

Universidade Federal de Juiz de Fora
Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia)
Mestrado em Comportamento e Biologia Animal

Paulo Sérgio Pereira de Amorim

**Traços de história de vida e o efeito do querido inimigo em João-de-barro
(Furnariidae: *Furnarius rufus*)**

Juiz de Fora

2020

Paulo Sérgio Pereira de Amorim

**Traços de história de vida e o efeito do querido inimigo em João-de-barro
(Furnariidae: *Furnarius rufus*)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), área de concentração: Comportamento e Biologia Animal, da Universidade Federal de Juiz de Fora, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre.

Orientador: Dr. André de Camargo Guaraldo
Co-orientadora: Dra. Mariana Fonseca Rossi

Juiz de Fora

2020

Ficha catalográfica elaborada através do programa de geração automática da Biblioteca Universitária da UFJF, com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

Sérgio Pereira de Amorim, Paulo.

Traços de história de vida e o efeito do querido inimigo em João-de-barro (Fumariidae: Fumarius rufus) / Paulo Sérgio Pereira de Amorim. -- 2021.

116 p. : il.

Orientador: Dr. André de Camargo Guaraldo

Coorientadora: Dra. Mariana Fonseca Rossi

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de Juiz de Fora, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas: Comportamento Animal, 2021.

1. Discriminação vizinho-estranho. 2. Dueto. 3. Dispersão natal. 4. Protocolo de captura. 5. Suboscines. I. de Camargo Guaraldo, Dr. André, orient. II. Fonseca Rossi, Dra. Mariana, coorient. III. Título.

Paulo Sérgio Pereira de Amorim

**Traços de história de vida e o efeito do querido inimigo em João-de-barro
(Furnariidae: *Furnarius rufus*)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), área de concentração: Comportamento e Biologia Animal, da Universidade Federal de Juiz de Fora, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre.

Aprovada em 24 de Fevereiro de 2021.

BANCA EXAMINADORA



Dr. André de Camargo Guaraldo (Orientador)
Universidade Federal de Juiz de Fora



Dra. Mariana Fonseca Rossi (Co-orientadora)
Universidade Federal de Juiz de Fora



p/ Dr. Jeffrey Podos (Membro titular externo)
University of Massachusetts Amherst



p/ Dr. Raphael Igor da Silva Correa Dias (Membro titular externo)
Centro Universitário de Brasília

Dr. Artur Andriolo (Suplente interno)
Universidade Federal de Juiz de Fora

Dra. Lilian Tonelli Manica (Suplente externo)
Universidade Federal de Juiz de Fora

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - COMPORTAMENTO E BIOLOGIA
ANIMAL

ATA DE DEFESA DE TRABALHO DE CONCLUSÃO
DE PÓS-GRADUAÇÃO *STRICTO SENSU*

Nº PROPP: 36.24022021.7-M

Nº PPG:

Ata da sessão pública referente à defesa da dissertação intitulada “Traços de história de vida e o efeito do querido inimigo em João-de-barro (Furnariidae: Furnarius rufus)”, para fins de obtenção do título de mestre em Ciências Biológicas, área de concentração Comportamento e Biologia Animal, pelo(a) discente PAULO SÉRGIO PEREIRA DE AMORIM (matrícula: 102020340 - início do curso em 4/3/19), sob orientação do(a) Prof.^(a) Dr.^(a) André de Camargo Guaraldo e coorientação do(a) Prof.^(a) Dr.^(a) Mariana Fonseca Rossi .

Aos 24 dias do mês de fevereiro do ano de 2021, às 14:00 horas, por webconferência, conforme Resolução nº 001/2020-CSPP da Universidade Federal de Juiz de Fora (UFJF), reuniu-se a Banca Examinadora da Dissertação em epígrafe, aprovada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação conforme a seguinte composição:

Prof.(a) Dr.(a) André de Camargo Guaraldo - Orientador(a) e Presidente da Banca

Prof.(a) Dr.(a) Mariana Fonseca Rossi - Coorientador(a)

Prof.(a) Dr.(a) Jeff Podos - Membro titular externo

Prof.(a) Dr.(a) Raphael Igor da Silva Corrêa Dias - Membro titular externo

Prof.(a) Dr.(a) Artur Andriolo - Suplente interno

Prof.(a) Dr.(a) Lílian Tonelli Manica - Suplente externo

-- -

-- -

-- -

-- -

Tendo o(a) senhor(a) Presidente declarado aberta a sessão, mediante o prévio exame do referido trabalho por parte de cada membro da Banca, o(a) discente procedeu a apresentação de seu Trabalho de Conclusão de Curso de Pós-graduação *stricto sensu* e foi submetido(a) à arguição pela Banca Examinadora que, em seguida, deliberou sobre o seguinte resultado:



APROVADO (Conceito A).



