em situações que levam os indivíduos a competirem por recursos ou a escolher seus parceiros, é possível notar que os indivíduos com plumagem mais conspícua tendem a serem dominantes ou mais atraentes (Goodwin 1984; Webster et al. 2008; Lindsay et al. 2011).

Em algumas espécies de aves, indivíduos apresentam maturação tardia da plumagem definitiva (MTP). A MTP consiste no atraso do desenvolvimento da plumagem definitiva até depois do primeiro período potencial de reprodução de uma espécie (Rohwer et al. 1980; Hawkins et al. 2012). Nas espécies com MTP, a plumagem de filhotes é substituída por uma plumagem subadulta, que difere da plumagem adulta (Stutchbury 1991; Chu 1994). Assim, os indivíduos podem ser divididos em classes etárias distintas (*e.g.*, subadultos, adultos) (Berggren et al. 2004; Hawkins et al. 2012). Exemplos de espécies com MTP incluem o Canário-da-terra (machos da subespécie *Sicalis flaveola pelzelni*, Benítez-Saldívar & Massoni 2018a; machos e fêmeas da subespécie *Sicalis flaveola brasiliensis*, Marques-Santos et al. 2018) e fêmeas de Andorinha-das-árvores (*Tachycineta bicolor*, Beck & Hopkins 2019).

Como tentativas de explicar a MTP, algumas hipóteses foram sugeridas. A hipótese do mimetismo feminino sugere que machos subadultos apresentam plumagem semelhante à plumagem das fêmeas adultas, possibilitando o acesso a territórios de melhor qualidade e acasalamentos (Rohwer et al. 1980). A hipótese críptica sugere que indivíduos subadultos, ao atrasarem o desenvolvimento da coloração definitiva, obtêm vantagens em permanecerem menos notáveis a predadores, reduzindo o risco de predação (Selander 1965). A hipótese da sinalização de *status* propõe que os indivíduos com atraso no desenvolvimento da plumagem são menos hábeis na disputa por recursos, sinalizando honestamente seu *status* de subordinado social e, dessa forma, minimizando os custos de interações agressivas com indivíduos com

plumagem definitiva (Lyon & Montgomerie 1986). Por exemplo, machos de *Malurus melanocephalus*, com coloração da plumagem mais discreta, são subordinados aos machos com plumagem brilhante e, assim, recebem menos agressões quando comparados aos machos de coloração mais brilhante (Karubian et al. 2008). Traços morfológicos (*e.g.*, comprimento da asa, massa corporal) também podem atuar na resolução de interações agressivas (Searcy 1979; Las-Casas et al. 2012; López-Segoviano et al. 2018). Em espécies com MTP, os indivíduos com plumagem definitiva tendem a ser maiores e mais pesados, quando comparados com aqueles indivíduos que ainda não desenvolveram plumagem definitiva (Mitrus 2007; Pérez-Granados & Seoane 2018).

Os custos associados à sinalização de *status* são responsáveis pela manutenção da honestidade do sinal, e afetam os indivíduos de alta e baixa qualidade de maneiras diferentes. Sinais elaborados são mais custosos de serem mantidos por indivíduos de baixa qualidade, enquanto que, para os indivíduos de alta qualidade, os custos de manter sinais elaborados são menores (Zahavi 1975; Getty 2006; Tibbetts 2013, 2014). A hipótese do custo social prevê que os custos estão relacionados à posse do sinal, impostos por coespecíficos, fazendo com que, ao longo do período evolutivo, esse sinal seja mantido (Maynard Smith & Harper 1988; Tibbetts 2013, 2014). Ou seja, indivíduos ornamentados podem ser frequentemente testados por coespecíficos em disputas por recursos, o que contribui para a manutenção da honestidade do sinal (Webster et al. 2018).

A subsespécie *Sicalis flaveola brasiliensis* (Canário-da-terra) possui maturação tardia da plumagem em ambos os sexos (Marques-Santos et al. 2018). Os machos e as fêmeas adultos são caracterizados pela plumagem definitiva amarela, porém machos possuem o amarelo mais brilhante e as fêmeas um amarelo escuro. Os indivíduos jovens são caracterizados pela plumagem não definitiva parda. Na subsespécie *S. f. pelzelni*, em que apenas os machos possuem MTP, machos com plumagem não definitiva são teoricamente indistinguíveis das fêmeas, considerando o sistema visual tetra cromáticos das aves (Benítez-Saldívar & Massoni

2018b). Assim sendo, nós pressupomos que indivíduos de *S. f. brasiliensis* não conseguem distinguir machos pardos de fêmeas pardas.

Nosso objetivo foi investigar se a dominância social e a agressividade em bandos de Canários-da-terra (*Sicalis flaveola brasiliensis*) variam com a classe social, morfologia e coloração da plumagem dos indivíduos participantes das interações em uma área rural onde existe suplementação alimentar. Os Canários foram divididos em três classes sociais (*i.e.*, divisão dos indivíduos considerando a coloração das penas, sexo e idade), são elas: classe social macho amarelo (*i.e.*, machos adultos com plumagem definitiva amarela), classe social fêmea amarela (*i.e.*, fêmeas adultas com plumagem definitiva amarela) e classe social indeterminado (*i.e.*, indivíduos jovens com plumagem não definitiva parda cujo sexo não foi identificado). Os indivíduos da espécie foram observados durante o período não reprodutivo, quando é mais provável que os indivíduos compitam por recurso alimentar e status social e não por acasalamentos ou locais de reprodução (Tibbetts & Saffran 2009; Crowhurst et al. 2012). Previmos que os indivíduos das classes macho e fêmea amarelos seriam dominantes e venceriam a maior parte das interações agressivas (hipótese da sinalização de *status*) em relação à classe social indeterminado. Esperamos que em cada uma das classes sociais e quando considerados em conjunto, indivíduos maiores e com uma coloração mais conspícua seriam dominantes e venceriam a maior parte das interações agressivas (hipótese da sinalização de *status*) em relação a indivíduos menores e com coloração menos conspícua.

Métodos

Área de estudo

Conduzimos o estudo na Eco Fazenda Experimental da Universidade Vila Velha (Eco Fazenda UVV), situada na área rural do município de Guarapari, Espírito Santo, na região Sudeste do Brasil (20° 35' 28.9" S - 40° 27' 25.4" W). A área de estudo possui um total de 69.000 m² e pertence ao domínio da Mata Atlântica. A área pode ser caracterizada pela presença de pastos para a criação dos rebanhos bovino e ovino, galinheiro, construções humanas e fragmento de mata preservada (23.000 m²). Nessa área há caixas-ninho (altura x largura x profundidade: 28 x 15,5 x 15 cm, diâmetro: 4 cm), instaladas previamente ao período do presente estudo em postes nos pastos e/ou em construções (*e.g.*, telhados), objetivando monitorar e obter informações a respeito da biologia reprodutiva dos Canários-da-terra e de outras espécies encontradas no local (Alvarenga 2017). Segundo a classificação climática de Köppen-Geiger, o clima é do tipo tropical monçônico (Am) com temperatura média anual variando entre 22-24 °C, precipitação anual variando entre 1200-1300 mm (Alvares et al. 2014).

Espécie de estudo

Popularmente conhecida como Canário-da-terra, a espécie *Sicalis flaveola* está amplamente distribuída pela América do Sul (Coelho et al. 2011). Ocupa áreas abertas e semiabertas, mas pode também habitar áreas rurais e urbanas (León et al. 2014; Ridgely et al. 2015). Trata-se de uma espécie granívora que tem o hábito de forragear no solo, em estratos herbáceos, galhos e folhagens com alturas de até 5 m (Sick 2001; de la Peña 2005). Esta é uma espécie social capaz de formar bandos numerosos (Silveira & Méndez 1999). Durante o período reprodutivo nidificam em cavidades, como buracos em troncos de árvores, construções

humanas (*e.g.*, telhados), ninhos abandonados de outras espécies (*e.g.*, *Furnarius rufus*) e caixas-ninho (Marcondes-Machado 1988; Sick 2001).

Entre as cinco subespécies descritas (Espinosa et al. 2017), a encontrada na área de estudo é *Sicalis flaveola brasiliensis*. Essa subespécie apresenta MTP (Marques-Santos et al. 2018), sendo que machos e fêmeas podem se reproduzir sem adquirirem a plumagem definitiva. Os machos e fêmeas jovens possuem plumagem pardacenta e podem ter um colar amarelo estriado na região do peito. Os machos apresentam coloração definitiva da plumagem a partir da segunda estação reprodutiva (Marques-Santos et al. 2018), sendo amarelos com dorso em tons de oliva e rajado, fronte alaranjada, asas e cauda em tons de marrom escuro com as pontas das penas amarelas. A partir da segunda ou terceira estação reprodutiva, as fêmeas mais velhas desenvolvem a plumagem definitiva, amarela escura (Silveira & Méndez 1999; Sick 2001; Marques-Santos et al. 2018). A coloração amarela da plumagem tem provável origem em pigmentos carotenoides (Marques-Santos et al. 2018). Com base nas características da plumagem, sexo e idade, classificamos os indivíduos de *S. f. brasiliensis* em três classes sociais: classe social macho amarelo (*i.e.*, machos adultos com plumagem definitiva amarela), classe social fêmea amarela (*i.e.*, fêmeas adultas com plumagem definitiva amarela) e classe social indeterminado (*i.e.*, indivíduos jovens com plumagem não definitiva parda cujo sexo não foi identificado).

