

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

**COLORAÇÃO DA PLUMAGEM, INVESTIMENTO PARENTAL E  
SUCESSO REPRODUTIVO NO CANÁRIO-DA-TERRA (*Sicalis  
flaveola*)**

**MARCELLO HENRIQUE HYGINO BARCELLOS**

**VILA VELHA-ES**  
**MAIO / 2021**

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

**COLORAÇÃO DA PLUMAGEM, INVESTIMENTO PARENTAL E  
SUCESSO REPRODUTIVO NO CANÁRIO-DA-TERRA (*Sicalis  
flaveola*)**

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

**MARCELLO HENRIQUE HYGINO BARCELLOS**

**VILA VELHA-ES**

**MAIO / 2021**

Catálogo na publicação elaborada pela Biblioteca Central / UVV-ES

B242c      Barcellos, Marcello Henrique Hygino.  
                Coloração da plumagem, investimento parental e sucesso  
                reprodutivo no canário-da-terra (*Sicalis flaveola*) / Marcello  
                Henrique Hygino Barcellos. – 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 - Reprodução. 3. Canário (Pássaro).  
                4. Plumas. I. Soares, Charles Gladstone Duca. II. Alves, Pedro  
                Diniz. III. Universidade Vila Velha. IV. Título.

CDD 577

**MARCELLO HENRIQUE HYGINO BARCELLOS**

**COLORAÇÃO DA PLUMAGEM, INVESTIMENTO PARENTAL E  
SUCESSO REPRODUTIVO NO CANÁRIO-DA-TERRA (*Sicalis  
flaveola*)**

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

Aprovado em 31 de maio de 2021,

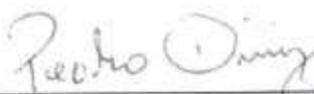
Banca Examinadora:



**Dr. Levy de Carvalho Gomes – (UVV)**



**Dr. João Batista de Pinho – (UFMT)**



**Dr. Pedro Diniz Alves – (UnB)**

**Coorientador**



**Dr. Charles Gladstone Duca Soares – (IMD)**

**Orientador**

## AGRADECIMENTOS

Primeiramente, agradeço à minha família: minha mãe, Eliane Blois, pelo amor e confiança, pela companhia única e pelo imensurável apoio nesses - nada fáceis - últimos dois anos; meus irmãos, Pedro Paulo, Luiz Phelipe e Marco Antonio, por toda ajuda e compreensão, e por me suportarem nesse período em que estive um pouco distante dos assuntos familiares - agradeço e me desculpo; e meu primo Vinicius Hygino, por aceitar ser meu fiador, pela confiança e por sempre me ajudar de bom grado quando precisei. Nunca me esquecerei da ajuda e confiança de vocês.

Agradeço ao meu orientador Dr. Charles Duca, pela ajuda e incentivo a ingressar no mestrado em primeiro lugar; pelos valiosos conselhos; pelo aprendizado em todos esses anos (da graduação à pós-graduação), dentro e fora das salas de aula, e pelos momentos incríveis nos campos e nas viagens de campo.

Agradeço ao meu coorientador Dr. Pedro Diniz, pela grande ajuda que vem desde antes do mestrado; pela sugestão deste tema, que é tão rico e encantador; pela ótima companhia nos campos; pela sua empolgação evidente e contagiante, por toda a atenção e por tudo o que me ensinou.

Agradeço aos meus amigos e colegas do LEPC (Laboratório de Ecologia de Populações e Conservação) pela maravilhosa companhia e por todo o apoio: Bruna (e seus queridos pais, Adriana e Jefferson), pelas incontáveis caronas e grande ajuda nos campos; Rayane (Ray), pela grande ajuda com as análises; Carol, pela grande ajuda nos campos; Bianca, Adriano e Jennifer, pela ajuda com as análises de vídeos e grande ajuda nos campos; Clara, Júlia e Gleidson, pela ajuda nos campos; e Amanda e Maurício, pela preciosa ajuda nos campos nas férias, naquele verão inesquecível de tão quente. Sou muito grato pela ajuda e companhia de cada um de vocês. Ao infeliz episódio de quando fiquei desesperado, sem notebook, na reta final e em plena pandemia, eu agradeço muito pelo apoio de Bruna, Adriana, Jefferson, Ray e Carol.

Agradeço à Universidade Vila Velha (UVV); ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ecossistemas (PPGEE) e todos os professores que me ajudaram direta

e indiretamente a chegar até aqui; à CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pela bolsa concedida e ao CEMAVE/ICMBio pelas anilhas fornecidas.

Agradeço aos professores Dr. João Pinho e Dr. Levy Gomes por terem aceitado o convite para compor a banca examinadora; ao professor Dr. Marco Pizo pela grande ajuda ao emprestar as câmeras; e à professora Dra. Regina Macedo por emprestar o espectrofotômetro.

Agradeço ao apoio muito importante da equipe da Eco Fazenda da UVV: Renan, Eliane, Paulinho e Valdecir, pelas caronas, momentos agradáveis e por toda a boa vontade em nos receber e nos ajudar, sempre simpáticos e atenciosos. Sou grato também ao sítio vizinho por permitir a instalação e monitoramento de caixas-ninho em suas terras.

A todos vocês, muito obrigado e contem sempre comigo!

# SUMÁRIO

<b>RESUMO</b> .....	<b>1</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>2</b>
<b>Introdução</b> .....	<b>4</b>
<b>Materiais e métodos</b> .....	<b>8</b>
Área de estudo.....	8
Espécie de estudo e classificação da coloração da plumagem.....	8
Caixas-ninho, monitoramento e indivíduos anilhados.....	10
Captura de indivíduos e coleta de dados.....	12
Ovos.....	14
Cuidado parental.....	15
Sucesso de nidificação.....	17
Análise estatística.....	18
<b>Resultados</b> .....	<b>21</b>
Condição corporal e ectoparasitismo.....	21
Investimento parental.....	23
Sucesso de nidificação.....	29
<b>Discussão</b> .....	<b>32</b>
Condição corporal e ectoparasitismo.....	32
Investimento parental.....	34

Sucesso de nidificação.....	36
Considerações finais.....	37
<b>Referências.....</b>	<b>39</b>
<b>Apêndice.....</b>	<b>44</b>

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Indivíduos de canário-da-terra (*Sicalis flaveola*; Aves: Thraupidae) na Eco Fazenda Experimental da Universidade Vila Velha (Guarapari, Espírito Santo), pertencentes a categorias distintas de coloração da plumagem consideradas neste estudo: pardo (a; sexo indeterminado) e amarelo (b; macho). Fotos: Pedro Diniz (a) e Marcello Barcellos (b).....10
- Figura 2.** Ninho de canário-da-terra (*Sicalis flaveola*; Aves: Thraupidae) com ovos, na Eco Fazenda Experimental da Universidade Vila Velha. Em Guarapari, Espírito Santo. Foto: Marcello Barcellos..... 15
- Figura 3.** Caixa-ninho com suporte e câmera (Kodak Zx1) para monitoramento do esforço parental no canário-da-terra (*Sicalis flaveola*; Aves: Thraupidae), na Eco Fazenda Experimental da Universidade Vila Velha (Guarapari, Espírito Santo). Foto: Marcello Barcellos.....17
- Figura 4.** Índice de condição corporal (média  $\pm$  EP) em função da classe social (coloração da plumagem dependente da idade e sexo) no canário-da-terra (*Sicalis flaveola*; Aves: Thraupidae). Indivíduos pardos não foram classificados quanto ao sexo.....21
- Figura 5.** Número de ectoparasitas nas rêmiges (média  $\pm$  EP) em função da classe social (coloração da plumagem dependente da idade e sexo) no canário-da-terra (*Sicalis flaveola*; Aves: Thraupidae). Indivíduos pardos não foram classificados quanto ao sexo.....22
- Figura 6.** Taxa de visitação (número de visitas/hora/tamanho da ninhada) de fêmeas (a) e machos (b) e porcentagem de tempo no ninho de fêmeas (c) e machos (d) de *Sicalis flaveola* (Aves: Thraupidae) com base na coloração da plumagem do indivíduo (eixo x) e de seu parceiro reprodutivo (cores distintas). Valores são média  $\pm$  EP.....24
- Figura 7.** Taxa de visitação (número de visitas por hora; a), porcentagem de tempo no ninho (b) e taxa de remoção de sacos fecais (número de saídas do ninho com saco

fecal por hora; c) de machos e fêmeas de *Sicalis flaveola* (Aves: Thraupidae) com relação à idade dos filhotes (dias). Machos de plumagem parda obtiveram o menor tamanho amostral (n = 0, 6 e 2 filmagens por classe de idade, respectivamente) e machos de plumagem amarela o maior tamanho amostral (n = 17, 64 e 33 filmagens por classe de idade, respectivamente). Foto dos filhotes por Bruna Monteiro.....28

**Figura 8.** Taxa de visitas da fêmea (a) e do macho (b) de *Sicalis flaveola* (Aves: Thraupidae) em relação ao sucesso de nidificação (probabilidade de um filhote sair do ninho com sucesso). Aqui, a taxa de visitas é representada pelos resíduos de um modelo linear (feito separadamente para cada sexo) que incluiu estação reprodutiva, idade do ninho, tamanho da ninhada e hora do dia como variáveis preditoras.....30

**Figura 9.** Tempo despendido no ninho pela fêmea (a) e pelo macho (b) de *Sicalis flaveola* (Aves: Thraupidae) em relação ao sucesso de nidificação (probabilidade de um filhote sair do ninho com sucesso). Aqui, o tempo despendido no ninho é representado pelos resíduos de um modelo linear (feito separadamente para cada sexo) que incluiu estação reprodutiva, idade do ninho, tamanho da ninhada e hora do dia como variáveis preditoras.....31

## LISTA DE TABELAS

**Tabela 1.** Média, tamanho amostral (n), coeficiente ( $\beta$ ) e 95% de intervalo de confiança (CI) resultantes dos modelos lineares mistos generalizados criados para investigar a relação da coloração da plumagem do indivíduo e de seu parceiro com o investimento parental no canário-da-terra (*Sicalis flaveola*; Aves: Thraupidae) na Eco Fazenda Experimental da Universidade Vila Velha, em Guarapari, Espírito Santo (2018-2020). O asterisco indica o resultado próximo da significância estatística estabelecida ( $0,10 < P < 0,05$ ) e o negrito indica o resultado estatisticamente significativo ( $P \leq 0,05$ ). O tamanho amostral para cada variável foi: número de ninhos (Tamanho da ninhada), número de ovos (Volume do ovo) e número de filmagens (Visitas ao ninho/h, Porcentagem de tempo no ninho e Remoção de sacos fecais/h).....25

## RESUMO

BARCELLOS, Marcello Henrique Hygino, M.Sc, Universidade Vila Velha – ES, maio de 2021. **Coloração da plumagem, investimento parental e sucesso reprodutivo no canário-da-terra (*Sicalis flaveola*)**. Orientador: Dr. Charles Gladstone Duca Soares. Coorientador: Dr. Pedro Diniz Alves.

A ornamentação da plumagem é determinante na escolha de parceiros para muitas espécies de aves, atuando como um sinal confiável de qualidade do indivíduo. A coloração da plumagem pode predizer o sucesso reprodutivo e o investimento parental de um indivíduo e de seu parceiro social. No entanto, o investimento parental pode vir a ser o fator mais importante para o recrutamento dos filhotes. Em uma população silvestre de canário-da-terra (*Sicalis flaveola*), uma espécie socialmente monogâmica com maturação tardia da plumagem em ambos os sexos e cuidado biparental, foi feita a captura, monitoramento e gravação dos casais reprodutivos em caixas-ninho. Foi investigado se a classe social (i.e. coloração da plumagem dependente da idade e sexo) sinaliza a qualidade individual (i.e. índice de condição corporal e ectoparasitismo) e o investimento parental (i.e. taxa de visitas, tempo no ninho e remoção de sacos fecais) do indivíduo e de seu parceiro reprodutivo. Também foi investigado se o sucesso de nidificação (i.e. probabilidade de um filhote sair do ninho com sucesso) pode ser previsto pelo investimento parental pós-eclosão e classe social dos pais. Foi encontrada uma menor quantidade de ectoparasitas nos indivíduos de plumagem amarela, e o investimento parental dos machos pareados com fêmeas pardas foi maior. Fêmeas investem significativamente mais do que machos na prole e tendem a investir mais na prole de machos amarelos do que pardos. Não houve relação entre o sucesso reprodutivo e o padrão de coloração ou o investimento dos parentais. Esses resultados sugerem que a coloração amarela no canário-da-terra prediz condições de saúde (carga parasitária) do indivíduo e pode influenciar o investimento parental de um parceiro reprodutivo.