APROVADO CONDICIONALMENTE (Conceito B), mediante o atendimento das alterações sugeridas pela Banca Examinadora, constantes do campo Observações desta Ata e/ou do parecer em anexo.



REPROVADO (Conceito C), conforme parecer circunstanciado, registrado no campo Observações desta Ata e/ou em documento anexo, elaborado pela Banca Examinadora.

PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA (PROPP)

Rua José Lourenço Kelmer, s/n – Campus Universitário
Bairro São Pedro – CEP: 36036-900 – Juiz de Fora – MG
(32) 2102-3773/ bancas.propp@ufjf.edu.br

Observações da Banca Examinadora (caso inexistentam, anular o campo):

Todos os membros da banca e o discente participaram remotamente da sessão de Defesa e a acompanharam na sua integralidade. (cf. Resolução nº 01/2020). O discente e os membros da banca deram a anuência para que o(a) Presidente da Banca assinasse por eles.

Nada mais havendo a tratar, o(a) senhor(a) Presidente declarou encerrada a sessão de Defesa, sendo a presente Ata lavrada e assinada pelos(as) senhores(as) membros da Banca Examinadora e pelo(a) discente, atestando ciência do que nela consta.

INFORMAÇÕES:

- Para fazer jus ao título de mestre(a)/doutor(a), a versão final da dissertação/tese, considerada Aprovada, devidamente conferida pela Secretaria do Programa de Pós-Graduação, deverá ser tramitada para a PROPP, em Processo de Homologação de Dissertação/Tese, dentro do prazo regulamentar de 90 dias a partir da data da defesa. Após a entrega dos dois exemplares definitivos, o processo deverá receber homologação, então, ser encaminhado à CDARA.
- Esta Ata de Defesa é um documento padronizado pela Pró-Reitoria de Pós-Graduação e Pesquisa. Observações excepcionais feitas pela Banca Examinadora poderão ser registradas no campo disponível acima ou em documento anexo, desde que assinadas pelo(a) Presidente.
- Esta Ata de Defesa somente poderá ser utilizada como comprovante de titulação se apresentada junto à Certidão da Coordenadoria de Assuntos e Registros Acadêmicos da UFJF (CDARA) atestando que o processo de confecção e registro do diploma está em andamento.


Prof.(a) Dr.(a) André de Camargo
Guaraldo

p/ 
Prof.(a) Dr.(a) Mariana Fonseca Rossi

p/ 
Prof.(a) Dr.(a) Jeff Podos

p/ 
Prof.(a) Dr.(a) Raphael Igor da Silva
Corrêa Dias

Prof.(a) Dr.(a) Artur Andriolo

Prof.(a) Dr.(a) Lílian Tonelli Manica

--

--

--

--


p/ Paulo Sérgio Pereira de Amorim
Discente

O empenho nas páginas a seguir é dedicado a todos que acreditam no potencial de sujeitos de estruturas vulneráveis e que prezam, não só pela coletividade ou pela simples inserção destes sujeitos nos segmentos da sociedade, mas sim pela sua inserção, permanência e crescimento. Em especial, dedico essa dissertação, bem como os trabalhos derivados, à minha família e amigos, incluindo o meu grande orientador, Dr. André Guaraldo.

Agradecimentos

O garoto sem muita perspectiva, subverteu os empecilhos no caminho e hoje comemora o término de uma grande fase, pouco alcançada, até mesmo por aqueles que tiveram as melhores condições de vida e de existência. Dois anos se passaram, e confesso, mal posso acreditar que estou prestes a receber o meu título de mestre em Comportamento e Biologia Animal. Que a leitura deste “meu título” seja generalizada como uma conquista que abraça todos àqueles que, de alguma forma, contribuíram para minha existência e meu crescimento pessoal e profissional. Sendo mais enfático, começo essa seção agradecendo a minha querida vó postiça, a Cléia Furioso, a qual me proporcionou uma série de momentos prazerosos e de oportunidades de crescimento. Obrigado por todo o auxílio e momentos juntos e tenha certeza de que somos (eu e minha família) gratos pela sua existência em nossas vidas. Essa jornada só começou graças a sua ajuda.