Coleta de dados

Nós capturamos os indivíduos adultos e jovens de *S. f. brasiliensis* ($n = 254$) usando rede de neblina (malha: 16 x 16 mm, comprimento x altura: 12 x 2,5 m), enquanto que os ninhos foram capturados nas caixas-ninho ($n = 84$). As capturas foram realizadas no período entre os anos de 2018 (julho a novembro) e 2019 (fevereiro a setembro), nas estações reprodutivas (outubro a março) e não reprodutivas (abril a setembro) (Marques-Santos et al. 2015). Como o

galinheiro é um dos locais utilizados pelos Canários para se alimentarem, instalamos a rede perto desse durante os períodos da manhã (8-12 h) e da tarde (14-17 h). Anilhamos as aves usando uma anilha metálica fornecida pelo Centro de Pesquisa e Conservação de Aves Silvestres (CEMAVE/ICMBio) e uma combinação única de anilhas coloridas. Posteriormente, medimos a massa corporal de cada indivíduo usando uma balança do tipo Pesola de 50 g (precisão de 0,5 g) e medimos os comprimentos do tarsometatarso, asa, cauda e bico com auxílio de um paquímetro (precisão de 0,01 mm) (Sick 2001). Coletamos penas amarelas das regiões do peito (5 penas), cloaca (2-3 penas) e asas direita e esquerda (2-3 penas, cada asa). O material coletado foi fixado em papel cartão com fita crepe, identificado e embalado em papel alumínio para as análises de reflectância (ver Características espectrais das penas).

Realizamos observações prévias para identificarmos os locais de maior ocorrência dos bandos de *S. f. brasiliensis* e constatamos que os mesmos aconteciam próximos às áreas de alimentação dos rebanhos bovino e ovino, bem como do galinheiro. Notamos também que mesmo com a suplementação alimentar existente na área, ainda era possível presenciar indivíduos competindo por esse recurso. Com base nessas informações realizamos as nossas filmagens nesses locais entre os meses de abril e setembro do ano de 2019 (*i.e.*, período não reprodutivo), sempre nos períodos da manhã (8-12 h) e da tarde (14-17 h). Antes das filmagens, como forma de atrair os indivíduos, ofertamos aproximadamente 16 g de ração. A ração era disponibilizada agregadamente com intuito de dificultar o acesso dos indivíduos e aumentar a competição. Em seguida, posicionamos a câmera Canon EOS Rebel T6i, com lente Sigma 70-300 mm, em um tripé à distância de 10-15 m da ração e altura aproximada de 1,50 m em relação ao solo. Iniciamos as filmagens quando o primeiro indivíduo se aproximava da ração. Com auxílio de um binóculo, Ecotone AD-7 10 × 42, narramos a combinação de anilhas, sexo (macho, fêmea, indeterminado) e coloração (amarelo, pardo). Quando todos os indivíduos do bando voavam, interrompíamos as filmagens a fim de gerar arquivos de vídeos de tempos

menores e, com isso, simplificar as análises. Vale ressaltar que além dos indivíduos anilhados no presente estudo, observamos indivíduos anilhados anteriormente (Alvarenga 2017).

Para as análises das filmagens, utilizamos o Software CowLog (Hänninen & Pastell 2009). Contabilizamos apenas as interações em que ambos os indivíduos envolvidos estavam anilhados. Consideramos bicadas e confronto físico como exemplos de interações agressivas. Anotamos as seguintes informações referentes a cada interação: os dados do vídeo (*i.e.*, nome do arquivo, data, horário em que ocorreu a interação, número da interação), informações de quem iniciou, venceu e perdeu o confronto (*i.e.*, sexo do indivíduo, combinação de anilhas, coloração da plumagem). Consideramos como vencedor aquele indivíduo que afastava o outro e perdedor aquele indivíduo que era afastado.

Características espectrais das penas

Analisamos as características espectrais das penas amarelas utilizando um espectrofotômetro Ocean Optics USB4000 equipado com uma fonte de luz pulsada de xenônio-PX 2 (Ocean Optics, Dunedin, Flórida, EUA), que emite luz no espectro visível para as aves (315-700 nm), incluindo o ultravioleta (UV) (Diniz et al. 2015). Realizamos as medições usando uma única sonda de fibra óptica que fornece iluminação da fonte de luz e transfere a luz refletida para o espectrofotômetro. Antes da medição de cada amostra, realizamos medições padronizadas, utilizando uma referência branco padrão WS-1-SS e preta (papel veludo na cor preta). Em seguida, retiramos as penas do papel cartão e as reorganizamos de maneira que as penas de uma mesma região do corpo ficassem sobrepostas e as colamos com fita crepe em papel veludo preto. Medimos a reflectância da plumagem das quatro regiões do corpo das aves (*i.e.*, peito, cloaca e das duas asas). Posicionamos a sonda em um ângulo de 90° em relação às penas com um suporte de metal que exclui toda a luz proveniente do ambiente. Para cada amostra, nós fizemos três medições sempre removendo e reposicionando a sonda entre as

medições. Utilizamos o pacote *pavo* (Maia et al. 2013) do Software R 3.6.0 (R Core Team 2019), para estimarmos os parâmetros de coloração. Dessas, selecionamos cinco para análises: brilho médio (reflectância média em toda faixa espectral), saturação (contribuição relativa de uma determinada faixa espectral para o brilho total) do ultravioleta (UV), amarelo e vermelho, e matiz (comprimento de onda de reflectância máxima) (Montgomerie 2006) (Fig. 1).

Realizamos uma Análise de Componentes Principais (PCA) para os parâmetros de coloração selecionados, com o intuito de reduzir o número de variáveis. Ao final, ficamos com apenas um componente (PC1), que explica 67% da variância nos dados originais, e no qual obtivemos valores positivos para a saturação do amarelo (0,94), saturação do vermelho (0,96) e matiz (0,46), e valores negativos para brilho médio (-0,71) e saturação do ultravioleta (-0,92).

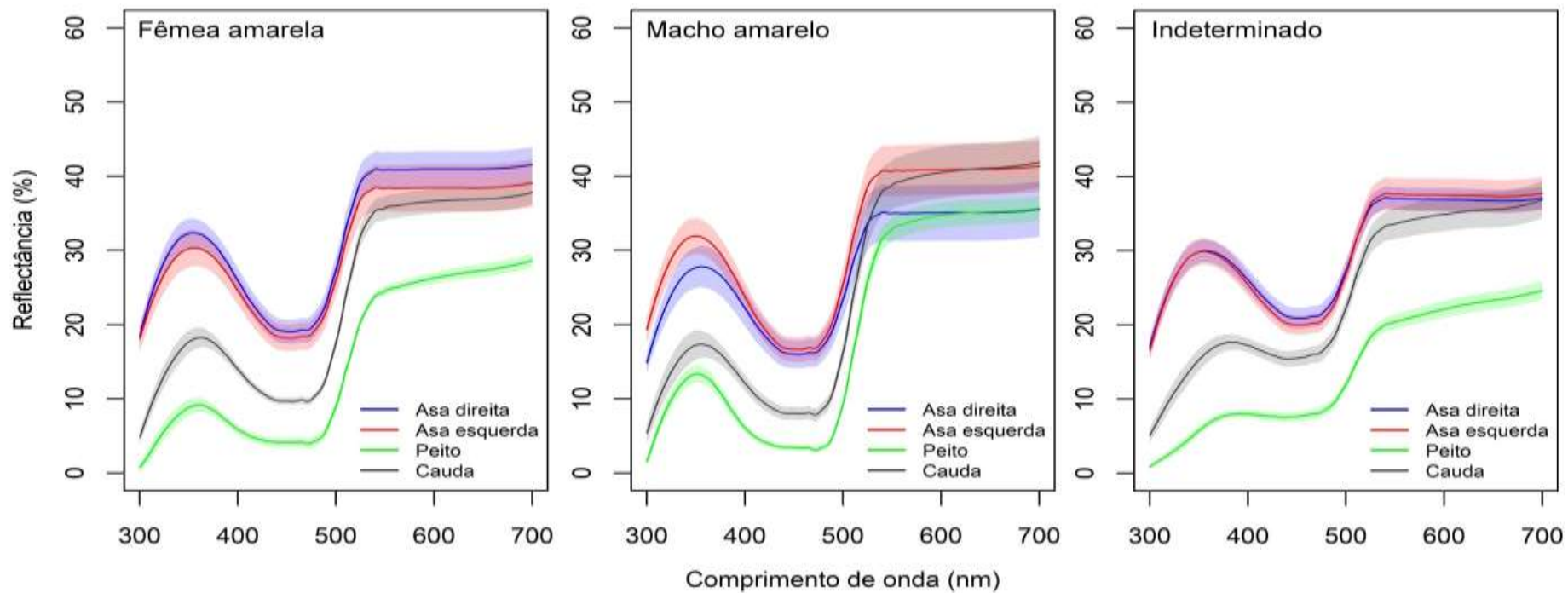


Fig. 1 Reflectância das penas amarelas de Canário-da-terra (*Sicalis flaveola brasiliensis*). Classe social fêmea amarela (n = 9 indivíduos), classe social macho amarelo (n = 11 indivíduos), classe social indeterminado (n = 21 indivíduos)

Análise estatística

Variação fenotípica

Como os indivíduos foram capturados em anos distintos ao período de observação do presente estudo, estimamos a repetibilidade das características morfológicas (*i.e.*, peso e comprimentos do tarsometatarso, asa, cauda e bico) para verificarmos quais dessas características são consistentes entre anos para o mesmo indivíduo. Utilizamos o método baseado no modelo linear de efeitos mistos (LMM) para dados gaussianos e o pacote *rptR* (Stoffel et al. 2017) do Software R 3.6.0 (R Core Team 2019). Em relação às medidas morfológicas, encontramos valores de repetibilidade moderado a alto para peso ($r \pm EP = 0,54 \pm 0,16$, $p = 0,007$), asa ($r \pm EP = 0,43 \pm 0,24$, $p = 0,13$) e cauda ($r \pm EP = 0,63 \pm 0,20$). Em relação ao tarsometatarso e ao bico encontramos valores de repetibilidade baixos ($r \pm EP = 0,00 \pm 0,16$, $p = 1,00$; $r \pm EP = 0,03 \pm 0,20$, $p = 0,49$, respectivamente). Os padrões encontrados sugerem que a morfologia varia, podendo ser dependentes da condição ou idade dos indivíduos de *S. f. brasiliensis*. Entretanto, o peso e os comprimentos da asa e da cauda tendem a ser consistentes ao longo do tempo e podem ser indicadores confiáveis de dominância e sucesso em interações agressivas entre os indivíduos. Para essa análise, utilizamos informações de 20 indivíduos recapturados.