**Palavras-chave:** compensação reprodutiva, cuidado parental, esforço maternal, pigmentos de carotenoide

## ABSTRACT

BARCELLOS, Marcello Henrique Hygino, M.Sc, University of Vila Velha – ES, may 2021. **Plumage coloration, parental investment and reproductive success of Saffron Finch (*Sicalis flaveola*)**. Advisor: Dr. Charles Gladstone Duca Soares. Co-advisor: Dr. Pedro Diniz Alves.

In many bird species, plumage ornamentation is crucial in mate choice, acting as a reliable signal of individual quality. Plumage coloration can predict the reproductive success and parental effort of an individual and its mate. However, the parental effort may be the most important factor driving offspring recruitment. In a wild population of Saffron Finches (*Sicalis flaveola*), a socially monogamous species with delayed plumage maturation in both sexes and biparental care, I captured, monitored, and video-recorded the breeding pairs in nest boxes. I investigated whether a social class (i.e. age- and sex-dependent plumage coloration) signals individual quality (i.e. body condition index and ectoparasitism) and parental effort (i.e. nest visits, time spent in the nest, and rate of removal of faecal sacs) of the individual and its mate. I also investigated whether nesting success (i.e. the likelihood of a young fledged) could be predicted by the post-hatching parental effort and parents' social class. I found a smaller amount of ectoparasites in individuals with yellow plumage, and the parental effort of males paired with dull females was higher. Females invested in offspring significantly more than males and tended to invest more in yellow males than dull males. Nesting success did not correlate with the color pattern or parental effort. These results suggest that the yellow color in the Saffron Finch predicts health conditions (parasitic load) of the individual and may influence the parental investment of a reproductive partner.

**Keywords:** reproductive compensation, parental care, maternal effort, carotenoid pigments

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

**Coloração da plumagem, investimento parental e sucesso reprodutivo no  
canário-da-terra (*Sicalis flaveola*)**

Marcello Barcellos<sup>1,\*</sup>, Pedro Diniz<sup>2,3</sup>, Charles Duca<sup>1,4</sup>

<sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ecossistemas, Universidade Vila Velha, Vila Velha, Espírito Santo, Brasil

<sup>2</sup> Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília, Brasil

<sup>3</sup> Laboratório de Comportamento Animal, Departamento de Zoologia, Universidade de Brasília, Brasília, Brasil

<sup>4</sup> Instituto de Ensino, Pesquisa e Preservação Ambiental Marcos Daniel, Vitória, Espírito Santo, Brasil

\* Autor para correspondência: mhhbarcellos@gmail.com

IDs ORCID:

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

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

## Introdução

Em muitas espécies de aves, há uma grande variação intraespecífica em características físicas (Dale 2006). Dentre esses traços, a coloração da plumagem tem sido objeto de muitos estudos ao longo dos anos (Rohwer et al. 1980; Palmerio e Massoni 2009, 2011; Marques-Santos et al. 2018). A ornamentação da plumagem é determinante na escolha de parceiros e na competição intraespecífica, atuando como um sinal honesto de qualidade individual para conspecíficos (Keyser e Hill 2000). As diferenças na ornamentação da plumagem, tanto intersexualmente como intrasexualmente, têm sido explicadas com base na seleção sexual, com traços mais complexos e coloridos sendo selecionados ao longo da evolução (Zahavi 1975).

O desenvolvimento de uma plumagem nupcial definitiva mais ornamentada e conspícua por indivíduos sexualmente maduros é um processo natural em muitas espécies de aves. Entretanto, em algumas espécies a obtenção da plumagem definitiva pode ser adiada para até depois do primeiro período reprodutivo potencial do indivíduo (maturação tardia da plumagem; Hill 1996). Uma possível função adaptativa da maturação tardia da plumagem tem sido amplamente investigada (Selander 1965; Rohwer et al. 1980; Lyon e Montgomerie 1986; Hawkins et al. 2012; Lyu et al. 2015), mas ainda não é possível chegar a um consenso entre os diferentes achados científicos na literatura (Bentz e Siefferman 2013). Algumas hipóteses, no entanto, propõem que esses indivíduos subadultos (*second-year*) adiem sua plumagem definitiva de modo a enfrentarem uma competição reduzida com indivíduos mais velhos (*after-second-year*) e superiores em qualidade e cuidado parental (*status signalling hypothesis*; Lyon e Montgomerie 1986), para evitar predadores (*cryptic hypothesis*; Selander 1965) ou por assemelharem-se à plumagem das fêmeas (*female mimicry hypothesis*; Rohwer et al. 1980), possibilitando sofrerem menos ataques de machos mais velhos e a aumentarem suas chances de acasalamento furtivo.

A coloração da plumagem origina-se de diferentes formas, podendo resultar de melanina, das próprias microestruturas das penas ou ter como base pigmentos de carotenoides (McGraw 2006). Em alguns estudos com espécies de plumagem de origem estrutural, por exemplo, a coloração da plumagem predisse o tamanho corporal (Keyser e Hill 2000), assim como a condição corporal e a presença de ectoparasitas (Magalhães et al. 2014). Os pigmentos de carotenoide, por outro lado, são adquiridos por meio da dieta, e não podem ser produzidos pelo animal (Goodwin 1992). Por esse motivo a relação da coloração da plumagem com a qualidade do indivíduo pode ser determinada com maior segurança em espécies cujos pigmentos coloridos das penas são à base de carotenoides (Goodwin 1984), que normalmente é o caso de espécies com colorações vermelhas, laranjas e/ou amarelas (Brush 1990), como o canário-da-terra (*Sicalis flaveola*).

A teoria do investimento parental prevê que o cuidado parental beneficia a prole atual, mas reduz as chances de sobrevivência e reprodução futura do indivíduo parental (Trivers 1972; Clutton-Brock 1991). Foi demonstrado que a coloração da plumagem à base de carotenoides pode sinalizar habilidades parentais, tais como a frequência de alimentação dos filhotes (Senar et al. 2002; Bulluck et al. 2017). Palmerio e Massoni (2011), todavia, não encontraram relação entre a coloração da plumagem e frequência de alimentação de filhotes por machos de *Sicalis flaveola pelzelni*, onde as fêmeas são sempre pardas. Em espécies onde ambos os sexos possuem maturação tardia da plumagem, no entanto, há uma maior amplitude de possibilidades na escolha de parceiros, e o papel da ornamentação em fêmeas pode ser mais bem explorado (Amundsen et al. 1997; Bulluck et al. 2017). A subespécie utilizada para este estudo (*Sicalis flaveola brasiliensis*) apresenta maturação tardia da plumagem em ambos os sexos (Marques-Santos et al. 2018). Os machos quando mais velhos adquirem coloração amarela, com dorso rajado e fronte alaranjada (Ridgely et al. 2015), e as fêmeas quando mais velhas tornam-se totalmente amarelas (Sick 1997), mas com coloração mais escura do que a

dos machos. Em um estudo investigando os possíveis efeitos da maturação tardia da plumagem na subespécie aqui investigada, a plumagem amarela das fêmeas predisse ninhadas maiores e um período de incubação mais curto (Marques-Santos et al. 2018).

A conspicuidade de uma plumagem pode, contudo, predizer o investimento parental de um indivíduo: essa relação pode ser positiva, quando indivíduos de plumagem altamente conspícua investem muito na prole (*the good parent hypothesis*; Hoelzer 1989), como também pode ser negativa, quando o investimento de indivíduos em atratividade e acasalamento os faz investir pouco na prole (*trade-off hypothesis*; Magrath e Komdeur 2003). Nesse último caso, as fêmeas pareadas com machos de plumagem altamente conspícua, por exemplo, podem investir mais na prole, compensando o baixo investimento do parceiro (*differential-allocation hypothesis*; Burley 1986).

Indivíduos com traços mais coloridos e brilhantes tendem a ser mais velhos (Préault et al. 2005; Bitton e Dawson 2008; Trigo e Mota 2016), possuindo maior experiência na construção de ninhos (Roper 2005) e na busca por territórios melhores (Wolfenbarger 1999). Dessa forma, o sucesso reprodutivo de um indivíduo tende a variar com a idade, sendo geralmente maior entre os indivíduos mais velhos e experientes (Martin 1995). Muitos estudos feitos com aves encontraram uma correlação positiva entre a coloração da plumagem e o sucesso reprodutivo (Siefferman e Hill 2003; Bitton et al. 2008; Crary e Rodewald 2012; Bulluck et al. 2017; Marques-Santos et al. 2018), ou entre coloração, idade do parental e sucesso reprodutivo (Préault et al. 2005), embora este nem sempre seja o padrão encontrado (Freeman-Gallant et al. 2014). Como descrito acima, indivíduos podem sinalizar a habilidade parental através da coloração da plumagem e/ou a coloração influenciar o investimento parental pelo parceiro. Uma maior viabilidade genética herdada de um parental de plumagem conspícua indicadora de boa qualidade, por exemplo, pode influenciar positivamente no bom

desenvolvimento dos filhotes (Møller 1994). No entanto, o investimento parental pode ser um fator determinante para o recrutamento dos filhotes independentemente da qualidade genética dos parentais (Schwagmeyer e Mock 2008).

Neste estudo, investiguei se a classe social (coloração da plumagem dependente da idade e sexo) sinaliza a qualidade do indivíduo (ectoparasitismo e condição corporal) e seu investimento parental (em ovos e ninhegos) em *Sicalis flaveola* (Aves: Thraupidae). Também avaliei se o investimento parental é relacionado à classe social do parceiro reprodutivo e se o sucesso de nidificação (probabilidade de um filhote sair do ninho com sucesso) pode ser previsto pelo investimento parental pós-eclosão e classe social dos pais. Para o investimento maternal, foram medidos o tamanho da ninhada, volume do ovo, número de visitas ao ninho, porcentagem de tempo no ninho e a remoção de sacos fecais. Para o investimento paternal, foram medidos o número de visitas ao ninho, porcentagem de tempo no ninho e a remoção de sacos fecais. Testei as seguintes previsões: (1) indivíduos amarelos apresentam melhor condição corporal e menor quantidade de ectoparasitas na plumagem do que indivíduos pardos; (2) indivíduos amarelos investem mais (*the good parent hypothesis*) ou menos na prole (*trade-off hypothesis*) do que indivíduos pardos; (3) indivíduos pareados com parceiros reprodutivos de coloração amarela investem mais na prole do que indivíduos pareados com parceiros reprodutivos de coloração parda (*differential-allocation hypothesis*); (4) o sucesso de nidificação é maior em ninhadas de pais amarelos e que recebam maior cuidado parental.

## **Materiais e métodos**

### Área de estudo

O estudo foi realizado na Eco Fazenda Experimental da Universidade Vila Velha (20°35'30.97"S 40°27'25.49"O) e em sítios vizinhos, no município de Guarapari, sul do Espírito Santo, durante duas estações reprodutivas (2018-2019 e 2019-2020). A área de estudo possui 69.000 m<sup>2</sup>, sendo 23.000 m<sup>2</sup> de mata preservada e o restante composto quase que em sua totalidade por construções e pastagens. A área é utilizada para fins experimentais por alunos da Universidade Vila Velha. O clima na região é o tropical monçônico (Am), segundo classificação climática de Köppen-Geiger, com temperatura média anual de 23,5° C (Alvares et al. 2013) e precipitação média anual de 1800 mm (INCAPER 2011).

### Espécie de estudo e classificação da coloração da plumagem

O canário-da-terra (subespécie *Sicalis flaveola brasiliensis*) é um passeriforme neotropical da família Thraupidae. Alimenta-se majoritariamente de grãos e sementes e possui uma plumagem amarela-dourada com provável origem em pigmentos de carotenoides (McGraw 2006). Na área de estudo existe uma alta oferta de alimento na forma de ração ofertada a animais domésticos de criação e que é consumida pelos canários-da-terra. São nidificadores secundários de cavidades (Marques-Santos et al. 2015), o que significa que utilizam apenas cavidades pré-existentes para nidificarem (e.g. aberturas em troncos de árvores e construções humanas, ninhos velhos de *Furnarius rufus*). Os indivíduos formam casais socialmente monogâmicos e exibem cuidado biparental com a prole: a incubação dos ovos é feita apenas pela fêmea, mas ambos os sexos participam da alimentação dos filhotes e da limpeza do ninho (i.e. remoção de sacos fecais; Palmerio e Massoni 2009; Espinosa et al. 2017).