Mais adiante, não poderia deixar de agradecer a contribuição de outras duas pessoas importantes ao meu crescimento pessoal, profissional e acadêmico. Dr. Raphael Dias e Dra. Diva Dusi, muito obrigado por acreditarem em meu esforço e perseverança. Saibam que o alcance deste objetivo só fora possível porque vocês acreditaram nas palavras e pedidos daquele sujeito que conheceram há tempos. Continuem provendo essas possibilidades. Além destes marcantes sujeitos, deixo aqui registrado também meu agradecimento à professora M.Sc. Andrea Libano pelo convite em 2019 para contar minha história de vida junto ao UniCEUB e por toda correria que fizestes para sanar minhas angústias com a prova do mestrado. Deixo aqui meu agradecimento também à Dra. Renata Alquezar, por todas as recomendações que fizestes de mim e em especial, por criar minha ponte com meu orientador André Guaraldo. Ainda, agradeço ao amigo e parceiro de trabalho Dr. Pedro Diniz, bem como a professora Dra. Mariana Rossi. Muito obrigado por todo apoio, suporte e parceria e espero partilharmos novos momentos em pesquisa.

Em adição, agradeço à minha majestosa mãe, dona Maria José. Ah, só nós sabemos o que nós realmente passamos. Foram tantos momentos difíceis, de angústia, agora transformados em momentos de muita comemoração! Muito obrigado por tudo que fizestes em minha vida, cada lágrima e suor seu serão recompensados, tão logo. Aos meus amigos, deixo registrado todo meu agradecimento ao carinho, auxílio e prestígio de vocês, em especial, agradeço aos meus amigos-irmãos Wagner de Oliveira (conexão Brasília) e Luís Henrique (conexão Salvador) por fazerem dos meus dias de maior extenuação e preocupação, os melhores. Ao grande Wagner, obrigado pela parceria,

apoio e socorro. Em breve estaremos juntos para comemorar mais este feito (com nossa querida conexão Brasília, Goiânia, Aracajú, Rio de Janeiro, Salvador).

Ah, às vezes eu sinceramente paro e penso: “ou o destino está me compensando por tantos momentos difíceis vividos ou eu sou, sinceramente, o cara mais sortudo do mundo, porque não tem base eu só encontrar pessoas bacanas e que agregam em minha vida!”. Deixo aqui registrado meu eterno agradecimento ao professor Dr. André Guaraldo! Muito obrigado por quebrar todas as barreiras que poderia dificultar o alcance deste objetivo, pouco atrás nem conhecido por mim. Eu sabia, desde nossa primeira conversa, subindo as ladeiras da UF, rumo ao RU (antes mesmo da sua contratação pela Universidade), que você era o cara que me ajudaria a alcançar minhas metas. Muito obrigado por toda a parceria no trabalho, ensinamentos, conversas, amizade e socorro! Minha dívida com você é longa. Que essa nossa parceria se estenda e perdure por muitos anos, obrigado por tudo que fizestes por mim.

Por fim, deixo aqui registrado meu agradecimento a todos os sujeitos que contribuíram arduamente para a execução deste trabalho. Saibam que este trabalho só foi possível porque vocês dedicaram algum momento da vida de vocês para me ajudar em campo, seja com a captura, seja com a experimentação e observação. Aos meus queridos amigos e voluntários Fábio Palacio, Paula Neto, Mariana Oliveira, Juliana Oliveira, Polônia Nunes, Daniel, Lucas Morgado, Clarissa Vidal e Lilian Manica, meu muito obrigado. Agradeço também ao Srs. Wyller (Dia de Bola), Glauco (SESI Campestre) e Andrea (Estação Meteorológica UFJF), que gentilmente autorizaram as atividades de campo nos locais que administram. Ainda, agradeço à toda equipe de segurança da UFJF, que gentilmente possibilitou a condução deste trabalho em total segurança. Que os leitores deste trabalho saibam que este estudo foi parcialmente financiado pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES – Bolsa de Mestrado) e pelos financiamentos que conquistei junto à *Association of Field Ornithologists* via *E. Alexander Bergstrom Memorial Research Award* e à *Animal Behavior Society* via *ABS Student Research Grants*.

Run, rabbit run
Dig that hole, forget the sun
And when at last the work is done
Don't sit down it's time to dig another one [...]
Pink Floyd – Breathe