Realizamos uma análise para verificarmos se a morfologia (*i.e.*, peso e os comprimentos da asa e cauda) e coloração (*i.e.*, PC1, ver Características espectrais) diferem entre as três classes sociais. Para a morfologia, utilizamos dados coletados de 88 indivíduos (28 indivíduos da classe macho amarelo, 19 indivíduos da classe fêmea amarela e 41 indivíduos da classe indeterminado). Para a coloração, utilizamos dados de 41 indivíduos (11 indivíduos da classe macho amarelo, 9 indivíduos da classe fêmea amarela e 21 indivíduos da classe indeterminado). Verificamos a normalidade dos dados coletados e, em seguida, realizamos uma ANOVA (dados

paramétricos) ou um teste de Kruskal-Wallis (dados não paramétricos) seguidos pelos testes *post hoc* de Tukey ou de Dunn, respectivamente.

Dominância social

A fim de testar se as interações estabeleceram uma hierarquia de dominância social em *S. f. brasiliensis*, utilizamos os pacotes *steepness* (Leiva & de Vries 2014) e *compete* (Curley 2016) do Software R 3.6.0 (R Core Team 2019). Construimos uma matriz utilizando o número total de vitórias e derrotas para cada indivíduo, cujas linhas representam as vitórias e as colunas representam as derrotas. Calculamos as pontuações de David e as pontuações normalizadas de David com base no método de Matriz de Índices de Dominância Diádica Corrigida pelo Acaso (D_{ij}) (ver de Vries et al. 2006) (Tabela A1 - Apêndice). A pontuação de David mede o sucesso de um indivíduo em interações agressivas, considerando os ganhos relativos dos outros indivíduos com os quais ele interage (David 1987; de Vries et al. 2006; Portugal et al. 2017; Diniz et al. 2019). Pontuações positivas indicam indivíduos que são bem-sucedidos, enquanto pontuações negativas indicam indivíduos malsucedidos nas interações contra outros indivíduos (Portugal et al. 2017). Escolhemos o método D_{ij} , pois, segundo de Vries et al. (2006), é o método mais adequado, devido à possibilidade de comparar matrizes que possuem diferentes frequências de interação.

Utilizamos testes de randomização para verificar a inclinação da linha ajustada pela pontuação normalizada de David (de Vries et al. 2006) e a significância estatística da linearidade (de Vries 1995). A linearidade é dependente das relações de dominância binárias presentes em um determinado grupo de organismos e do grau em que tais relações são transitivas, enquanto a inclinação está associada ao tamanho das diferenças absolutas entre indivíduos classificados de forma adjacente em seu sucesso em vencer interações agonísticas (de Vries et al. 2006).

Para sabermos se a dominância social varia com a classe social, morfologia e coloração da plumagem, nós testamos se o índice de dominância social (*i.e.*, pontuação normalizada de David) está relacionado à classe social e às características do indivíduo (*i.e.*, morfologia e coloração) em três etapas. Na primeira etapa, usamos o teste de Kruskal-Wallis seguido pelo teste *post hoc* de Dunn para avaliar se as três classes sociais diferem em relação ao índice de dominância. Para a segunda etapa, relacionamos o índice de dominância com a morfologia (peso e comprimentos da asa e cauda) por meio de correlação de Spearman para todos os indivíduos e para cada classe social. Na terceira etapa, utilizamos novamente a correlação de Spearman para correlacionarmos o índice de dominância com a coloração (PC1, ver Características espectrais) para todos os indivíduos e também para cada classe social. Ajustamos os valores de *p* por múltiplos testes usando o método de taxas de descobertas falsas (“*fd*r”) (Benjamini & Hochberg 1995). Para todas as análises de dominância social, utilizamos à média para aqueles indivíduos que tiveram as medidas morfológicas tomadas duas vezes. Para os indivíduos (*n* = 3) com duas medidas de coloração, usamos aquelas cujas datas eram mais próximas do período de observação.

Interações agressivas

Para sabermos se a agressividade varia com a classe social, morfologia e coloração da plumagem, nós testamos se a chance de vencer uma interação está relacionada às características do indivíduo (*i.e.*, morfologia e coloração) e à classe social em duas etapas. Para a primeira etapa, consideramos a morfologia (peso e comprimentos da asa e cauda) para calcularmos a diferença entre os vencedores e perdedores (*e.g.*, subtraindo o peso dos vencedores do peso dos perdedores). Interações entre pares de indivíduos podem ter dois possíveis resultados (*i.e.*, indivíduo A sendo vencedor ou perdedor em relação ao indivíduo B). Para evitar pseudorréplica, nós sorteamos um resultado possível da interação agressiva para cada par de

indivíduos e usamos somente essa subamostra de interações nas análises. Ou seja, caso o resultado do sorteio fosse indivíduo B vencendo indivíduo A, nós excluimos interações em que o indivíduo A venceu o indivíduo B. Realizamos o Teste t (dados paramétricos) ou Teste de Wilcoxon Mann-Whitney (dados não paramétricos) para avaliarmos se as médias das diferenças morfológicas entre vencedores e perdedores diferiam de zero. Médias das diferenças maiores que zero indicam que os vencedores teriam peso e/ou comprimentos da asa e cauda maiores que os perdedores.

Para a segunda etapa, consideramos os parâmetros de coloração (PC1, ver Características espectrais) e realizamos os mesmos procedimentos e interpretações descritos anteriormente. Ambas as etapas foram realizadas para todos os indivíduos e para cada classe social. Consideramos o valor de significância para todas as análises descritas iguais a 0,05.

Resultados

Participaram das interações 88 indivíduos, sendo 28 indivíduos machos amarelos, 19 indivíduos fêmeas amarelas e 41 indivíduos indeterminados. Registramos 294 interações agressivas (Tabela 1). Os machos amarelos venceram 105 interações (35,7%), as fêmeas amarelas venceram 94 interações (32,0%) e os indeterminados venceram 95 interações (32,3%) (Tabela 1).

Varição fenotípica

Não encontramos diferenças no peso (Teste de Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 4,97$, $df = 2,00$, $p = 0,08$) e no comprimento da cauda (ANOVA: $df = 2,52$, $F = 1,07$, $p = 0,35$) entre as três classes sociais. O comprimento da asa variou entre as classes (ANOVA: $df = 2,00$, $F = 12,74$, $p < 0,0001$), sendo que a classe indeterminado (média \pm DP: $65,28 \pm 2,73$) possui comprimento de asa menor do que fêmeas amarelas (média \pm DP: $67,87 \pm 3,35$, Tukey: $diff = -2,59$, $p = 0,02$) e machos amarelos (média \pm DP: $69,32 \pm 1,93$, Tukey: $diff = 4,04$, $p < 0,0001$). Não houve diferença no comprimento da asa entre machos amarelos e fêmeas amarelas (Tukey: $diff = 1,44$, $p = 0,35$). Por fim, também não encontramos diferenças na coloração das penas amarelas entre as classes sociais (Teste de Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 2,14$, $df = 2,00$, $p = 0,34$).

Tabela 1 Vitórias (linhas) e derrotas (colunas) das interações de indivíduos de Canário-da-terra (*Sicalis flaveola brasiliensis*) na Eco Fazenda Experimental da Universidade Vila Velha (Eco Fazenda UVV)

	Macho amarelo	Fêmea amarela	Indeterminado	Total (%)
	(%)	(%)	(%)	
Macho amarelo	64 (21,8%)	6 (2,0%)	35 (11,9%)	105 (35,7%)
Fêmea amarela	42 (14,3%)	16 (5,4%)	36 (12,3%)	94 (32,0%)
Indeterminado	48 (16,3%)	11 (3,7%)	36 (12,3%)	95 (32,3%)
Total	154 (52,4%)	33 (11,2%)	107(36,4%)	294 (100,0%)

Dominância social

Na análise de hierarquia de dominância nos bandos de *S. f. brasiliensis*, de acordo com método de Matriz de Índices de Dominância Diádica Corrigida pelo Acaso (D_{ij}), não encontramos linearidade ($h' = 0,04$, $p = 0,32$, 10000 randomizações) e encontramos um valor de inclinação muito baixo ($s = 0,003$, $p = 0,0001$, 9999 simulações). Esses resultados indicam ausência de hierarquia de dominância ou que o número de interações observadas entre os indivíduos não foi suficiente para estabelecer uma hierarquia.

O índice de dominância social (*i.e.*, pontuação normalizada de David) variou entre as três classes sociais (Teste de Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 12,00$, $df = 2,00$, $p = 0,002$), sendo que a classe fêmea amarela foi a mais dominante quando comparada com as outras duas classes (Tabela 2). Não houve diferença no índice de dominância social entre machos amarelos e indeterminados (Tabela 2). Não encontramos relação entre o índice de dominância e as características do indivíduo (*i.e.*, morfologia e coloração) (Tabelas A2 e A3 - Apêndice).