A classificação dos indivíduos de acordo com a coloração da plumagem (amarelo ou pardo) foi feita visualmente (similar à Marques-Santos et al. 2018). Esse estudo validou o

método de classificação visual mostrando que esse método é equivalente à classificação feita usando métricas de coloração extraídas de fotografias dos indivíduos de *Sicalis flaveola brasiliensis* (Marques-Santos et al. 2018). Os indivíduos pardos possuem coloração branco-acinzentada com listras escuras na maior parte do corpo e coloração amarela no colar e partes inferiores das asas (Figura 1a), e os indivíduos amarelos possuem o corpo totalmente amarelo, com variações na tonalidade (Figura 1b). Espectrofotometria e modelos visuais mostraram que os canários podem não ser capazes de diferenciar a coloração da plumagem entre fêmeas e machos pardos em uma população de *Sicalis flaveola* com maturação tardia da plumagem apenas em machos (Benítez-Saldívar e Massoni 2018). No presente estudo, as diferenças na coloração da plumagem foram verificadas por meio de análises espectrofotométricas com as penas que foram coletadas de uma subamostra dos indivíduos (ver Figura 1 em Apêndice). Todos os indivíduos tiveram de 3 a 5 penas do peito, asas e cauda coletadas com uma pinça. As penas foram armazenadas em cartões envoltos em papel alumínio para posterior análise da coloração e avaliação do grau de reflectância no espectrofotômetro. Foi utilizado um espectrofotômetro Ocean Optics USB4000 (Ocean Optics, Dunedin, FL, U.S.A.). As penas foram presas com fita adesiva em um tecido de veludo preto e analisadas por meio de uma fibra ótica posicionada em um ângulo de 90° às penas. Foram feitas três medidas das penas de cada parte do corpo para cada amostra (similar à Diniz et al. 2015).



**Fig. 1** Indivíduos de canário-da-terra (*Sicalis flaveola*; Aves: Thraupidae) na Eco Fazenda Experimental da Universidade Vila Velha (Guarapari, Espírito Santo), pertencentes a categorias distintas de coloração da plumagem consideradas neste estudo: pardo (a; sexo indeterminado) e amarelo (b; macho). Fotos: Pedro Diniz (a) e Marcello Barcellos (b).

### Caixas-ninho, monitoramento e indivíduos anilhados

As caixas-ninho foram instaladas periodicamente na área de estudo desde 2013, em bordas de mata e, prioritariamente, em áreas abertas. A área de estudo possui 118 ninhos artificiais instalados em postes de madeira, de concreto e em árvores. As caixas-ninho possuem 28 x 15,5 x 15 cm (altura x largura x profundidade) com entrada de 4 cm de diâmetro. A altura das caixas-ninho foi modificada antes do início da estação reprodutiva de 2019-2020, havendo uma redução de  $2,57 \pm 0,02$  metros (média  $\pm$  erro padrão; intervalo = 1,71 – 3,02 m; n = 110) para  $2,06 \pm 0,03$  metros (intervalo = 1,51 – 2,95 m; n = 114) na medida em que as caixas-ninho eram substituídas ou quando havia necessidade de manutenção. A alteração da altura das caixas-ninho teve como objetivo facilitar o monitoramento, e não afetou negativamente a frequência de ocupação dos ninhos entre as duas estações (foram encontrados 93 ninhos na estação reprodutiva de 2018-2019 e 121 ninhos na estação reprodutiva de 2019-2020). Um

mapa foi criado e cada ninho recebeu uma numeração, teve sua localização e orientação registradas. O monitoramento ocorreu em intervalos de 3-4 dias durante as duas estações reprodutivas amostradas (outubro a março na estação 2018-2019; setembro a março na estação 2019-2020), com intervalos mais curtos, de 2-3 dias, durante o período de pico de atividade (dezembro e janeiro).

Durante o monitoramento foi anotado para cada ninho: data, horário do monitoramento, *status* do ninho (“Ativo” desde quando observada a presença de materiais indicando o início da construção do ninho até enquanto a caixa-ninho estivesse ocupada, e “Inativo” quando a caixa era encontrada vazia), número de ovos, número de filhotes e idade aproximada dos filhotes.

Foram monitorados 180 ninhos de *Sicalis flaveola* durante as duas estações reprodutivas amostradas (84 ninhos em 2018-2019 e 96 ninhos em 2019-2020). Em 55% dos ninhos monitorados (n = 99) pelo menos um dos pais estava anilhado (n = 31 para fêmeas; n = 28 ambos os pais; n = 40 para machos). Do total de fêmeas que ocuparam as caixas-ninho (n = 108), 54,6% (n = 59) apresentavam a plumagem amarela (pardas = 49; 45,4%) e 23,1% do total (n = 25) estavam anilhadas (amarelas = 17; pardas = 8). Algumas fêmeas tiveram mais de um episódio reprodutivo, considerando as duas estações reprodutivas amostradas (2 episódios reprodutivos: n = 28 fêmeas; 3 episódios: n = 10; 4 episódios: n = 2; 5 episódios: n = 2; 6 episódios: n = 2). Do total de machos que ocuparam as caixas-ninho (n = 103), 86,4% (n = 89) apresentavam a plumagem amarela (pardos = 14; 13,6%) e 26,2% do total (n = 27) estavam anilhados (amarelos = 24; pardos = 3). Alguns machos tiveram mais de um episódio reprodutivo, considerando as duas estações reprodutivas amostradas (2 episódios reprodutivos: n = 31 machos; 3 episódios: n = 10; 4 episódios: n = 3; 5 episódios: n = 3; 6 episódios: n = 1). A maior parte dos casais foi de indivíduos de plumagem amarela (60,5%; n = 109), com 30%

(n = 54) formados por macho de plumagem amarela e fêmea de plumagem parda, 8,9% (n = 16) formados por ambos os pais de plumagem parda e apenas um casal (0,5%) foi formado por fêmea de plumagem amarela e macho de plumagem parda. O máximo de episódios reprodutivos observado para um mesmo casal reprodutivo em uma única estação reprodutiva foi de 4 (n = 1; considerando para esse caso apenas indivíduos anilhados), um valor superior ao encontrado por Marques-Santos e colaboradores (2015), que registraram um máximo de 3 tentativas reprodutivas por um mesmo casal de canários-da-terra em uma mesma estação.

### Captura de indivíduos e coleta de dados

Os indivíduos foram capturados em redes-de-neblina e anilhados com combinações únicas de anilhas plásticas coloridas e uma anilha metálica em cada, fornecidas pelo Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Aves Silvestres (CEMAVE). Os indivíduos capturados tiveram penas coletadas (n = 164), as rêmiges foram checadas em busca de ectoparasitas, foram pesados com balança do tipo dinamômetro (50g; precisão: 0,5 g) e tiveram medidas do comprimento do tarso tomadas com um paquímetro digital (precisão: 0,01 mm). Para análise de ectoparasitas eu somei a quantidade estimada encontrada em cada asa para cada indivíduo (n = 34 fêmeas amarelas, 104 pardos de sexo indeterminado e 32 machos amarelos). Para a análise da condição corporal foi utilizada a razão entre o logaritmo natural de peso e o logaritmo natural de comprimento do tarso (índice de condição corporal; Peig e Green 2009; n = 40 fêmeas amarelas, 129 pardos de sexo indeterminado e 39 machos amarelos). A rede-de-neblina era sempre instalada em uma mesma área da Eco Fazenda, onde foi observada uma movimentação grande de canários-da-terra, aparentemente devido aos comedouros com ração próximos.

O critério adotado para determinar a identidade dos indivíduos não anilhados que ocuparam as caixas-ninho foi criado com base no que foi observado em campo, sendo considerado o mesmo casal em diferentes ninhadas de uma mesma estação. Não foi considerado o mesmo casal em diferentes ninhadas de uma determinada caixa-ninho na mesma estação, quando: (1) o indivíduo de um determinado sexo era de coloração amarela e o da ninhada seguinte era de coloração parda, tendo em vista que não existem casos conhecidos de reversão da coloração (Palmerio e Massoni 2009, 2011; Marques-Santos et al. 2018); (2) o indivíduo de um determinado sexo era de coloração parda e o da ninhada seguinte era de coloração amarela, tendo em vista o intervalo curto de tempo para haver mudanças consideráveis na coloração da plumagem entre as ninhadas em uma mesma estação; ou (3) quando o indivíduo de um determinado sexo estava anilhado e o da ninhada seguinte não estava anilhado. Para os casos de indivíduos de um determinado sexo com mesma coloração em ninhadas sucessivas onde não havia presença de anilhas, mas constava anilhado na ninhada seguinte, foi considerado ser o mesmo indivíduo quando a captura do indivíduo da segunda ninhada havia ocorrido posteriormente ao período da ninhada anterior.

Os ninhos sem informações de cor ou anilhas dos pais ( $n = 33$ ), os ninhos que continham informação de cor de apenas um dos pais ( $n = 7$ ) e os ninhos encontrados durante os meses de junho e julho ( $n = 5$ ), cujo monitoramento foi realizado com uma frequência menor por tratar-se de um período considerado não reprodutivo, foram descartados de todas as análises. Os ninhos sem informação de presença ou não de anilhas de um ou ambos os pais que continham informação da coloração dos pais foram mantidos ( $n = 16$ ).

## Ovos

Os ovos em *Sicalis flaveola* apresentam formato elíptico e possuem coloração creme com manchas marrons (Figura 2). As medidas dos ovos foram feitas com um paquímetro digital (precisão: 0,01 mm). Para a análise do tamanho da ninhada, os ninhos que foram predados durante a fase de ovos antes da postura completa ou que foram encontrados na fase de filhotes (n = 13) foram desconsiderados. Para estimar a data da postura do primeiro ovo, para os casos dos ninhos encontrados com postura completa, foi selecionado o dia do meio (e arredondado para cima) do intervalo de dias entre o dia que o ninho foi encontrado sem ovos e o dia da suposta postura do primeiro ovo (i.e. o dia seguinte ao dia encontrado com ovos menos o número de dias equivalente à quantidade de ovos encontrados), considerando que os canários fazem a postura em dias consecutivos (Marques-Santos et al. 2015; Espinosa et al. 2017, para subespécie *S. f. flaveola*). Para os ninhos encontrados com 2 ou 3 ovos (sendo postura incompleta) cuja postura ficou completa no monitoramento seguinte, foi considerado como dia da postura do primeiro ovo o dia anterior, para o caso de 2 ovos, ou o dia anteanterior, para o caso de 3 ovos. Para os ninhos encontrados com 1 ovo, tanto os anteriormente monitorados como os monitorados pela primeira vez, foi considerado como sendo o dia da postura, exceto quando ainda havia 1 ovo no monitoramento seguinte. Os ninhos encontrados com filhotes (n = 5), os de apenas 1 ovo que foram abandonados (n = 1), os que permaneceram com 1 ovo por mais de um monitoramento (n = 1), os que foram encontrados com ovos e predados no monitoramento seguinte (n = 2) e os que continham possíveis erros de monitoramento (n = 1) foram descartados das análises que investigam a relação entre tamanho da ninhada e volume dos ovos com a coloração da fêmea e de seu parceiro social.



**Fig. 2** Ninho de canário-da-terra (*Sicalis flaveola*; Aves: Thraupidae) com ovos, na Eco Fazenda Experimental da Universidade Vila Velha. Em Guarapari, Espírito Santo. Foto: Marcello Barcellos.

### Cuidado parental

As taxas de visitação e remoção de sacos fecais pelos pais foram filmadas com câmeras GoPro e Kodak Zx1 a uma distância de aproximadamente 1 metro das caixas-ninho, presas em suportes de madeira que foram fixados nas próprias caixas-ninho (Figura 3). Os vídeos foram feitos no período da manhã (7h até 12h) ou tarde (14h até 17h), priorizando o período da manhã pela aparente maior atividade nos ninhos observada em campo. As câmeras utilizadas produzem vídeos com duração média de  $2,29 \pm 0,05$  horas (intervalo = 0,33 – 3,24 h; n = 184). A média de filmagens por ninho foi de  $1,59 \pm 0,07$  (intervalo = 1 – 3; n = 122 em 77 ninhos). Em cada filmagem foi registrado o número de filhotes no ninho e a idade dos filhotes. As filmagens foram feitas em diferentes estágios de desenvolvimento dos filhotes. A idade dos filhotes foi estimada utilizando-se a metade do intervalo de dias entre o monitoramento de um ninho contendo ovos e encontrado posteriormente com filhotes (similar à Colombo et al. 2021).