Tabela 2 Teste *post hoc* de Dunn avaliando diferenças entre as classes sociais e o índice de dominância (*i.e.*, pontuação normalizada de David) em bandos de Canário-da-terra (*Sicalis flaveola brasiliensis*). M Ama: classe social macho amarelo, F Ama: classe social fêmea amarela, Ind: classe social indeterminado

Comparação entre as classes sociais	Z	Valor de p sem ajuste	Valor de p ajustado
F Ama – Ind	2,55	0,01	0,02*
F Ama – M Ama	3,47	0,0005	0,002*
Ind – M Ama	1,32	0,19	0,19

*Valores significativos

Interações agressivas

Os indivíduos que iniciaram as interações venceram 280 (95,3%) e perderam apenas 14 (4,8%). Em relação à chance de vencer uma interação agressiva, considerando todos os indivíduos, os vencedores tenderam a serem mais pesados e a terem comprimentos de asa e cauda maiores do que os perdedores (Tabela 3). Quando analisamos cada classe social separadamente, identificamos que os vencedores são mais pesados e maiores (comprimentos de asa e cauda) do que os perdedores, tanto entre machos amarelos quanto entre fêmeas amarelas (Tabela 3, Fig. 2A e 2B). Quanto à classe social indeterminado não encontramos diferença entre os pesos dos vencedores e perdedores. Mas, os vencedores são menores (comprimentos de asa e cauda) do que os perdedores (Tabela 3, Fig.2C).

Não encontramos diferenças entre os parâmetros de coloração das penas entre os vencedores e perdedores, quando consideramos todos os indivíduos (Tabela 4). Ao separarmos por classe social, foi identificado que, entre os machos amarelos, os vencedores apresentaram penas da cloaca com maior saturação amarela e vermelha (PC1) do que perdedores (Tabela 4). As fêmeas amarelas vencedoras tinham penas da asa com maior saturação amarela e vermelha se comparadas com as fêmeas amarelas perdedoras (Tabela 4). Na classe social indeterminado, as penas de todas as regiões do corpo dos vencedores tinham menor saturação nos espectros amarelo e vermelho do que nas penas dos perdedores (Tabela 4). Por outro lado, indeterminados

vencedores apresentaram maior saturação UV e maior brilho médio da coloração da plumagem do que indeterminados perdedores.

Tabela 3 Diferenças morfológicas entre os vencedores e os perdedores da mesma classe social nas interações agressivas em bandos de Canário-da-terra (*Sicalis flaveola brasiliensis*). M Ama: classe social macho amarelo, F Ama: classe social fêmea amarela, Ind: classe social indeterminado, Comp. asa: comprimento da asa, Comp. cauda: comprimento da cauda

Classe social	Dados morfológicos	Média ± SD Vencedores	Média ± SD Perdedores	Valor do teste estatístico		
				teste	df	p
Todos os indivíduos	Peso	19,82 ± 1,38	19,50 ± 1,38	2,00 ^a	125	0,05
	Comp. asa	67,73 ± 3,01	66,87 ± 3,23	1,90 ^a	80	0,06
	Comp. cauda	52,11 ± 2,75	51,69 ± 2,38	2,00 ^a	75	0,05
M Ama	Peso	20,04 ± 1,27	19,59 ± 1,54	2,20 ^a	46	0,03*
	Comp. asa	69,89 ± 1,94	66,96 ± 3,14	4,50 ^a	28	0,0001*
	Comp. cauda	54,22 ± 2,11	51,78 ± 2,46	250,00 ^b	-	0,004*
F Ama	Peso	20,35 ± 1,25	19,34 ± 1,74	2,20 ^a	33	0,03*
	Comp. asa	68,65 ± 1,48	66,82 ± 3,63	2,90 ^a	23	0,008*
	Comp. cauda	52,49 ± 1,65	51,42 ± 2,59	2,90 ^a	23	0,009*
Ind	Peso	19,20 ± 1,46	19,35 ± 1,32	-0,74 ^a	44	0,50
	Comp. asa	64,60 ± 2,10	66,80 ± 2,94	-3,60 ^a	27	0,001*
	Comp. cauda	49,90 ± 2,30	51,87 ± 2,06	99,00 ^b	-	0,02*

*Valores significativos

^aValores referentes ao Teste T

^bValores referentes ao Teste de Wilcoxon Mann-Whitney

Tabela 4 Diferenças na coloração (sendo os parâmetros de coloração o PC1) entre os vencedores e os perdedores da mesma classe social nas interações agressivas em bandos de Canário-da-terra (*Sicalis flaveola brasiliensis*). AD: asa direita, AE: asa esquerda, P: peito, C: cloaca

Classe social	Parte do corpo	Média ± SD	Média ± SD	Valor do		
		Vencedores	Perdedores	teste	df	p
				estatístico		
Todos os indivíduos	AD	-0,94 ± 0,27	-0,77 ± 0,32	512,00 ^b	-	0,20
	AE	-0,92 ± 0,30	-0,93 ± 0,30	0,02 ^a	50	1,00
	C	0,35 ± 0,40	0,40 ± 0,54	-0,43 ^a	50	0,70
	P	1,20 ± 0,40	1,14 ± 0,52	-0,30 ^a	50	0,80
Macho amarelo	AD	-0,90 ± 0,23	-0,81 ± 0,26	-1,20 ^a	16	0,30
	AE	-0,93 ± 0,32	-0,98 ± 0,31	0,11 ^a	16	0,90
	C	0,61 ± 0,36	0,23 ± 0,48	3,00 ^a	16	0,009*
	P	1,10 ± 0,36	1,14 ± 0,34	-0,53 ^a	16	0,60
Fêmea amarela	AD	-0,75 ± 0,21	-0,82 ± 0,33	1,50 ^a	15	0,10
	AE	-0,68 ± 0,20	-0,92 ± 0,33	2,80 ^a	15	0,01*
	C	0,45 ± 0,18	0,45 ± 0,50	0,04 ^a	15	1,00
	P	1,51 ± 0,34	1,10 ± 0,78	1,60 ^a	15	0,10
Indeterminado	AD	-1,13 ± 0,25	-0,70 ± 0,36	-2,70 ^a	17	0,02*
	AE	-1,08 ± 0,21	-0,87 ± 0,27	-2,70 ^a	17	0,01*
	C	0,01 ± 0,31	0,55 ± 0,59	-2,60 ^a	17	0,02*
	P	1,06 ± 0,35	1,19 ± 0,44	-2,20 ^a	17	0,05*

*Valores significativos

^aValores referentes ao Teste T

^bValores referentes ao Teste de Wilcoxon Mann-Whitney

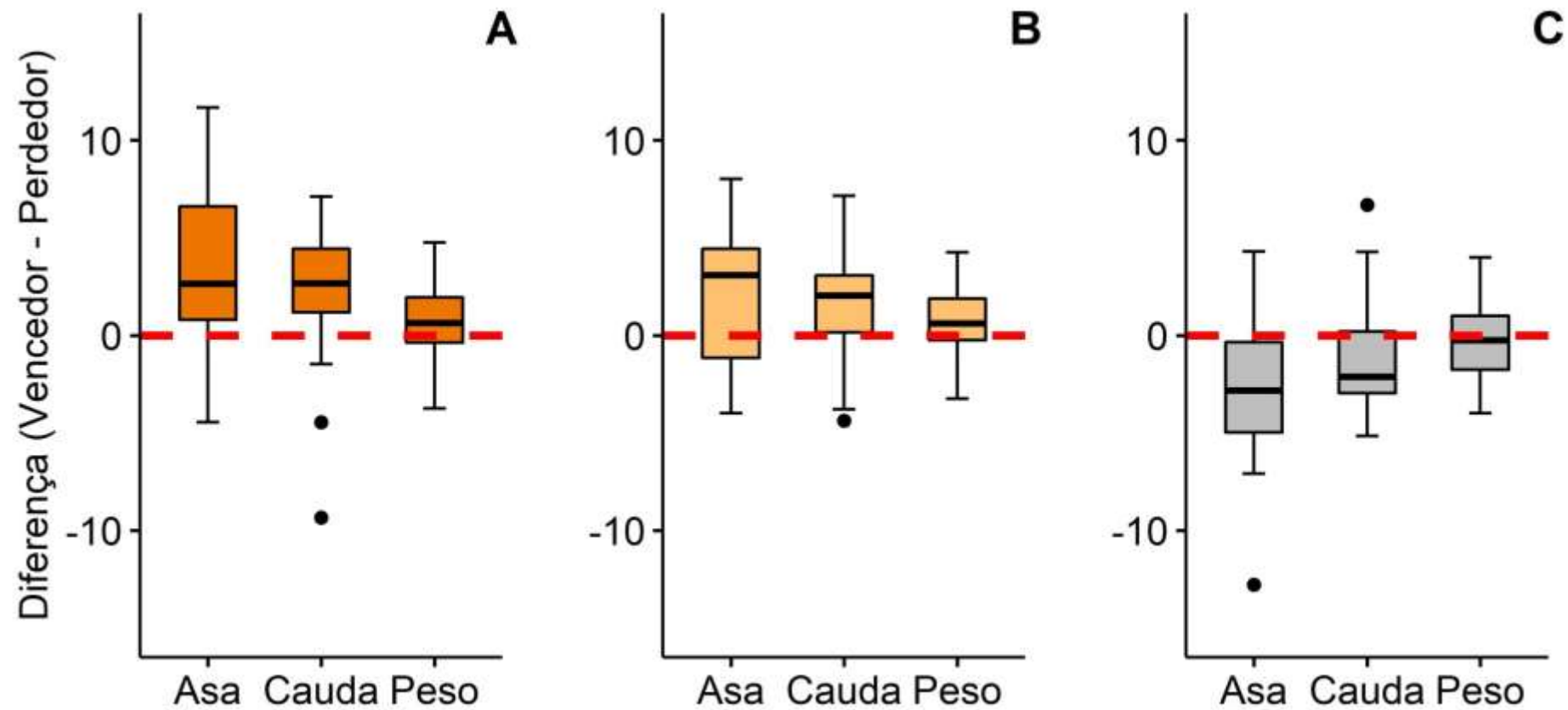


Fig. 2 Boxplots mostrando a diferença morfológica (peso e os comprimentos de asa e cauda) entre vencedores e perdedores. A: Classe social macho amarelo, B: Classe social fêmea amarela, C: Classe social indeterminado

Discussão

Neste estudo, avaliamos se a dominância e a resolução de interações agressivas em bandos de Canário-da-terra variam entre as classes sociais e se estão relacionadas à morfologia e coloração dos indivíduos. Identificamos que (1) fêmeas de coloração predominantemente amarela foram dominantes em relação a machos amarelos e indivíduos pardos de sexo indeterminado, independentemente das características dos indivíduos (*i.e.*, morfologia e coloração) que participaram das interações; (2) os indivíduos mais pesados e maiores venceram a maioria das interações agressivas entre os machos amarelos e entre as fêmeas amarelas; (3) indivíduos com coloração amarela mais conspícua venceram a maioria das interações entre machos amarelos e entre fêmeas amarelas; (4) todavia, indivíduos menores e menos conspícuos nas manchas de plumagem amarela venceram a maioria das interações entre os indivíduos pardos de sexo indeterminado.

Dominância social

De acordo com a hipótese de sinalização de *status* (Rohwer 1975; Lyon & Montgomerie 1986), nós prevíamos que machos e fêmeas amarelos seriam dominantes em relação à classe indeterminado e que, os indivíduos mais pesados, maiores e com coloração mais conspícua, seriam dominantes. Nossos resultados não permitem apoiar integralmente a hipótese de sinalização de *status*, pois fêmeas amarelas foram dominantes em relação às demais classes sociais, e machos amarelos não foram dominantes em relação a indivíduos pardos. A maior dominância das fêmeas pode ser considerada independente das características dos indivíduos (*i.e.*, morfologia e coloração), tendo em vista que a relação da morfologia e coloração com o índice de dominância (*i.e.*, pontuação normalizada de David) entre indivíduos não foi encontrado. Portanto, a classe social dos Canários-da-terra parece ter um papel mais relevante

na sinalização das relações de dominância do que a variação gradual na coloração da plumagem (Rat et al. 2015) ou tamanho dos indivíduos (Las-Casas et al. 2012; López-Segoviano et al. 2018). Esse padrão contradiz estudos realizados com outras espécies, com origem da plumagem tendo como base os pigmentos e/ou estruturas das penas, que identificaram características da plumagem como sinais de *status* social em fêmeas (Midamegbe et al. 2011; Chaine et al. 2011; López-Idiáquez et al. 2016).

Nossos resultados contradizem a ideia comum de que, em relação às fêmeas, os machos são dominantes no acesso a recursos alimentares (Hepp & Hair 1984; Andersson 1994; Hemelrijk et al. 2020). Estudos sugerem que o recurso alimentar e o resultado da competição social são fundamentais para o sucesso de fertilização e reprodutivo da fêmea (Lyon & Montgomerie 2012; Tobias et al. 2012). Adicionalmente, o recurso alimentar é normalmente mais limitante para as fêmeas do que para os machos por causa do alto custo energético da reprodução das fêmeas em comparação com os machos (Parker & Holm 1990). As fêmeas de Canário podem estar, portanto, enfrentando uma maior pressão competitiva do que machos pelo acesso ao recurso alimentar no período não reprodutivo (Tobias et al. 2012). O nosso estudo sugere também que fêmeas amarelas têm maior capacidade de retenção de recursos alimentares do que fêmeas mais jovens. Além da competição social, a dominância de fêmeas amarelas em Canários-da-terra pode estar ligada com a questão da idade. Indivíduos podem se tornar dominantes em relação a outros indivíduos conforme vão ficando mais velhos por meio da experiência na obtenção de recursos (*e.g.*, Edler & Friedl 2010; Lukianchuk & Doucet 2014). Acreditamos que estudos futuros com o Canário-da-terra poderão investigar como se dá a ontogenia da dominância em fêmeas e se a coloração influencia no reconhecimento social da dominância de fêmeas amarelas (*e.g.*, por meio da manipulação da coloração; Pryke 2007; Crowhurst et al. 2012; Leitão et al. 2019).

Machos amarelos não foram dominantes em relação às fêmeas amarelas e indivíduos pardos de sexo indeterminado. As relações de dominância em machos podem estar mais

relacionadas à competição intrasexual por recursos associados ao período reprodutivo: materiais de nidificação, locais para nidificar ou parceira (Andersson 1994; Tobias et al. 2012). Entender qual o contexto social no qual os indivíduos estão inseridos é importante para que seja possível interpretarmos, da melhor maneira, as diferenças comportamentais existentes entre os sexos, uma vez que machos e fêmeas são expostos frequentemente a pressões diversas e conflitantes por causa das distintas estratégias reprodutivas e/ou por desenvolverem papéis sociais diferentes (Lendvai et al. 2011).

As hierarquias de dominância social podem ser influenciadas pelo ambiente social (*e.g.*, tamanho do grupo, composição do grupo) ou por fatores ambientais (*e.g.*, distribuição do recurso, disponibilidade do recurso) (Isbell & Young 2002). Os bandos de Canário-da-terra não formaram hierarquia de dominância; o que difere do padrão comum de hierarquia de dominância social encontrado em outras aves sociais (*e.g.*, Leitão et al. 2015; Diniz et al. 2019). Neste estudo, acreditamos que a ausência de hierarquia de dominância se associa a fatores como, a escassez de registros de interações entre os indivíduos anilhados (média de 3,34 interações/indivíduo), predominância de indivíduos não anilhados nos bandos, variação na composição dos bandos, e/ou a abundância e agrupamento do recurso alimentar na área de estudo contribuindo para que a competição entre os indivíduos seja fraca.

Interações agressivas

Apesar da relação entre a dominância e a morfologia não ter sido observada, identificamos que a chance de vencer uma interação tem relação com a morfologia, fato esse que ajuda a sustentar a hipótese de sinalização de *status*. Encontramos também que os indivíduos mais pesados e maiores venceram a maioria das interações considerando todos os indivíduos em conjunto e entre os machos e entre as fêmeas. Nossos resultados são semelhantes aos encontrados para *Peucaea aestivalis*, espécie endêmica encontrada nos Estados Unidos, no qual

os machos maiores foram mais agressivos e, conseqüentemente, conseguiram criar pelo menos um filhote (Niederhauser et al. 2021). A proximidade dos indivíduos durante o forrageamento sugere a possibilidade de que o indivíduo consiga avaliar os caracteres morfológicos dos outros integrantes do bando e, com isso, detectar possíveis diferenças morfológicas e prever o custo de uma interação agressiva.

Em relação à coloração, consideramos que essa característica não é um bom preditor de sucesso nas interações agressivas durante o período não reprodutivo. Apesar de termos encontrado diferenças na saturação do amarelo e vermelho nos vencedores das classes macho amarelo e fêmea amarela, as regiões nas quais essas diferenças foram encontradas (*i.e.*, cloaca nos machos e asa esquerda nas fêmeas) não são visíveis e, provavelmente, não são usadas como sinais em interações sociais nos bandos. Plumagens com base em pigmentos carotenoides podem estar associadas a sinais sexuais, sendo usadas durante a competição por territórios e parceiros (Pryke et al. 2001; Pryke & Andersson 2003). Esse tipo de plumagem é responsável por sinalizar a qualidade individual, por conta da sua relação com a dieta e saúde dos indivíduos (Lozano 1994; von Schantz et al. 1999; Faivre et al. 2003, McGraw & Ardia 2003; Butler & McGraw 2013). Portanto, é mais provável que a coloração amarela do Canário-da-terra atue como um sinal sexual durante o período reprodutivo e não como sinal social de dominância no período não reprodutivo.

Na classe indeterminado, nossos resultados são diferentes dos encontrados para machos e fêmeas amarelos. Nesta classe, os perdedores foram maiores e possuíram coloração amarela mais conspícua. Os resultados sugerem que essas características morfológicas e de coloração, atuam como um sinal não honesto de *status* social em indivíduos pardos de sexo indeterminado. Ao sinalizarem o seu tamanho e cor, de maneira não honesta, os perdedores tendem a sofrer com mais agressões e, dessa forma, tendem a ter maior custo social, por serem relativamente grandes ou possuírem coloração mais conspícua (hipótese do custo social; Maynard Smith & Harper 1988; Tibbetts 2013, 2014). Portanto, acreditamos que o custo social explica o atraso

no desenvolvimento da plumagem no Canário-da-terra, considerando que indivíduos jovens sofreriam alto custo social ao adiantarem o desenvolvimento da plumagem amarela. Alternativamente, apesar de possuírem coloração amarela menos saturada, os indivíduos que venceram interações agressivas possuíam maior brilho e saturação UV nas manchas amarelas, levantando a possibilidade de que a saturação UV (e não amarela) seja um sinal honesto de *status* social entre indivíduos pardos de classe indeterminada. Estudos futuros devem ser realizados com a finalidade de identificar quais são os custos sofridos pelos indivíduos perdedores (*e.g.*, nível de estresse, fisiologia hormonal, danos físicos, acesso a recursos) e, com isso, entendermos melhor como a sinalização de *status* atua nessa classe.

Nossos resultados demonstram que a coloração das penas dos Canários-da-terra não está atuando na sinalização de *status*, tendo em vista que não identificamos relação da coloração com o índice de dominância social (*i.e.*, pontuação normalizada de David) e a chance de vencer uma interação agressiva. Com relação à morfologia, essa característica parece ser um bom preditor do sucesso dos indivíduos nas interações. A classe social das fêmeas foi a mais dominante, quando comparada com a classe dos machos e a classe indeterminado e, essa dominância, é independente das características dos indivíduos (*i.e.*, morfologia e coloração). A maior dominância das fêmeas sugere que a classe social nos Canários-da-terra desempenha um papel mais importante do que o gradiente de coloração entre os indivíduos nas relações de dominância sobre acesso a recursos alimentares no período não reprodutivo. Na classe indeterminado, comparados aos vencedores, os indivíduos perdedores são maiores e mais conspícuos. Este resultado sugere que a morfologia e a coloração não sinalizam honestamente o *status* social dos indivíduos dessa classe e, assim, os indivíduos, com maior expressão dessas características sofrem com um maior custo social.