Quando os filhotes foram vistos entre cascas de ovos quebrados e/ou bem pequenos entre o restante dos ovos ainda não eclodidos foi assumido que nasceram naquele dia, sendo a idade considerada = 0 dias. Os vídeos em que não houve visitas de ambos os pais (n = 23), os vídeos em que não houve visitas de um dos pais (n = 29 para machos; n = 17 para fêmeas) e os vídeos em que a fêmea permaneceu no ninho por menos de 1% do período de filmagem (n = 8) foram descartados das análises de cuidado parental, para retirar possíveis casos de relutância em resposta à presença da câmera. O critério adotado contém diferença entre os sexos devido ao comportamento de *brooding* (i.e. ato realizado pelos pais de sentar cuidadosamente sobre os filhotes para protegê-los) ser realizado apenas pelas fêmeas em *Sicalis flaveola* (Marques-Santos et al. 2018), sendo, portanto, esperado que as fêmeas permaneçam por mais tempo no ninho do que os machos. A análise dos vídeos foi feita por meio do programa CowLog 3.0.2 (Hänninen e Pastell 2009).



**Fig. 3** Caixa-ninho com suporte e câmera (Kodak Zx1) para monitoramento do esforço parental no canário-da-terra (*Sicalis flaveola*; Aves: Thraupidae), na Eco Fazenda Experimental da Universidade Vila Velha (Guarapari, Espírito Santo). Foto: Marcello Barcellos.

### Sucesso de nidificação

Foram considerados ninhos bem-sucedidos os ninhos que foram encontrados vazios após o período médio de permanência dos filhotes no ninho (14-15 dias; Alvarenga 2017) e não apresentaram sinais de predação (e.g. estrutura danificada, com penas e/ou sangue; similar à Dutra et al. 2020; dados não publicados). Os ninhos com monitoramento irregular, cujo *status* final foi determinado com um intervalo acima do padrão de monitoramento de 3-4 dias desde o último monitoramento ( $n = 8$ ), os ninhos que tiveram ovos danificados durante o

monitoramento ( $n = 2$ ) e os ninhos que não continham informação de *status* final ( $n = 9$ ) foram descartados das análises de sucesso de nidificação pós-eclosão.

## Análise estatística

A condição corporal e a quantidade de ectoparasitas foi comparada entre classes sociais por meio de análise de variância seguida por teste de Tukey.

Foram realizados modelos lineares mistos generalizados (GLMM) para a análise dos dados de investimento parental em função da coloração. Foram criados oito modelos estatísticos, onde o investimento maternal e o paternal foram analisados separadamente. Todos os modelos foram compostos por mais de uma variável preditora. As variáveis de resposta foram: tamanho da ninhada (fase de ovos; até 3 ovos ou acima de 3 ovos), volume dos ovos, taxa de visitação (número de visitas por hora), taxa de remoção de sacos fecais (número de saídas do ninho com saco fecal por hora) e tempo total de permanência no ninho. As variáveis predictoras foram: coloração da plumagem (amarelo ou pardo) do indivíduo focal e do parceiro (amarelo ou pardo), estação reprodutiva (2018-2019 ou 2019-2020), data na estação (dia relativo à data do primeiro ninho encontrado), idade do ninho (idade no dia da filmagem em relação à data de eclosão do primeiro ovo), tamanho da ninhada (fase de filhotes; quantidade de filhotes no momento da filmagem) e hora do dia (hora da filmagem). Coloração da plumagem do indivíduo focal e do parceiro e a estação reprodutiva foram covariáveis fixas. Foi removido um valor discrepante (*outlier*) encontrado no modelo de análise do tempo total de permanência no ninho em machos. As identidades do indivíduo foram incluídas como variáveis aleatórias para todos os modelos. A identidade do ninho aninhada à identidade da

fêmea parental foi incluída como uma variável aleatória no modelo de volume dos ovos. As diferenças foram consideradas significativas quando  $P \leq 0,05$ .

Para testar se medidas de investimento parental aos ninhegos variam entre os parentais, foram realizados três novos modelos lineares mistos (um para cada variável de cuidado parental). A mesma estrutura descrita acima foi seguida com exceção da não inclusão da coloração do indivíduo e do parceiro e da inclusão do sexo como variável preditora.

Para avaliar se o sucesso de nidificação é relacionado à classe social ou ao investimento parental do indivíduo ou do parceiro reprodutivo, foram usados dados de 106 ninhos de um total de 45 fêmeas e 41 machos. Aqui, foram consideradas apenas duas categorias de cuidado parental de cada um dos sexos: taxa de visitas ao ninho e tempo despendido dentro do ninho. Primeiramente, foram criados quatro modelos lineares com cada combinação de tipo de cuidado parental e sexo (e.g. taxa de visitas ao ninho pela fêmea) como variável resposta. Esses modelos seguiram estrutura similar à descrita acima para as análises de investimento parental em função da coloração. Como variáveis preditoras, foram incluídas: estação reprodutiva, idade do ninho, tamanho da ninhada e hora do dia. Essas variáveis foram importantes preditores em um ou mais modelos de investimento parental em função da coloração. Posteriormente, foram utilizados os resíduos desses modelos como variáveis preditoras de cuidado parental em dois novos modelos de sucesso de nidificação (sucesso ou fracasso; variável resposta binária). Um ninho teve sucesso quando pelo menos um filhote voou do ninho. Esses dois modelos foram GLMM (família binomial, função de ligação *probit*). O primeiro modelo incluía as seguintes variáveis preditoras: coloração da fêmea (amarela ou parda), coloração do macho (amarelo ou pardo), taxa de visitas ao ninho pela fêmea e taxa de visitas ao ninho pelo macho. O segundo modelo continha a mesma estrutura com exceção da taxa de visitas ao ninho que foi substituída pelo tempo despendido dentro do ninho. Os tipos de cuidado parental foram

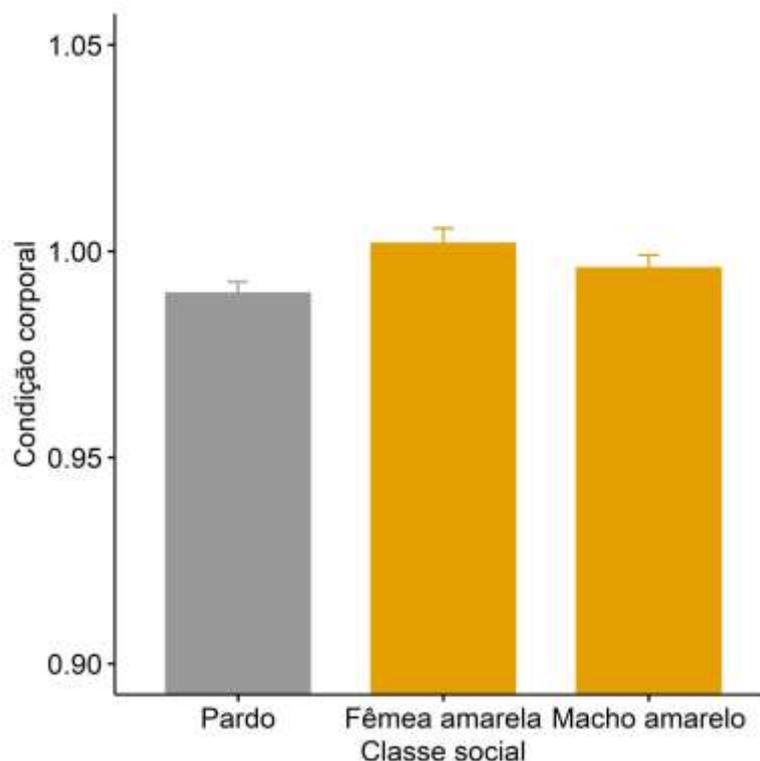
incluídos em diferentes modelos para evitar colinearidade. As identidades dos indivíduos parentais foram incluídas como variáveis aleatórias para todos os modelos.

As análises foram feitas no programa R 3.4.4 (R Core Team 2017): foram utilizados os pacotes ‘parameters’ (Lüdecke et al. 2020) para padronizar as variáveis contínuas para que os valores de coeficientes dos modelos fossem comparáveis, ‘performance’ (Lüdecke et al. 2021) para checar a normalidade dos dados e ‘glmmTMB’ (Brooks et al. 2017) para execução dos modelos.

## **Resultados**

## Condição corporal e ectoparasitismo

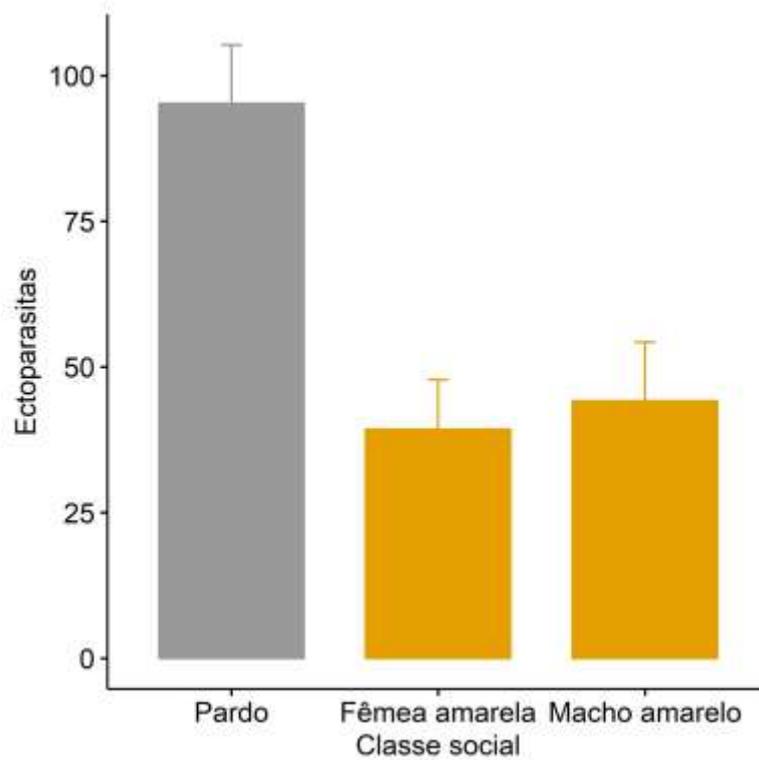
A condição corporal tendeu a variar entre as classes sociais ( $F_{2,205} = 2,92$ ,  $P = 0,056$ ; Figura 4). Indivíduos pardos de sexo indeterminado tenderam a ter condição corporal inferior a fêmeas amarelas (Teste de Tukey,  $P = 0,054$ ). A condição corporal não variou entre machos amarelos e fêmeas amarelas (Teste de Tukey,  $P = 0,62$ ) ou entre fêmeas amarelas e indivíduos pardos de sexo indeterminado (Teste de Tukey,  $P = 0,47$ ).



**Fig. 4** Índice de condição corporal (média  $\pm$  EP) em função da classe social (coloração da plumagem dependente da idade e sexo) no canário-da-terra (*Sicalis flaveola*; Aves: Thraupidae). Indivíduos pardos não foram classificados quanto ao sexo.