Nosso estudo contribui para o entendimento do papel da competição social no desenvolvimento ontogenético da maturação tardia da plumagem em ambos os sexos. Ressaltamos a importância da realização de estudos futuros tendo como foco a função da

coloração nos indivíduos de Canários-da-terra (*e.g.*, manipulação da coloração, função da coloração no período reprodutivo) e os custos (*e.g.*, parte hormonal, estresse) sofridos pelos indivíduos que perderam as interações agressivas.

Referências

- Alvarenga FB (2017) Demografia e biologia reprodutiva de *Sicalis flaveola* (Aves: Emberizidae) em área rural no sudeste do Brasil. Dissertação, Universidade Vila Velha
- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Gonçalves JLM, Sparovek G (2014) Köppen's climate classification map for Brazil. Meteorol Zeitschrift 22:711–728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- Amundsen T (2000) Why are female birds ornamented?. Trends Ecol Evol 15:149–155. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01800-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01800-5)
- Andersson M (1994) Sexual selection. Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- Beck ML, Hopkins WA (2019) The relationship between plumage coloration and aggression in female tree swallows. J Avian Biol 50:e01910. <https://doi.org/10.1111/jav.01910>
- Benítez-Saldívar MJ, Massoni V (2018a) Song structure and syllable and song repertoires of the Saffron Finch (*Sicalis flaveola pelzelni*) breeding in Argentinean pampas. Bioacoustics 27:327–340. <https://doi.org/10.1080/09524622.2017.1344932>
- Benítez-Saldívar MJ, Massoni V (2018b) Lack of conspecific visual discrimination between second-year males and females in the Saffron Finch. PLoS One 13:e0209549. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209549>
- Benjamini Y, Hochberg Y (1995) Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. J R Stat Soc Series B Stat Methodol 57:289–300. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x>
- Berggren Å, Armstrong DP, Lewis RM (2004) Delayed plumage maturation increases overwinter survival in North Island robins. Proc R Soc Lond B 271:2123–2130. <http://doi.org/10.1098/rspb.2004.2846>

- Bortolotti GR, Tella JM, Forero MG, Dawson RD, Negro JJ (2000) Genetics, local environment and health as factors influencing plasma carotenoids in wild American kestrels (*Falco sparverius*). *Proc R Soc B* 267:1433–1438. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1160>
- Butler MW, McGraw KJ (2013) Immune function is related to adult carotenoid and bile pigment levels, but not to dietary carotenoid access during development, in female mallard ducks. *J Exp Biol* 216:2632–2640. <https://doi.org/10.1242/jeb.082982>
- Cain KE, Langmore NE (2016) Female song and aggression show contrasting relationships to reproductive success when habitat quality differs. *Behav Ecol Sociobiol* 70:1867–1877. <https://doi.org/10.1007/s00265-016-2192-1>
- Chaine AS, Tjernell KA, Shizuka D, Lyon BE (2011) Sparrows use multiple status signals in winter social flocks. *Anim Behav* 81:447–453. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.11.016>
- Chu PC (1994) Historical examination of delayed plumage maturation in the shorebirds (Aves: Charadriiformes). *Evolution* 48:327–350. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1994.tb01315.x>
- Clutton-Brock T (2009) Sexual selection in females. *Anim Behav* 77:3–11. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.08.026>
- Clutton-Brock TH, Huchard E (2013) Social competition and selection in males and females. *Phil Trans R Soc B* 368:20130074. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2013.0074>
- Coelho CD, Berto BP, Neves DM, Oliveira VM, Flausino W, Lopes CG (2011) Two new *Isospora* species from the Saffron Finch, *Sicalis flaveola* in Brazil. *Acta Parasitol* 56:239–244. <https://doi.org/10.2478/s11686-011-0051-9>
- Constantini D, Coluzza C, Fanfani A, Dell'Omo G (2007) Effects of carotenoid supplementation of colour expression, oxidative stress and body, ass in rehabilitated captive adult kestrels (*Falco tinnunculus*). *J Comp Physiol B* 177:723–731. <https://doi.org/10.1007/s00360-007-0169-0>

- Crowhurst CJ, Zanollo V, Griggio M, Robertson J, Kleindorfer S (2012) White flank spots signal feeding dominance in female diamond firetails, *Stagonopleura guttata*. *Ethology* 118:63–75. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2011.01986.x>
- Curley JP (2016) Compete: organizing and analyzing social dominance hierarchy data. R Package Version 0.1
- Darwin C (1871) *The descent of man, and selection in relation to sex*. John Murray, London
- David HA (1987) Ranking from unbalanced paired-comparison data. *Biometrika* 74:432–436. <https://doi.org/10.1093/biomet/74.2.432>
- de la Peña MR (2005) Observaciones de campo en la alimentación de las aves. *Fave* 15:99–107. <https://doi.org/10.14409/fave.v15i1.3108>
- de Vries H (1995) An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Anim Behav* 50:1375–1389. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(95\)80053-0](https://doi.org/10.1016/0003-3472(95)80053-0)
- de Vries H, Stevens JMG, Vervaecke H (2006) Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. *Anim Behav* 71:585–592. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.05.015>
- Diniz P, Oliveira RS, Marini MA, Duca C (2019) Angry caciques: intrasexual aggression in a Neotropical colonial blackbird. *Ethol Ecol Evol* 31:205–218. <https://doi.org/10.1080/03949370.2018.1544593>
- Diniz P, Ramos DM, Macedo RH (2015) Attractive males are less than adequate dads in a multimodal signalling passerine. *Anim Behav* 102:109–117. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.01.006>
- Edler AU, Friedl TWP (2010) Plumage colouration, age, testosterone and dominance in male red bishops (*Euplectes orix*): a laboratory experiment. *Ethology* 116:806–820. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2010.01799.x>

- Eliason CM, Maia R, Shawkey MD (2015) Modular color evolution facilitated by a complex nanostructure in birds. *Evolution* 69:357–367. <https://doi.org/10.1111/evo.12575>
- Espinosa C, Cruz-Bernate L, Barreto G (2017) Biología reproductiva de *Sicalis flaveola* (Aves: Thraupidae) en Cali, Colombia. *Bol Cient Mus Hist Nat U de Caldas* 21:101–114. <https://doi.org/10.17151/bccm.2017.21.2.7>
- Faivre B, Grégoire A, Préault M, Cézilly F, Sorci G (2003) Immune activation rapidly mirrored in a secondary sexual trait. *Science* 300:103–103. <https://doi.org/10.1126/science.1081802>
- Folstad I, Karter AJ (1992) Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *Am Nat* 139:603–622. <https://doi.org/10.1086/285346>
- Funk ER, Taylor AS (2019) High-throughput sequencing is revealing genetic associations with avian plumage color. *Auk* 136:1–7. <https://doi.org/10.1093/auk/ukz048>
- Getty T (2006) Sexually selected signals are not similar to sports handicaps. *Trends Ecol Evol* 21:83–88. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.10.016>
- Goodwin T (1992) Distribution of carotenoids. *Meth Enzymol* 213:167–172. [https://doi.org/10.1016/0076-6879\(92\)13119-I](https://doi.org/10.1016/0076-6879(92)13119-I)
- Goodwin TW (1984) The biochemistry of the carotenoids: volume II, animals. Caphman and Hall, London
- Hänninen L, Pastell M (2009) CowLog: Open-source software for coding behaviors from digital video. *Behav Res Ther* 41:472–476. <https://doi.org/10.3758/BRM.41.2.472>
- Hawkins GL, Hill GE, Mercadante A (2012) Delayed plumage maturation and delayed reproductive investment in birds. *Biol Rev* 87:257–274. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00193.x>
- Hemelrijk CK, Wubs M, Gort G, Botting J, van de Waal E (2020) Dynamics of intersexual dominance and adult sex-ratio in wild vervet monkeys. *Front Psychol* 11:1–11. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2020.00839>

- Hepp GR, Hair JD (1984) Dominance in wintering waterfowl (Anatini): effects on distribution of sexes. *Condor* 86:251–257. <https://doi.org/10.2307/1366992>
- Hill GE (1992) Proximate basis of variation in carotenoid pigmentation in male house finches. *Auk* 109:1–12. <https://doi.org/10.2307/4088262>
- Isbell LA, Young TP (2002) Ecological models of female social relationships in primates: similarities, disparities, and some directions for future clarity. *Behaviour* 139:177–202. <https://doi.org/10.1163/156853902760102645>
- Jawor JM, Breitwisch R (2003) Melanin ornaments, honesty, and sexual selection. *Auk* 120:249–265. <https://doi.org/10.1093/auk/120.2.249>
- Karubian J, Sillett TS, Webster MS (2008) The effects of delayed plumage maturation on aggression and survival in male red-backed fairy-wrens. *Behav Ecol* 19:508–516. <https://doi.org/10.1093/beheco/arm159>
- Las-Casas FMG, Azevedo SM Jr, Dias Filho MM (2012) The community of hummingbirds (Aves: Trochilidae) and the assemblage of flowers in a Caatinga vegetation. *Braz J Biol* 72:51–58. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842012000100006>
- LeBas NR (2006) Female finery is not for males. *Trends Ecol Evol* 21:170–173. <https://doi.org/10.1007/s00265-016-2192-1>
- Leitão AV, Ferreira AC, Funghi C, Trigo S, Mota PG (2015) Evidence for multiple functions in a sexually selected ornament. *Anim Behav* 110:155–161. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.09.025>
- Leitão AV, Hall ML, Delhey K, Mulder RA (2019) Female and male plumage colour signals aggression in a dichromatic tropical songbird. *Anim Behav* 150:285–301. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.01.025>
- Leiva D, de Vries H (2014) Steepness: testing steepness of dominance hierarchies. R Package Version 0.2-2

- Lendvai AZ, Bókony V, Chastel O (2011) Coping with novelty and stress in free-living house sparrows. *J Exp Biol* 214:821–828. <https://doi.org/10.1242/jeb.047712>
- León E, Beltzer A, Quiroga M (2014) El jilguero dorado (*Sicalis flaveola*) modifica la estructura de sus vocalizaciones para adaptarse a hábitats urbanos. *Rev Mex Biodivers* 85:546–552. <https://doi.org/10.7550/rmb.32123>
- Lindsay WR, Webster MS, Schwabl H (2011) Sexually selected male plumage color is testosterone dependent in a tropical passerine bird, the red-backed fairy-wren (*Malurus melanocephalus*). *PLOS ONE* 6:e26067. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026067>
- López-Idiáquez D, Vergara P, Fargallo JA, Martínez-Padilla J (2016) Female plumage coloration signals status to conspecifics. *Anim Behav* 121:101–106. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.08.020>
- López- Segoviano G, Bribiesca R, Arizmendi MDC (2018) The role of size and dominance in the feeding behaviour of coexisting hummingbirds. *Ibis* 160:283–292. <https://doi.org/10.1111/ibi.12543>
- Lozano GA (1994) Carotenoids, parasites, and sexual selection. *Oikos* 70:309–311. <https://doi.org/10.2307/3545643>
- Lukianchuk KC, Doucet SM (2014) A young manakin knows his place: evidence for an age-graded dominance hierarchy among long-tailed manakins. *Ethology* 120:693–701. <https://doi.org/10.1111/eth.12240>
- Lyon BE, Montgomerie R (2012) Sexual selection is a form of social selection. *Phil Trans R Soc B* 367:2266–2273. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0012>
- Lyon BE, Montgomerie RD (1986) Delayed plumage maturation in passerine birds: reliable signaling by subordinate males?. *Evolution* 40:605–615. <https://doi.org/10.2307/2408581>
- Maia R, Eliason CM, Bitton PP, Doucet SM, Shawkey MD (2013) pavo: an R package for the analysis, visualization and organization of spectral color data. *Methods Ecol Evol* 4:906–913. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12069>

- Marcondes-Machado LO (1988) Experiência de repovoamento com *Sicalis flaveola brasiliensis* (Gmelin, 1789) (Passeriformes, Emberizidae) em área destinada à pecuária leiteira. *Rev Bras Zool* 5:193–200. <https://doi.org/10.1590/S0101-81751988000200003>
- Marques-Santos F, Braga TV, Wischhoff U, Roper JJ (2015) Breeding biology of passerines in the subtropical Brazilian Atlantic Forest. *Ornitol Neotrop* 26: 363–374
- Marques-Santos F, Wischhoff U, Roper JJ, Rodrigues M (2018) Delayed plumage maturation explains differences in breeding performance of Saffron Finches. *Emu* 118:323–333. <https://doi.org/10.1080/01584197.2018.1450637>
- Maynard Smith J, Harper DGC (1988) The evolution of aggression: can selection generate variability?. *Phil Trans R Soc Lond B* 319:557–570. <https://doi.org/10.1098/rstb.1988.0065>
- McGraw KJ (2006) Mechanics of carotenoid-based coloration. In: Hill GE, McGraw KJ (eds) *Bird Coloration 1*. Harvard University Press, Cambridge, pp 87–136
- McGraw KJ, Ardia DR (2003) Carotenoids, immunocompetence, and the information content of sexual colors: an experimental test. *Am Nat* 162:704–712. <https://doi.org/10.1086/378904>
- McGraw KJ, Stoehr AM, Nolan PM, Hill GE (2001) Plumage redness predicts breeding onset and reproductive success in the house finch: a validation of Darwin's theory. *J Avian Biol* 32:90–94. <https://doi.org/10.1034/j.1600-048X.2001.320114.x>
- Midamegbe A, Grégoire A, Perret P, Doutrelant C (2011) Female-female aggressiveness is influenced by female coloration in blue tits. *Anim Behav* 82:245–253. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.04.020>
- Mitrus C (2007) Is the later arrival of young male red-breasted flycatchers (*Ficedula parva*) related to their physical condition?. *J Ornithol* 148:53–58. <https://doi.org/10.1007/s10336-006-0099-8>

- Montgomerie R (2006) Analyzing colors. In: Hill GE, McGraw KJ (eds) *Bird Coloration: Mechanisms and measurements*, vol 1. Harvard University Press, Cambridge, pp 90–147
- Niederhauser JM, Slevin MC, Noonburg EG, Anderson RC (2021) Body size, habitat quality, and territory defense in bachman's sparrow. *Behaviour* 1–24. <https://doi.org/10.1163/1568539X-bja10079>
- Parker H, Holm H (1990) Patterns of nutrient and energy expenditure in female common eiders nesting in the high Arctic. *Auk* 107: 660–668. <https://doi.org/10.2307/4087996>
- Pérez-Granados C, Seoane J (2018) Tail pattern variation in the black wheatear (*Oenanthe leucura*). *J Ornithol* 159:571–574. <https://doi.org/10.1007/s10336-017-1524-x>
- Peters A, Delhey K, Denk AG, Kempenaers B (2004a) Trade-offs between immune investment and sexual signaling in male mallards. *Am Nat* 164:51–59. <https://doi.org/10.1086/421302>
- Peters A, Denk AG, Delhey K, Kempenaers B (2004b) Carotenoid-based bill colour as an indicator of immunocompetence and sperm performance in male mallards. *J Evol Biol* 17:1111–1120. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2004.00743.x>
- Portugal SJ, Sivess L, Martin GR, Butler PJ, White CR (2017) Perch height predicts dominance rank in birds. *Ibis* 159:456–462. <https://doi.org/10.1111/ibi.12447>
- Prum RO (1999) The anatomy and physics of avian structural colours. *Proc Int Ornithol Congr* 22:1633–1653
- Pryke SR (2007) Fiery red heads: female dominance among head color morphs in the Gouldian finch. *Behav Ecol* 18:621–627. <https://doi.org/10.1093/beheco/arm020>
- Pryke SR, Andersson S (2003) Carotenoid-based status signalling in red-shouldered widowbirds (*Euplectes axillaris*): epaulet size and redness affect captive and territorial competition. *Behav Ecol Sociobiol* 53:393–401. <https://doi.org/10.1007/s00265-003-0587-2>

- Pryke SR, Lawes MJ, Andersson S (2001) Agonistic carotenoid signalling in male red-collared widowbirds: aggression related to the colour signal of both the territory owner and model intruder. *Anim Behav* 62:695–704. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1804>
- Queller PS, Murphy TG (2017) Seasonal variation in the utility of a status signaling system: plumage ornament predicts foraging success only during periods of high competition. *PLoS One* 12:e0185584. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185584>
- R Core Team (2019) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria
- Rat M, van Dijk RE, Covas R, Doutrelant C (2015) Dominance hierarchies and associated signalling in a cooperative passerine. *Behav Ecol Sociobiol* 69:437–448. <https://doi.org/10.1007/s00265-014-1856-y>
- Ridgely RS, Gwynne JA, Tudor G, Argel M (2015) *Aves do Brasil – Mata Atlântica do Sudeste*. Horizonte, São Paulo
- Rohwer S (1975) The social significance of avian winter plumage variability. *Evolution* 29:593–610. <https://doi.org/10.2307/2407071>
- Rohwer S, Fretwell SD, Niles DM (1980) Delayed maturation in passerine plumages and the deceptive acquisition of resources. *Am Nat* 155:400–437. <https://doi.org/10.1086/283569>
- Searcy WA (1979) Morphological correlates of dominance in captive male red-winged blackbirds. *Condor* 81:417–420. <https://doi.org/10.2307/1366971>
- Selander RK (1965) On mating systems and sexual selection. *Am Nat* 99:129–141. <https://doi.org/10.1086/282360>
- Senar JC (2006) Bird colors as intrasexual signals of aggression and dominance. In: Hill GE, McGraw KJ (eds) *Bird coloration volume 2: function and evolution*. Cambridge, Massachusetts, pp 125–193
- Sick H (2001) *Ornitologia Brasileira*. Nova Fronteira, Rio de Janeiro

- Silveira LF, Méndez AC (1999) Caracterização das formas brasileiras do gênero *Sicalis* (Passeriformes, Emberizidae). *Atual Ornitol* 90:6–8
- Sternalski A, Mougeot F, Eraud C, Gangloff B, Villers A, Bretagnolle V (2010) Carotenoids in nestlings Montagu's harriers: variations according to age, sex, body condition and evidence for diet-related limitations. *J Comp Physiol B* 180:33–43. <http://dx.doi.org/10.1007/s00360-009-0384-y>
- Stoffel MA, Nakagawa S, Schielzeth H (2017) rptR: repeatability estimation and variance decomposition by generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol Evol* 8:1639–1644. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12797>
- Stutchbury BJ (1991) The adaptive significance of male subadult plumage in purple martins: plumage dyeing experiments. *Behav Ecol Sociobiol* 29:297–306. <https://doi.org/10.1007/BF00163988>
- Tibbetts EA (2013) The function, development, and evolutionary stability of conventional signals of fighting ability. In: Brockmann HJ, Roper TJ, Naguib M, Mitani JC, Simmons LW, Barrett L (eds) *Advances in the study of behavior*, vol 45. Elsevier Academic Press, pp 49–80
- Tibbetts EA (2014) The evolution of honest communication: integrating social and physiological costs of ornamentation. *Integr Comp Biol* 54:578–590. <https://doi.org/10.1093/icb/icu083>
- Tibbetts EA, Safran RJ (2009) Co-evolution of plumage characteristics and winter sociality in New and Old World sparrows. *J Evol Biol* 22:2376–2386. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01861.x>
- Tobias JA, Montgomerie R, Lyon BE (2012) The evolution of female ornaments and weaponry: social selection, sexual selection and ecological competition. *Phil Trans R Soc B* 367:2274–2293. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0280>