A quantidade de ectoparasitas variou entre as classes sociais ( $F_{2,167} = 7,69$ ,  $P = 0,0006$ ; Figura 5). Indivíduos pardos de sexo indeterminado tiveram maior quantidade de ectoparasitas

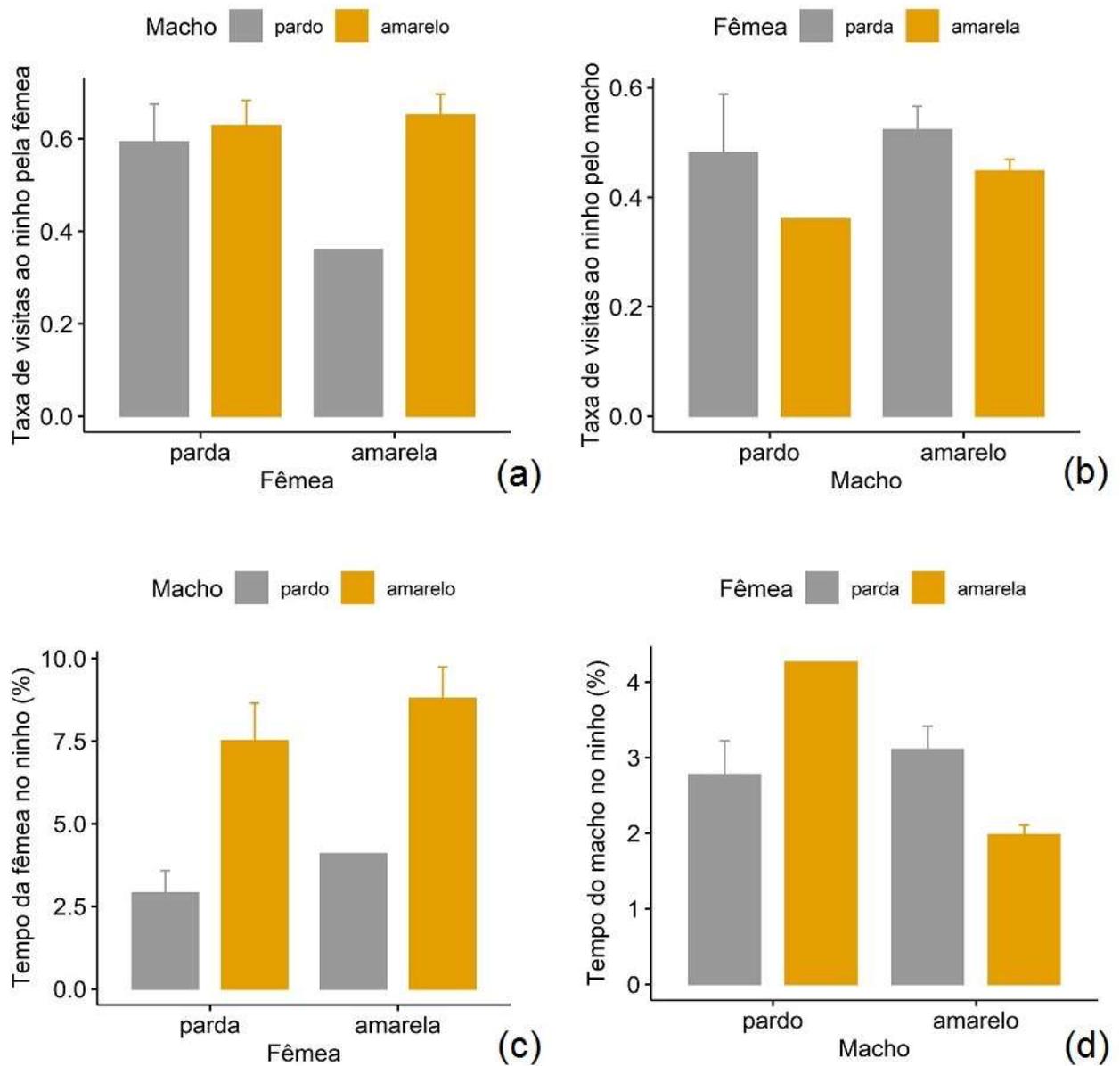
nas penas das asas do que fêmeas amarelas (Teste de Tukey,  $P = 0,004$ ) e machos amarelos (Teste de Tukey,  $P = 0,01$ ). A quantidade de ectoparasitas não diferiu entre machos e fêmeas amarelos (Teste de Tukey,  $P = 0,97$ ).



**Fig. 5** Número de ectoparasitas nas rêmigas (média  $\pm$  EP) em função da classe social (coloração da plumagem dependente da idade e sexo) no canário-da-terra (*Sicalis flaveola*; Aves: Thraupidae). Indivíduos pardos não foram classificados quanto ao sexo.

Investimento parental

O tamanho da ninhada e o volume dos ovos não foram relacionados à coloração da fêmea ou de seu parceiro (Tabela 1). A taxa de visitas ao ninho, o tempo despendido no ninho, e a taxa de remoção de sacos fecais não foram relacionados à coloração do indivíduo parental. No entanto, fêmeas pareadas com machos amarelos tendem a ficar ( $P = 0,058$ ) em média mais tempo no ninho do que fêmeas pareadas com machos pardos (Figura 6c). Machos também alteram o tempo despendido no ninho em função da coloração da parceira. No entanto, ao contrário de fêmeas, machos pareados com fêmeas pardas ficaram em média mais tempo no ninho do que machos pareados com fêmeas amarelas (Tabela 1). A taxa de visitas ao ninho e a taxa de remoção de sacos fecais pelo macho e pela fêmea não foram relacionados à coloração do respectivo parceiro.



**Fig. 6** Taxa de visitação (número de visitas/hora/tamanho da ninhada) de fêmeas (a) e machos (b) e porcentagem de tempo no ninho de fêmeas (c) e machos (d) de *Sicalis flaveola* (Aves: Thraupidae) com base na coloração da plumagem do indivíduo (eixo x) e de seu parceiro reprodutivo (cores distintas). Valores são média  $\pm$  EP.

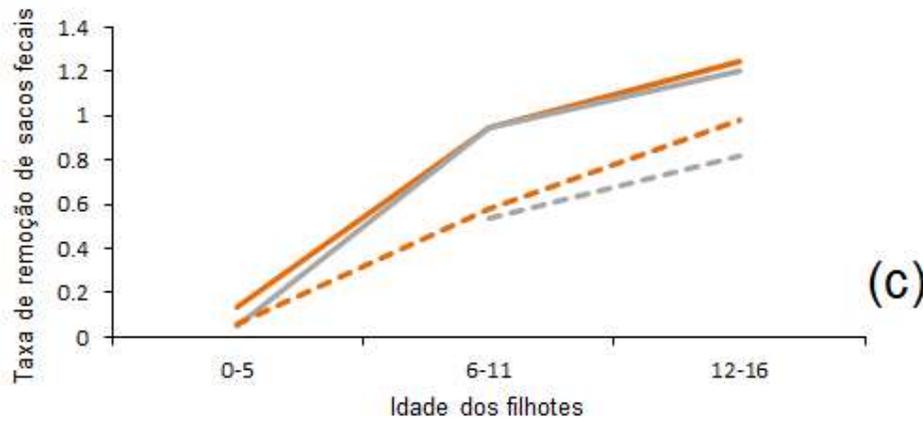
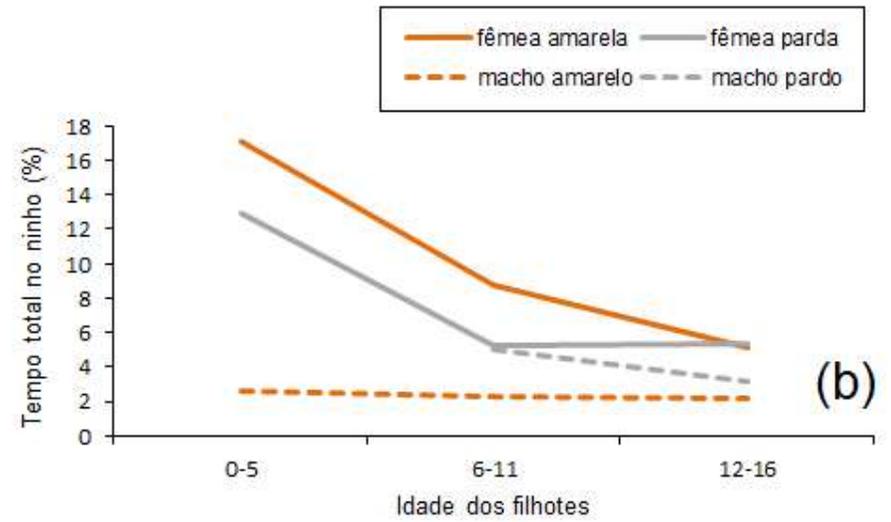
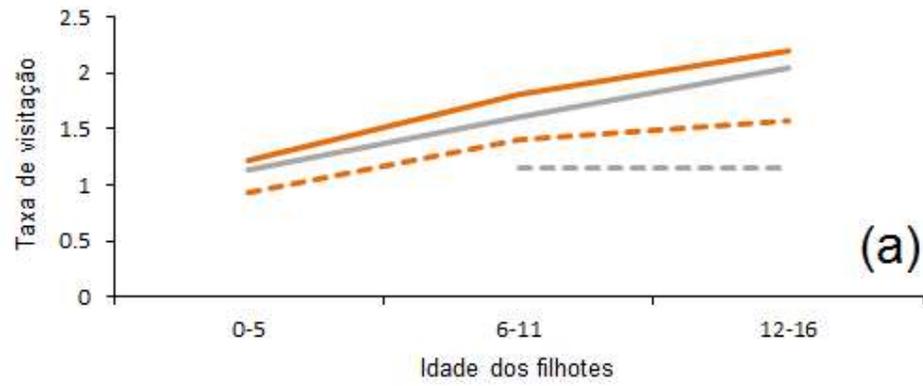
**Tabela 1** Média, tamanho amostral (n), coeficiente ( $\beta$ ) e 95% de intervalo de confiança (CI) resultantes dos modelos lineares mistos generalizados criados para investigar a relação da coloração da plumagem do indivíduo e de seu parceiro com o investimento parental no canário-da-terra (*Sicalis flaveola*; Aves: Thraupidae) na Eco Fazenda Experimental da Universidade Vila Velha, em Guarapari, Espírito Santo (2018-2020). O asterisco indica o resultado próximo da significância estatística estabelecida ( $0,10 < P < 0,05$ ) e o negrito indica o resultado estatisticamente significativo ( $P \leq 0,05$ ). O tamanho amostral para cada variável foi: número de ninhos (Tamanho da ninhada), número de ovos (Volume do ovo) e número de filmagens (Visitas ao ninho/h, Porcentagem de tempo no ninho e Remoção de sacos fecais/h).

Variáveis	Classe social do indivíduo				Classe social do parceiro			
	Média (n)		$\beta$ (95% CI)	<i>P</i>	Média (n)		$\beta$ (95% CI)	<i>P</i>
	Pardo	Amarelo			Pardo	Amarelo		
Fêmea								
Tamanho da ninhada	3,61 (62)	3,68 (103)	0,50 (-0,59; 1,59)	0,37	3,4 (15)	3,68 (150)	0,93 (-0,75; 2,61)	0,28
Volume do ovo	2079,55 (108)	2121,07 (162)	0,12 (-0,34; 0,57)	0,61	2015,94 (28)	2114,70 (242)	0,57 (-0,12; 1,26)	0,10

Visitas ao ninho/h	1,65 (39)	1,85 (83)	0,04 (-0,07; 0,14)	0,49	1,53 (8)	1,80 (114)	0,10 (-0,08; 0,27)	0,28
Porcentagem de tempo no ninho	6,67 (39)	8,72 (83)	0,11 (-0,05; 0,28)	0,17	3,04 (8)	8,42 (114)	0,28 (-0,01; 0,56)	0,058*
Remoção de sacos fecais/h	0,86 (39)	0,93 (83)	0,02 (-0,10; 0,13)	0,80	1,15 (8)	0,89 (114)	-0,08 (-0,28; 0,13)	0,47
Macho								
Visitas ao ninho/h	1,15 (8)	1,38 (114)	0,11 (-0,08; 0,31)	0,24	1,36 (39)	1,37 (83)	-0,03 (-0,13; 0,08)	0,61
Porcentagem de tempo no ninho	2,98 (7)	2,29 (114)	-0,09 (-0,30; 0,13)	0,43	3,05 (38)	2,00 (83)	-0,15 (-0,26; -0,03)	<b>0,01</b>
Remoção de sacos fecais/h	0,60 (8)	0,62 (114)	0,01 (-0,20; 0,21)	0,96	0,46 (39)	0,69 (83)	0,09 (-0,02; 0,20)	0,11

Todos os modelos apresentaram as seguintes covariáveis: estação reprodutiva (2018-2019 ou 2019-2020) e data na estação (dia relativo à data do primeiro ninho encontrado). Adicionalmente, todos os modelos de cuidado parental na fase de ninhegos apresentaram as seguintes covariáveis: idade do ninho (idade no dia da filmagem em relação à data de eclosão do primeiro ovo), tamanho da ninhada (fase de filhotes; quantidade de filhotes no momento da filmagem) e hora do dia (hora da filmagem). Todos os modelos apresentaram a identidade do indivíduo parental como variável aleatória e o modelo de volume de ovos tinha identidade do ninho como uma variável aleatória aninhada à identidade da fêmea parental. Um *outlier* foi removido em “Porcentagem de tempo no ninho” de machos.

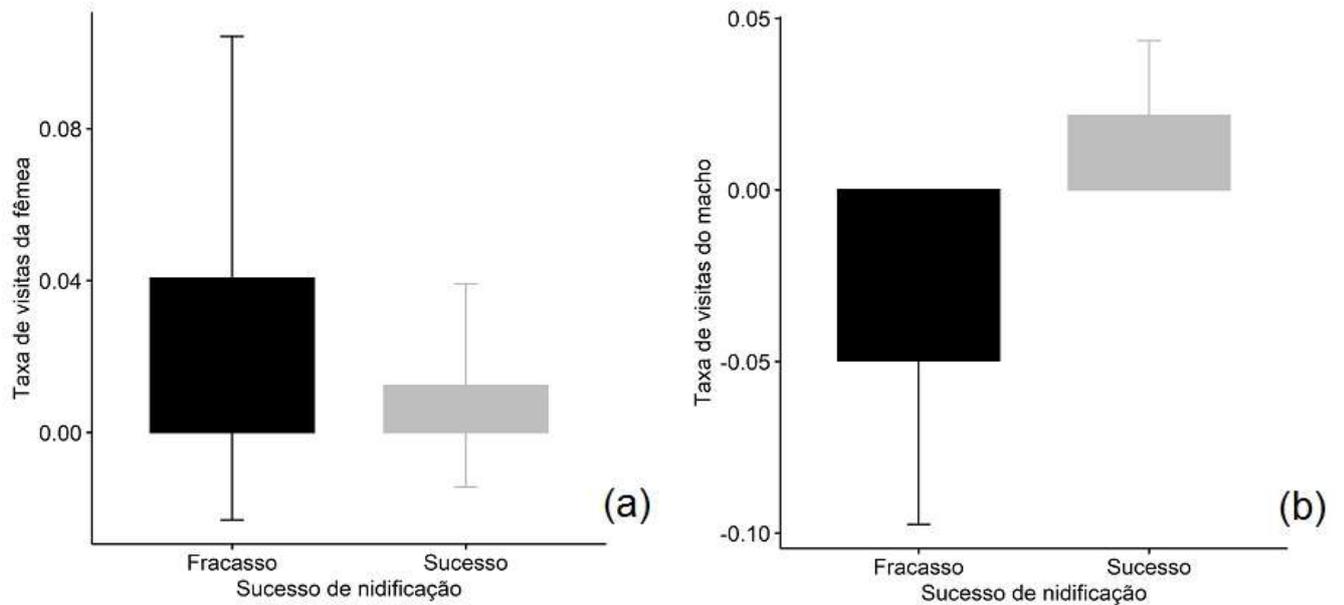
Quando o cuidado parental foi comparado entre os sexos, observou-se que as fêmeas investiram significativamente mais do que machos no cuidado aos ninhegos. Fêmeas visitaram mais os ninhos ( $\beta = 0,13$ , 95% CI: 0,06, 0,19,  $P < 0,001$ ; Figura 7a), despenderam mais tempo no ninho ( $\beta = 0,26$ , 95% CI: 0,20, 0,33,  $P < 0,001$ ; Figura 7b) e removeram mais sacos fecais do que machos ( $\beta = 0,10$ , 95% CI: 0,02, 0,17,  $P = 0,011$ ; Figura 7c). Embora os ninhos recebam mais visitas de fêmeas ( $\beta = -0,10$ , 95% CI: 0,06, 0,14,  $P < 0,001$ ) e machos ( $\beta = -0,06$ , 95% CI: 0,02, 0,10,  $P = 0,002$ ) nos estágios mais avançados da fase de ninhegos, apenas a média da porcentagem de tempo no ninho pela fêmea apresenta uma correlação negativa com o estágio de desenvolvimento dos filhotes ( $\beta = -0,19$ , 95% CI:  $-0,25$ ,  $-0,13$ ,  $P < 0,001$ ), o que pode ser explicado pelo comportamento de *brooding* realizado apenas pelas fêmeas da espécie.



**Fig. 7** Taxa de visitação (número de visitas por hora; a), porcentagem de tempo no ninho (b) e taxa de remoção de sacos fecais (número de saídas do ninho com saco fecal por hora; c) de machos e fêmeas de *Sicalis flaveola* (Aves: Thraupidae) com relação à idade dos filhotes (dias). Machos de plumagem parda obtiveram o menor tamanho amostral (n = 0, 6 e 2 filmagens por classe de idade, respectivamente) e machos de plumagem amarela o maior tamanho amostral (n = 17, 64 e 33 filmagens por classe de idade, respectivamente). Foto dos filhotes por Bruna Monteiro.

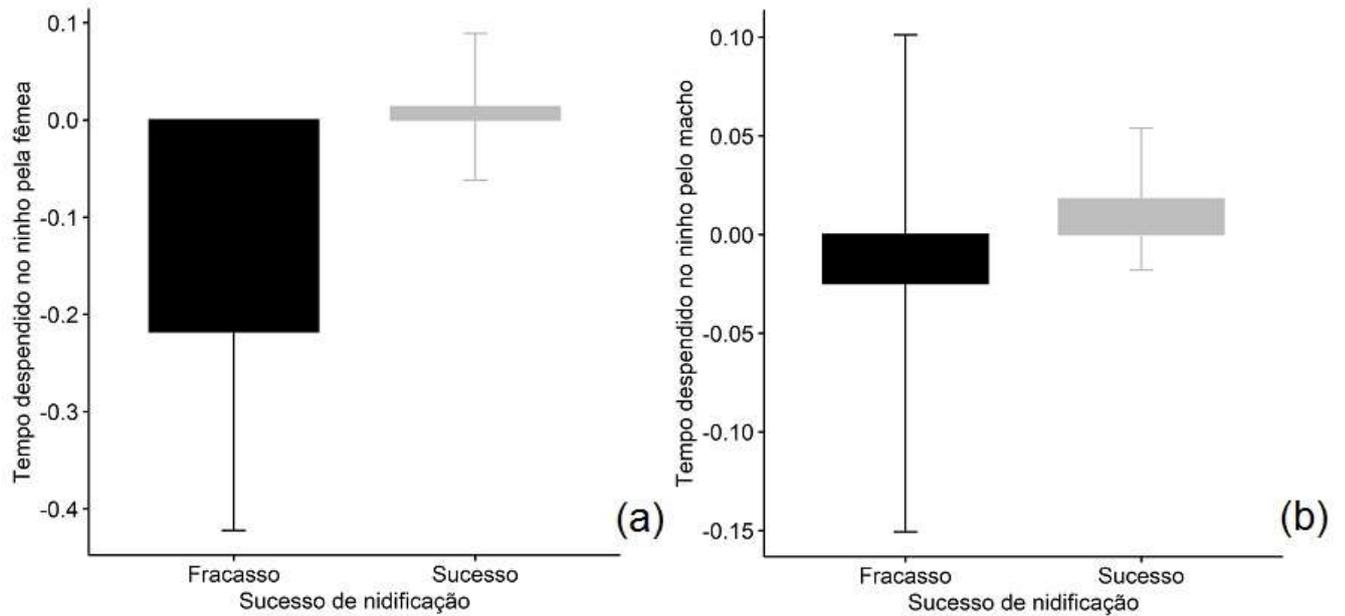
### Sucesso de nidificação

De um total de 106 ninhos, em 91 (86%) deles pelo menos um filhote voou do ninho com sucesso. A probabilidade de ao menos um filhote voar com sucesso do ninho não foi relacionada à coloração dos parentais ou investimento parental. O primeiro modelo (GLMM binomial) mostra que o sucesso de nidificação não foi relacionado à coloração da fêmea ( $\beta = 0,69$ , 95% CI:  $-3,02, 4,39$ ,  $P = 0,72$ ), coloração do macho ( $\beta = -2,93$ , 95% CI:  $-8,69, 2,84$ ,  $P = 0,32$ ), taxa de visitas ao ninho pela fêmea ( $\beta = 0,02$ , 95% CI:  $-1,22, 1,26$ ,  $P = 0,98$ ; Figura 8a) ou taxa de visitas ao ninho pelo macho ( $\beta = 1,92$ , 95% CI:  $-0,20, 4,04$ ,  $P = 0,076$ ; Figura 8b).



**Fig. 8** Taxa de visitas da fêmea (a) e do macho (b) de *Sicalis flaveola* (Aves: Thraupidae) em relação ao sucesso de nidificação (probabilidade de um filhote sair do ninho com sucesso). Aqui, a taxa de visitas é representada pelos resíduos de um modelo linear (feito separadamente para cada sexo) que incluiu estação reprodutiva, idade do ninho, tamanho da ninhada e hora do dia como variáveis preditoras.

De maneira similar, o segundo modelo mostra que o sucesso de nidificação não foi relacionado à coloração da fêmea ( $\beta = 0,38$ , 95% CI:  $-2,85$ ,  $3,61$ ,  $P = 0,82$ ), coloração do macho ( $\beta = 0,04$ , 95% CI:  $-3,88$ ,  $3,97$ ,  $P = 0,98$ ), tempo despendido no ninho pela fêmea ( $\beta = 0,81$ , 95% CI:  $-0,67$ ,  $2,29$ ,  $P = 0,28$ ; Figura 9a) ou tempo despendido no ninho pelo macho ( $\beta = 0,46$ , 95% CI:  $-0,96$ ,  $1,87$ ,  $P = 0,53$ ; Figura 9b). No entanto, é importante notar que apenas 1 macho pardo e 3 fêmeas pardas não obtiveram sucesso em uma tentativa de nidificação (i.e. não produziram um filhote que voou do ninho).



**Fig. 9** Tempo despendido no ninho pela fêmea (a) e pelo macho (b) de *Sicalis flaveola* (Aves: Thraupidae) em relação ao sucesso de nidificação (probabilidade de um filhote sair do ninho com sucesso). Aqui, o tempo despendido no ninho é representado pelos resíduos de um modelo linear (feito separadamente para cada sexo) que incluiu estação reprodutiva, idade do ninho, tamanho da ninhada e hora do dia como variáveis predictoras.

## Discussão

Neste estudo, testei se o padrão de coloração dos indivíduos de *Sicalis flaveola* sinaliza a condição corporal e saúde, o nível de investimento parental e a aptidão desses indivíduos. Indivíduos com plumagem amarela apresentaram menor quantidade de ectoparasitas nas asas do que indivíduos com plumagem parda. Machos despenderam mais tempo no ninho quando pareados com fêmeas pardas, enquanto fêmeas tenderam a ficar mais tempo no ninho quando pareadas com machos amarelos. Finalmente, não houve relação entre o sucesso de nidificação na fase de ninhegos e o padrão de coloração ou o investimento parental dos pais. Esses resultados sugerem que a coloração amarela na plumagem é um sinal honesto de condição de saúde (carga parasitária) e pode influenciar o investimento parental de um parceiro reprodutivo.

### Condição corporal e ectoparasitismo

Encontramos uma quantidade maior de ectoparasitas nas asas dos indivíduos de plumagem parda, indicando que a coloração da plumagem prediz a incidência de ectoparasitas na espécie. Não houve diferença na quantidade de ectoparasitas entre machos e fêmeas amarelos. Estudos anteriores também encontraram uma relação negativa entre a coloração da plumagem e a quantidade de ectoparasitas nas rêmiges (Magalhães et al. 2014; Trigo e Mota 2016). Uma maior incidência de ectoparasitas nos indivíduos de plumagem parda pode ser explicada pelo fato de, sendo mais jovens (Senar 2006; Trigo e Mota 2016), podem apresentar maior incidência de parasitas transmitidos verticalmente pelos pais no ninho (Johnson e Clayton 2003).

Alternativamente, a menor carga parasitária em indivíduos amarelos apoia a hipótese de seleção sexual mediada por parasitas, que prevê que somente indivíduos em boa condição

de saúde conseguem assumir os custos da produção de plumagens ornamentadas à base de carotenóides, por exemplo (Zahavi 1975; Hamilton e Zuk 1982; Magalhães et al. 2014). A frequência elevada de casais reprodutivos com plumagem de mesma coloração (69,4% das caixas-ninho foram ocupadas por casais com plumagem de mesma coloração; n = 125) sugere que a espécie apresenta pareamento assortativo (i.e. padrão de acasalamento em que os indivíduos selecionam parceiros com características fenotípicas similares), um padrão que foi encontrado em outro estudo com a espécie (Marques-Santos et al. 2018). Portanto, ambos os sexos podem escolher ativamente parceiros amarelos, que possuem melhor condição de saúde.