- von Schantz T, Bensch S, Grahn M, Hasselquist D, Wittzell H (1999) Good genes, oxidative stress and condition-dependent sexual signals. *Proc R Soc Lond B* 266:1–12. <https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0597>
- Weaver RJ, Santos ESA, Tucker AM, Wilson AE, Hill GE (2018) Carotenoid metabolism strengthens the link between feather coloration and individual quality. *Nat Commun* 9:1–9. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-02649-z>
- Webster MS, Ligon RA, Leighton GM (2018) Social costs are an underappreciated force for honest signalling in animal aggregations. *Anim Behav* 143:167–176. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.12.006>
- Webster MS, Varian CW, Karubian J (2008) Plumage color and reproduction in the red-backed fairy-wren: why be a dull breeder?. *Behav Ecol* 19:517–524. <https://doi.org/10.1093/beheco/arn015>
- West-Eberhard MJ (1979) Sexual selection, social competition, and evolution. *Proc Am Philos Soc* 123:222–234
- West-Eberhard MJ (1983) Sexual selection, social competition, and speciation. *Q Rev Biol* 58:155–183. <https://doi.org/10.1086/413215>
- Wiebe KL, Vitousek MN (2015) Melanin plumage ornaments in both sexes of northern flicker are associated with body condition and predict reproductive output independent of age. *Auk* 132:507–517. <https://doi.org/10.1642/AUK-14-281.1>
- Zahavi A (1975) Mate selection - a selection for a handicap. *J Theor Biol* 53:205–14. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(75\)90111-3](https://doi.org/10.1016/0022-5193(75)90111-3)

Apêndice

Tabela A1 Pontuação de David e pontuação normalizada de David para os indivíduos de Canário-da-terra (*Sicalis flaveola brasiliensis*) participantes das interações agressivas na Eco Fazenda Experimental da Universidade Vila Velha (Eco Fazenda UVV) DS (D_{ij}): pontuação de David pelo método de Matriz de Índices de Dominância Diádica Corrigida pelo Acaso (D_{ij}), NormDS (D_{ij}): pontuação normalizada de David pelo método de Matriz de Índices de Dominância Diádica Corrigida pelo Acaso (D_{ij}), (?): anilha que não foi possível identificar a cor

Indivíduo	Classe social	DS (D_{ij})	NormDS (D_{ij})
AMA AMA ED	Macho amarelo	21,41	43,74
AMA AMA MET EED	Fêmea amarela	0,67	43,51
AMA BRA AMA EED	Indeterminado	3,76	43,54
AMA BRA LAR VRM EEDD	Macho amarelo	3,68	43,54
AMA BRA PRT EED	Indeterminado	2,02	43,52
AMA BRA VDE EED	Indeterminado	-2,00	43,48
AMA BRA VRM EED	Fêmea amarela	1,60	43,52
AMA D	Macho amarelo	4,59	43,55
AMA LAR PRT EED	Indeterminado	-2,18	43,48
AMA MET BRA EED	Fêmea amarela	2,27	43,53
AMA PRT ED	Macho amarelo	0,51	43,51
AMA PRT VRM EED	Indeterminado	-1,58	43,48
AMA ROX AMA EED	Indeterminado	-10,39	43,38
AMA VDE PRT EED	Fêmea amarela	0,21	43,50
AMA VDE ROX EED	Macho amarelo	-3,99	43,45

AMA VDE VDE EED	Fêmea amarela	0,08	43,50
AMA VRM BRA EED	Fêmea amarela	-1,04	43,49
AMA VRM LAR EED	Macho amarelo	-24,27	43,22
AMA VRM ROX EED	Macho amarelo	-12,94	43,35
AZC (?) LAR EEE	Fêmea amarela	31,58	43,86
AZC AMA AZM EEE	Indeterminado	0,75	43,51
AZC AZM (?) DDD	Fêmea amarela	-0,50	43,49
AZC BRA AMA DDD	Macho amarelo	5,23	43,56
AZC LAR AZM DDD	Macho amarelo	-5,88	43,43
AZC VDE ROX EEE	Macho amarelo	7,97	43,59
AZM AMA AMA DDD	Macho amarelo	-2,25	43,47
AZM BRA AMA EED	Indeterminado	-4,05	43,45
AZM BRA ED	Indeterminado	0,50	43,51
AZM BRA LAR EED	Indeterminado	-1,88	43,48
AZM BRA PRT EED	Indeterminado	4,59	43,55
AZM BRA PRT EEE	Macho amarelo	-1,74	43,48
AZM BRA VDE EED	Indeterminado	-2,11	43,48
AZM MET BRA EED	Indeterminado	-2,88	43,47
AZM VDE ED	Macho amarelo	-9,02	43,40
BRA AZC LAR EEE	Fêmea amarela	-0,67	43,49
BRA MET ED	Indeterminado	-0,42	43,50
BRA PRT ROX EDD	Indeterminado	-0,88	43,49
BRA ROX ED	Fêmea amarela	4,98	43,56
BRA VDE BRA EED	Indeterminado	5,13	43,56
BRA VDE ED	Fêmea amarela	0,89	43,51
LAR AMA ED	Indeterminado	14,35	43,66

LAR AMA LAR DDD	Macho amarelo	-20,87	43,26
LAR AMA ROX EDD	Indeterminado	4,27	43,55
LAR AZM ROX DDD	Macho amarelo	-4,46	43,45
LAR BRA ED	Indeterminado	-3,17	43,46
LAR BRA PRT EDD	Indeterminado	1,25	43,51
LAR BRA ROX MET EEED	Fêmea amarela	5,12	43,56
LAR D	Macho amarelo	-2,58	43,47
LAR LAR VDE DDD	Macho amarelo	-20,28	43,27
LAR MET ED	Indeterminado	-3,17	43,46
LAR PRT ROX EED	Indeterminado	0,50	43,51
LAR ROX AMA EDD	Indeterminado	-1,04	43,49
LAR VDE ED	Fêmea amarela	10,65	43,62
MET AMA EE	Macho amarelo	-12,43	43,36
MET AZM EE	Indeterminado	-10,68	43,38
MET D	Macho amarelo	-2,50	43,47
PRT BRA ED	Macho amarelo	0,50	43,51
PRT BRA VRM EDD	Indeterminado	0,50	43,51
PRT E	Macho amarelo	-5,14	43,44
PRT VDE MET EED	Macho amarelo	15,60	43,68
PRT VDE VRM EED	Indeterminado	-10,92	43,38
ROX AMA ED	Indeterminado	-0,04	43,50
ROX AZM LAR EDD	Fêmea amarela	-1,00	43,49
ROX AZM ROX EED	Indeterminado	-2,04	43,48
ROX E	Indeterminado	-2,96	43,47
ROX MET DD	Indeterminado	-3,25	43,46
ROX MET EE	Indeterminado	-6,04	43,43

ROX ROX ED	Macho amarelo	-1,11	43,49
ROX VDE LAR EED	Indeterminado	-1,61	43,48
ROX VRM AMA DDD	Macho amarelo	-2,40	43,47
VDE AMA ED	Macho amarelo	21,75	43,75
VDE AZM AMA DDD	Macho amarelo	-6,24	43,43
VDE BRA AMA EED	Indeterminado	-1,61	43,48
VDE MET ED	Indeterminado	2,56	43,53
VDE MET VDE EED	Indeterminado	0,50	43,51
VDE VDE AMA EED	Indeterminado	4,25	43,55
VDE VDE ED	Fêmea amarela	17,93	43,70
VDE VDE MET EED	Fêmea amarela	-0,03	43,50
VRM AMA ED	Fêmea amarela	0,29	43,50
VRM BRA BRA EDD	Fêmea amarela	-1,08	43,49
VRM D	Indeterminado	24,24	43,78
VRM MET ED	Indeterminado	-1,04	43,49
VRM MET VRM EED	Indeterminado	-21,42	43,26
VRM VDE AMA EED	Indeterminado	-1,17	43,49
VRM VDE AZC EEE	Macho amarelo	-5,00	43,44
VRM VDE AZM EED	Indeterminado	2,60	43,53
VRM VDE ROX EED	Macho amarelo	-5,92	43,43
VRM VRM ED	Fêmea amarela	22,61	43,76

Tabela A2 Relação (correlação Spearman) entre a morfologia (peso e os comprimentos da asa e cauda) e o índice de dominância (*i.e.*, pontuação normalizada de David) de Canário-da-terra (*Sicalis flaveola brasiliensis*). Comp. asa: comprimento da asa, Comp. cauda: comprimento da cauda

Dados	Classe social			
	Todos indivíduos	Macho amarelo	Fêmea amarela	Indeterminado
Peso	0,84	0,57	0,44	0,18
Comp. asa	0,84	0,36	0,20	0,18
Comp. cauda	0,84	0,36	0,00	0,15

Tabela A3 Relação (correlação Spearman) entre a coloração e o índice de dominância (*i.e.*, pontuação normalizada de David) de Canário-da-terra (*Sicalis flaveola brasiliensis*)

Parte do corpo	Classe social			
	Todos indivíduos	Macho amarelo	Fêmea amarela	Indeterminado
Asa direita	0,96	0,24	0,86	0,83
Asa esquerda	0,96	0,56	0,86	0,83
Peito	0,96	0,92	0,86	0,85
Cauda	0,96	0,56	0,80	0,83