Apesar de haver uma tendência de uma condição corporal inferior dos indivíduos pardos de sexo indeterminado em relação às fêmeas amarelas, eu não encontrei uma relação positiva entre a condição corporal e a coloração da plumagem ou uma diferença na condição corporal entre as classes sociais em *Sicalis flaveola*. Esses resultados divergem de diversos outros estudos realizados com outras espécies de aves, que mostraram uma relação entre coloração da plumagem, condição corporal e, em alguns casos, idade dos indivíduos (Harper 1999; Siefferman et al. 2005; Magalhães et al. 2014). Em uma outra população de canários-da-terra, machos amarelos são mais pesados e as fêmeas amarelas possuem mais gordura subcutânea na cavidade da fúrcula do que indivíduos pardos em comparações intrasexuais (Marques-Santos et al. 2018). A condição corporal, o desenvolvimento e a conspicuidade de plumagens a base de carotenóides podem ser fortemente influenciados pela composição e oferta de recursos alimentares (Hill e Montgomerie 1994; Hill 2000; Brown e Sherry 2006). Uma vez que existe uma suplementação não intencional e indireta de alimento aos canários-da-terra na área de estudo, indivíduos pardos podem sofrer pouca competição ou restrição de acesso a recursos alimentares, resultando em condições corporais equivalentes a indivíduos amarelos. Considerados em conjunto, esses resultados sugerem que a sinalização honesta da

condição corporal pela coloração da plumagem varia entre populações de canário-da-terra e pode ser mediada por diferenças na disponibilidade de recursos alimentares (Jones et al. 2010).

## Investimento parental

Os resultados mostram que as diferenças na coloração da plumagem entre indivíduos de mesmo sexo em *Sicalis flaveola* não causam diferenças nas medidas de investimento parental investigadas neste estudo (e.g. tamanho da ninhada, volume do ovo, taxa de visitação, porcentagem de tempo no ninho e taxa de remoção de sacos fecais). Esses resultados reforçam o encontrado por Palmerio e Massoni (2011) para os machos da subespécie *pelzelni*, onde, no entanto, a permanência de tempo no ninho não foi investigada. Em um contexto intersexual, entretanto, a coloração da plumagem do parceiro predisse o período de tempo no ninho para os indivíduos machos, que permaneceram por mais tempo no ninho quando pareados com fêmeas de plumagem parda.

Em fêmeas, especificamente, não encontramos qualquer relação da coloração da plumagem, tanto da plumagem do indivíduo como a do parceiro, com as medidas de investimento parental investigadas. Os resultados sugerem, portanto, que a coloração da plumagem das fêmeas da espécie não sinaliza habilidades parentais, diferentemente do encontrado por Marques-Santos e colaboradores (2018), onde fêmeas amarelas produziam ninhadas maiores do que fêmeas pardas. As diferenças encontradas entre as fêmeas nos dois estudos talvez possam ser explicadas pela disponibilidade de ração na área de estudo do presente trabalho. Como encontrado por Ruffino e colaboradores (2014), em uma revisão bibliográfica buscando investigar os efeitos da suplementação alimentar na reprodução em aves, a suplementação alimentar pode levar a um maior investimento no tamanho da ninhada e

umentar o sucesso reprodutivo. Sendo assim, é plausível que fêmeas pardas tenham tido influência da ração disponível e obtido valores semelhantes às fêmeas amarelas no tamanho da ninhada. Ao contrário de outros estudos (Préault et al. 2005; Mitchell et al. 2007; Bulluck et al. 2017), estes resultados não suportam as hipóteses *the good parent* ou *trade-off*: hipóteses relacionadas com a coloração conspícua do indivíduo parental e sua correlação positiva ou negativa, respectivamente, com o investimento parental (Hoelzer 1989; Magrath e Komdeur 2003). Em relação ao investimento com base na coloração do parceiro, encontramos para os machos o oposto do previsto pela hipótese *differential-allocation* (Burley 1986), com machos investindo mais na prole (quanto ao tempo despendido no ninho) quando pareados com fêmeas de plumagem parda. Este padrão encontrado corrobora com a hipótese da compensação reprodutiva (Harris e Uller 2009). Em outras palavras, os machos pareados com fêmeas pardas compensam em esforço parental a suposta inferioridade na qualidade de sua parceira. Com as fêmeas houve uma maior aproximação do previsto pela hipótese *differential-allocation*, havendo uma tendência a um maior investimento (quanto ao tempo despendido no ninho) quando com parceiros de plumagem amarela, embora esse resultado não tenha sido significativo. Considerando um número baixo de fêmeas pareadas com machos pardos ( $n = 8$ ), a ausência de relação entre coloração do parceiro e investimento maternal deve ser tratada com cautela devido à possibilidade de ser um resultado falso negativo (erro do Tipo II, Lieberman e Cunningham 2009). As fêmeas da subespécie *pelzelni*, contudo, não apresentaram diferenças significativas no tamanho da ninhada ou no volume do ovo (mencionando apenas as variáveis investigadas em comum com este estudo), quando pareadas com machos amarelos ou pardos (Palmerio e Massoni 2009).

Os resultados também mostraram um cuidado aos ninhegos significativamente maior pelas fêmeas da espécie, superando os machos em número de visitas, tempo despendido no ninho e na remoção de sacos fecais. Em um estudo feito na Colômbia, com a subespécie *Sicalis*

*flaveola flaveola*, as fêmeas também apresentaram uma taxa de visitação maior do que os machos durante todo o desenvolvimento dos ninhegos (Espinosa et al. 2017). O esforço parental menor dos machos pode ter uma relação com o parentesco com os ninhegos, ou grau de confiança na paternidade do macho, baseado no modelo apresentado por Whittingham e colaboradores (1992). Como prevê a teoria de investimento parental, há um provável *trade-off* entre esforço parental e a busca por novas tentativas de reprodução (Trivers 1972; Maynard Smith 1977; Westneat 1988; Magrath e Komdeur 2003). Esse argumento pode ser reforçado pelas taxas elevadas de ninhegos de origem extra-par encontradas para a subespécie *pelzelni* (31,8%; Benítez Saldívar et al. 2019), o que talvez possa também ser uma realidade, ou similar, para a subespécie *brasiliensis*.

### Sucesso de nidificação

A probabilidade de ao menos um filhote voar com sucesso do ninho não foi relacionada à coloração ou ao investimento dos parentais (i.e. taxa de visitas e tempo despendido no ninho). A proporção alta de ninhos (86%) com sucesso de nidificação deve-se possivelmente ao fato de que os ninhos predados rapidamente, na fase de ovos ou ninhegos, conseqüentemente não foram filmados e foram automaticamente descartados das análises. Alternativamente, a coloração, por meio da herança de viabilidade, ou o investimento parental podem afetar outras medidas de desenvolvimento dos filhotes (e.g. massa, sobrevivência juvenil, longevidade) e sucesso reprodutivo (número de filhotes produzidos) que não foram investigadas neste estudo (Møller 1994; Bjørnstad e Lifjeld 1996; Schwagmeyer e Mock 2008; López-Idiáquez et al. 2018). Um resultado similar foi encontrado em uma população de canário-da-terra na Colômbia (subespécie *flaveola*), não havendo relação entre o investimento parental e o sucesso reprodutivo, que foi definido como o número de ninhegos que atingem 16 dias de vida

(Burnham e Cruz-Bernate 2020). Embora aqui eu tenha investigado o efeito do investimento parental no sucesso da ninhada atual, não se pode descartar a possibilidade de que o investimento dos pais possa beneficiar o sucesso reprodutivo em longo prazo (e.g. sucesso reprodutivo anual). Em um estudo realizado no Japão, por exemplo, o investimento paternal em *Parus minor* ocasionou em um aumento de tentativas de reprodução da fêmea em uma mesma estação, o que aumentou conseqüentemente as chances de sucesso ao possibilitar novas ninhadas (Nomi et al. 2017). Sendo igualmente a espécie aqui utilizada uma espécie onde os casais podem realizar múltiplas tentativas reprodutivas em uma única estação, destaco aqui a necessidade de novos estudos para investigar se o investimento parental em *Sicalis flaveola* pode beneficiar o sucesso reprodutivo em uma perspectiva anual. De fato, sabe-se que a coloração das fêmeas na espécie de estudo sinaliza o sucesso reprodutivo anual, com fêmeas amarelas produzindo 39% mais ninhos em uma estação reprodutiva e resultando no dobro de filhotes que deixam o ninho em comparação com fêmeas pardas (Marques-Santos et al. 2018). Entretanto, não se conhecem os efeitos potenciais do investimento parental no sucesso reprodutivo anual em *Sicalis flaveola*.

## Considerações finais

Apesar da coloração da plumagem sinalizar condição de saúde em *Sicalis flaveola*, os resultados apoiam fracamente a hipótese de que a coloração sinaliza o investimento parental e influencia o investimento parental do parceiro reprodutivo. Os resultados também sugerem que, apesar das fêmeas investirem muito na prole, o investimento parental não se traduziu em um maior sucesso de nidificação, sugerindo que o recrutamento de filhotes na espécie é influenciado por outros fatores.

Futuros estudos podem testar o efeito do ambiente (e.g. recursos, microclima no ninho) e do tipo de alimento ofertado aos ninhos no sucesso reprodutivo, assim como utilizar diferentes medidas de sucesso reprodutivo (e.g. desenvolvimento e massa dos filhotes) ou testar se a coloração da plumagem está relacionada positivamente com outras medidas de cuidado parental, como cuidado dos jovens ou a quantidade de alimento fornecido por visita.

## **Referências**

Alvarenga FB (2017) Demografia e biologia reprodutiva de *Sicalis flaveola* (Aves: Emberizidae) em área rural no sudeste do Brasil. Universidade Vila Velha. Dissertação de Mestrado. Vila Velha, Espírito Santo, Brasil.

- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Gonçalves JLM (2013) Modeling monthly mean air temperature for Brazil. *Theor Appl Climatol* 113:407–427
- Amundsen T, Forsgren E, Hansen LTT (1997) On the function of female ornaments: male bluethroats prefer colourful females. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 264:1579–1586. doi:10.1098/rspb.1997.0220
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S (2014) lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>
- Benítez-Saldívar MJ, Massoni V (2018) 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>
- Benítez-Saldívar MJ, Miño CI, Massoni V (2019) Genetic mating system, population genetics and effective size of Saffron Finches breeding in southern South America. *Genetica*. doi:10.1007/s10709-019-00072-4
- Bentz AB, Siefferman L (2013) Age-dependent relationships between coloration and reproduction in a species exhibiting delayed plumage maturation in females. *J Avian Biol* 44:80–88
- Bitton PP, Dawson RD (2008) Age-related differences in plumage characteristics of male tree swallows *Tachycineta bicolor*: hue and brightness signal different aspects of individual quality. *J Avian Biol* 39:446–452
- Bitton PP, Dawson RD, Ochs CL (2008) Plumage characteristics, reproductive investment and assortative mating in tree swallows *Tachycineta bicolor*. *Behav Ecol Sociobiol* 62:1543–1550
- Bjørnstad G, Lifjeld JT (1996) Male parental care promotes early fledging in an open-nester, the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus*. 138:229–235. doi:10.1111/j.1474-919x.1996.tb04333.x
- Brooks ME, Kristensen K, van Benthem KJ, Magnusson A, Berg CW, Nielsen A, Skaug HJ, Maechler M, Bolker BM (2017) glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal* 9:378–400. <https://journal.r-project.org/archive/2017/RJ-2017-066/index.html>
- Brown DR, Sherry TW (2006) Food supply controls the body condition of a migrant bird wintering in the tropics. 149:22–32. doi:10.1007/s00442-006-0418-z
- Brush AH (1990) Metabolism of carotenoid pigments in birds. *The FASEB Journal* 4:2969–2977. doi:10.1096/fasebj.4.12.2394316
- Bulluck LP, Foster MJ, Kay S, Cox DE, Viverette C, Huber S (2017) Feather carotenoid content is correlated with reproductive success and provisioning rate in female Prothonotary Warblers. *Auk* 134:229–239
- Burley N (1986) Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. *Am Nat* 127:415–445
- Burnham H, Cruz-Bernate L (2020) Parental investment does not directly affect reproductive success in the Saffron Finch. *Journal of Avian Biology*. doi:10.1111/jav.02489
- Clutton-Brock TH (1991) *The evolution of parental care*. Princeton University Press, Princeton
- Colombo MA, Jauregui A, Gonzalez E, Segura LN (2021) Nesting biology and nest survival of the Grassland Sparrow (*Ammodramus humeralis*) in grazed grasslands of central-

- Crary AL, Rodewald PG (2012) Plumage coloration and ornamentation as predictors of nest survival and number of young fledged in Yellow Warblers. *J F Ornithol* 83:130–140
- Goodwin TW (1984) *The Biochemistry of Carotenoids*. New York: Chapman and Hall
- Goodwin TW (1992) Distribution of carotenoids. *Meth Enzymol* 213:167–172
- Dale J (2006) Intraspecific variation in bird colors. In: Hill GE, McGraw KJ. *Bird Coloration: Function and Evolution*. Cambridge: Harvard University Press 2:36–86
- Diniz P, Ramos DM, Macedo RH (2015) Attractive males are less than adequate dads in a multimodal signalling passerine. *Anim Behav* 102:109–117
- Espinosa C, Cruz-Bernate L, Barretto G (2017) Biología Reproductiva de *Sicalis flaveola* (Aves: Thraupidae) en Cali, Colombia. *Bol. Cient. Mus. Hist. Nat. U. Caldas* 21:101–114
- Freeman-Gallant CR, Schneider RL, Taff CC, Dunn PO, Whittingham LA (2014) Contrasting patterns of selection on the size and coloration of a female plumage ornament in Common Yellowthroats. *J Evol Biol* 27:982–991
- Hamilton WD, Zuk M (1982) Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* 218:384–387
- Hänninen L, Pastell M (2009) CowLog: Open source software for coding behaviors from digital video. *Behav Res Meth* 41:472–476
- Harper DGC (1999) Feather mites, pectoral muscle condition, wing length and plumage coloration of passerines. *Anim Behav* 58:553–562
- Harris WE, Uller T (2009) Reproductive investment when mate quality varies: differential allocation versus reproductive compensation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364:1039–1048. doi:10.1098/rstb.2008.0299
- Hawkins GL, Hill GE, Mercadante A (2012) Delayed plumage maturation and delayed reproductive investment in birds. *Biol Rev* 87:257–274
- Hill GE (1996) Subadult Plumage in the House Finch and Tests of Models for the Evolution of Delayed Plumage Maturation. *The Auk* 113:858–874. doi:10.2307/4088864
- Hill GE (2000) Energetic constraints on expression of carotenoid-based plumage coloration. 31:559–566. doi:10.1034/j.1600-048x.2000.310415.x
- Hill GE, Montgomerie R (1994) Plumage Colour Signals Nutritional Condition in the House Finch. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 258:47–52. doi:10.1098/rspb.1994.0140
- Hoelzer GA (1989) The good parent process of sexual selection. *Anim Behav* 38:1067–1078
- INCAPER (2011) Programa de Assistência Técnica e Extensão Rural 2011 - 2013. <http://www.incaper.es.gov.br>
- Johnson KP, Clayton DH (2003) The biology, ecology, and evolution of chewing lice. In: *The chewing lice: World checklist and biological overview*, Price RD, Hellenthal RA, Palma RL, Johnson KP, Clayton DH (eds.) *Illinois Natural History Survey Special Publication 24*, Champaign, Illinois, p. 449–476
- Jones TM, Rodewald AD, Shustack DP (2010) Variation in Plumage Coloration of Northern Cardinals in Urbanizing Landscapes. *The Wilson Journal of Ornithology* 122:326–333. doi:10.1676/09-082.1

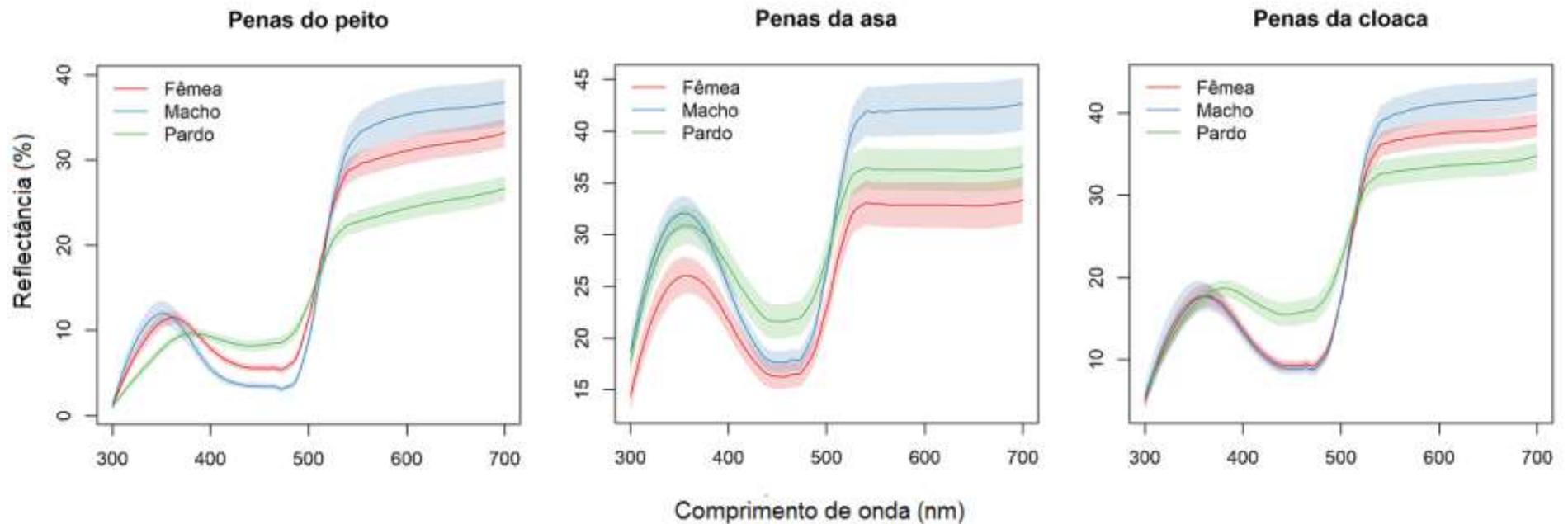
- Keyser AJ, Hill GE (2000) Structurally based plumage coloration is an honest signal of quality in male blue grosbeaks. *Behav Ecol* 11:202–209
- Lieberman MD, Cunningham WA (2009) Type I and Type II error concerns in fMRI research: re-balancing the scale. *Social Cognitive and Affective Neuroscience* 4:423–428. doi:10.1093/scan/nsp052
- López-Idiáquez D, Vergara P, Fargallo JÁ, Martínez-Padilla J (2018) Providing longer post-fledging periods increases offspring survival at the expense of future fecundity. *PLOS ONE* 13:e0203152. doi:10.1371/journal.pone.0203152
- Lüdecke D, Ben-Shachar M, Patil I, Makowski D (2020) parameters: Extracting, Computing and Exploring the Parameters of Statistical Models using R. *Journal of Open Source Software* 5:2445. doi: 10.21105/joss.02445
- Lüdecke D, Ben-Shachar M, Patil I, Waggoner P, Makowski D (2021) Assessment, Testing and Comparison of Statistical Models using R. *Journal of Open Source Software* 6:3112. doi: 10.31234/osf.io/vtq8f
- Lyon BE, Montgomerie RD (1986) Delayed plumage maturation in passerine birds: reliable signaling by subordinate males?. *Evolution* 40:605–615
- Lyu N, Lloyd H, Sun YH (2015) Delayed plumage maturation in birds and the significance of condition-dependent parental care. *Behav Ecol Sociobiol* 69:1003–1010
- Magalhães RB, Diniz P, Macedo RH (2014) Plumage Coverage is Related to Body Condition and Ectoparasitism in Blue-black Grassquits. *The Wilson Journal of Ornithology* 126:581–584. doi:10.1676/13-197.1
- Magrath MJL, Komdeur J (2003) Is male care compromised by additional mating opportunity?. *Trends Ecol Evol* 18:424–430
- 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. *Meth Ecol Evol* 4:906–913
- Marques-Santos F, Braga TV, Wischhoff U, Roper JJ (2015) Breeding biology of passerines in the subtropical Brazilian Atlantic Forest. *Ornitología Neotropical* 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* 1–11
- Martin K (1995) Patterns and mechanisms for age-dependent reproduction and survival in birds. *Am Zool* 35:340–348
- Maynard Smith J (1977) Parental investment: A prospective analysis. *Anim Behav* 25:1–9
- McGraw KJ (2006) Mechanics of carotenoid-based coloration. In: Hill GE, McGraw KJ. *Bird Coloration: Mechanisms and Measurements*. Cambridge: Harvard University Press 1:177–242
- Mitchell DP, Dunn PO, Whittingham LA, Freeman-Gallant CR (2007) Attractive males provide less parental care in two populations of the common yellowthroat. *Anim Behav* 73:165–170
- Møller AP (1994) Male ornament size as a reliable cue to enhanced offspring viability in the barn swallow. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91:6929–6932. doi:10.1073/pnas.91.15.6929
- Nomi D, Yuta T, Koizumi I (2017) Male feeding contribution facilitates multiple brooding in a biparental songbird. *Ibis*. doi:10.1111/ibi.12540

- Palmerio AG, Massoni V (2009) Reproductive biology of female saffron finches does not differ by the plumage of the mate. *Condor* 111:715–721
- Palmerio AG, Massoni V (2011) Parental care does not vary with age-dependent plumage in male Saffron Finches *Sicalis flaveola*. *Ibis* 153:421–424
- Peig J, Green AJ (2009) New perspectives for estimating body condition from mass/length data: The scaled mass index as an alternative method. *Oikos* 118:1883–1891
- Préault M, Chastel O, Cézilly F, Faivre B (2005) Male bill colour and age are associated with parental abilities and breeding performance in blackbirds. *58:497–505*. doi:10.1007/s00265-005-0937-3
- R Core Team (2017) R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org/>
- Ridgely RS, Gwynne JA, Tudor G, Argel M (2015) *Aves do Brasil: mata atlântica do Sudeste*. São Paulo. Editora Horizonte
- Rohwer S, Fretwell SD, Niles DM (1980) Delayed maturation in passerine plumages and the deceptive acquisition of resources. *Am Nat* 115:400–437
- Roper JJ (2005) Try and try again: Nest predation favors persistence in a Neotropical bird. *Ornitol Neotrop* 16:253–262
- Ruffino L, Salo P, Koivisto E, Banks PB, Korpimäki E (2014) Reproductive responses of birds to experimental food supplementation: a meta-analysis. *Frontiers in Zoology* 11:80. doi:10.1186/s12983-014-0080-y
- Schwagmeyer PL, Mock DW (2008) Parental provisioning and offspring fitness: size matters. *75:291–298*. doi:10.1016/j.anbehav.2007.05.023
- Selander RK (1965) On Mating Systems and Sexual Selection. *Am Nat* 99:129–141
- Senar JC, Figuerola J, Pascual J (2002) Brighter yellow Blue Tits make better parents. *Proc Biol Sci* 269:257–261
- Senar JC (2006) Color displays as intrasexual signals of aggression and dominance. In: *Bird Coloration, Vol. 2. Function and Evolution* (eds Hill GE, McGraw KJ. pp 87–136. Harvard University Press: Cambridge
- Sick H (1997) *Ornitologia Brasileira [Brazilian ornithology]*. Rio de Janeiro, Brazil. Nova Fronteira
- Siefferman L, Hill GE (2003) Structural and melanin coloration indicate parental effort and reproductive success in male eastern bluebirds. *Behavioral Ecology* 14:855–861. doi:10.1093/beheco/arg063
- Siefferman L, Hill GE, Dobson FS (2005) Ornamental plumage coloration and condition are dependent on age in eastern bluebirds *Sialia sialis*. *36:428–435*. doi:10.1111/j.0908-8857.2005.03401.x
- Trigo S, Mota PG (2016) Carotenoid-based plumage colouration is predicted by age and parasites in the male European serin. *Journal of Avian Biology* 47:409–416. doi:10.1111/jav.00795
- Trivers R (1972) Parental investment and sexual selection. In: Campbell BG (ed) *Sexual selection and the descent of man*. Aldine de Gruyter, New York, pp 136–179
- Westneat DF (1988) Male Parental Care and Extrapair Copulations in the Indigo Bunting. *The Auk* 105:149–160. doi:10.1093/auk/105.1.149

Whittingham LA, Taylor PD, Robertson RJ (1992) Confidence of Paternity and Male Parental Care. *The American Naturalist* 139:1115–1125. doi:10.1086/285376

Zahavi A (1975) Mate selection: A selection for a handicap. *J Theo Biol* 53:205–214

## Apêndice



**Fig. 1** Porcentagem de reflectância das penas do peito, asa e cloaca de indivíduos machos e fêmeas de plumagem amarela e de indivíduos pardos de sexo indeterminado, em *Sicalis flaveola* (Aves: Thraupidae). Eco Fazenda Experimental da Universidade Vila Velha, Guarapari, Espírito Santo.