Lista de ilustrações

- Figura 1 – Polígono em vermelho da área de estudo em Juiz de Fora – Minas Gerais, Brasil, destacando o campus da Universidade Federal de Juiz de Fora e seus arredores (marcador A), campo de futebol Dia de Bola (marcador B) e o clube campestre SESI Nansen Araujo (marcador C).26
- Figura 1.1 - Espectrogramas do dueto de um casal vizinho e estranho de João-de-barro (*Furnariidae: Furnarius rufus*) e da vocalização da espécie utilizada como controle neste estudo, Bem-te-vi (*Tyrannidae: Pitangus sulphuratus*). As barras delimitam o início e fim do canto da fêmea (laranja) e macho (cinza) de João-de-barro.45
- Figura 1.1 – Boxplots das respostas previstas pelos modelos para a probabilidade de vigilância imediata (A), da probabilidade de voo imediato (B), do log da latência em segundos até o primeiro dueto (C) e do log da duração em segundos do dueto (D) exibidas às simulações de interações territoriais com vizinho ou estranho de João-de-barro (*Furnarius rufus*) ou controle (*Pitangus sulphuratus*) nas estações reprodutiva e não-reprodutiva. Letras diferentes sobre os boxplots indicam diferenças significativas nas comparações par-a-par *a posteriori* dentro de cada variável e estação ($p < 0,05$).51
- Figura 1.S1 - Respostas previstas da probabilidade de vigilância imediata (A), da probabilidade de voo imediato (B), Tempo de vigilância (C), log da latência até o primeiro voo (D), log da latência até o primeiro dueto (E), raiz quadrada da duração do dueto (F), número de vocalizações (G) e probabilidade de emissão do dueto (H) exibidas às simulações de interações territoriais com vizinho ou estranho de João-de-barro (*Furnarius rufus*) ou controle (*Pitangus sulphuratus*) nas estações reprodutiva e não-reprodutiva. Letras diferentes sobre os boxplots indicam diferenças significativas na comparação par-a-par *a posteriori* dentro de cada variável e estação ($p < 0,05$).69
- Figura 2.1 - *Home-range* e território (ha) dos casais de João-de-barro (*Furnarius rufus*) das populações dos sítios 1 (n=10), 2 (n=11) e 3 (n=18) medidos durante as estações reprodutiva e não-reprodutiva. *: áreas com diferenças significativas de tamanho entre estações ($p < 0,05$). ...81
- Figura 2.2 - Mapas de distribuição de *home-range* e território de casais de João-de-barro (*Furnarius rufus*) da população do sítio 1 (Juiz de Fora/MG) nas estações reprodutiva (Sítio 1A) e não-reprodutiva (Sítio 1-B) e territórios no sítio 2 (Brasília/DF) em ambas as estações. As setas indicam a movimentação dispersiva dos jovens (A, B e C) e macho adulto divorciado (D) dos sítios 1 e 2 a partir do centro dos seus territórios de origem na estação reprodutiva. Pontos vermelhos sinalizam territórios existentes, mas não amostrados.82
- Figura 3.1 – Esquema do protocolo de rede de neblina de elevação (*rise-up mist-netting* - RUM) mostrando a rede de neblina de 6 m de comprimento entre um alto-falante sem fio e o indivíduo alvo enquanto é operada por um pesquisador e um único assistente. A extremidade da rede mais próxima da ave deve ser rápida e simultaneamente levantada na posição vertical por ambos os operadores somente após a ave atingir o ponto-sem-retorno (i.e., a distância em que a ave é incapaz de evitar a colisão com a armadilha), que foi estimado por tentativa e erro em ~3 m para o João-de-barro (*Furnarius rufus*).103

Lista de Tabelas

- Tabela 1.1 - Variáveis respostas do João-de-barro (*Furnarius rufus*) registradas após a reprodução de duetos de coespecíficos (vizinho e estranho) e controle (solo de Bem-te-vi: *Pitangus sulphuratus*). *: variável resposta medida em função de ambos os membros do casal.48
- Tabela 1.S1 - Resultado dos modelos lineares mistos e generalizados ajustados para cada uma das oito variáveis respostas medidas em João-de-barro (*Furnarius rufus*), com o número de réplicas analisadas (n). Estão indicadas as transformações realizadas nas variáveis preditoras para aprimorar o ajuste dos modelos (log: log da base natural; raiz: raiz quadrada).....64
- Tabela 2.1 - Total de coordenadas registradas para delimitar home-range e território de casais de João-de-barro (*Furnarius rufus*) em três localidades no Brasil (Sítio 1: Juiz de Fora/MG; Sítio 2: Brasília/DF; Sítio 3: Pantanal/MT) nas estações reprodutiva e não-reprodutiva. As porcentagens indicam a proporção de registros associados a comportamento de demarcação territorial (e.g., brigas, canto solo e em dueto) que foram obtidas apenas nos sítios 1 e 2.....80
- Tabela 2.2 - Tamanho médio \pm DP (ha) de home-range e território de casais de João-de-barro (*Furnarius rufus*) estimados nas estações reprodutiva e não-reprodutiva das populações estudadas de Juiz de Fora (Sítio 1), Brasília (Sítio 2) e Pantanal (Sítio 3). n = número de casais monitorados.80

Sumário

Resumo	12
Introdução geral	16
Uso do habitat e dispersão.....	17
Comunicação e territorialidade	18
Reconhecimento social.....	20
Espécie de estudo	23
Estrutura da dissertação.....	24
Área de estudo.....	25
Capítulo 1: Fora de vista, longe da mente: querido inimigo em João-de-barro	36
Resumo	37
Introdução	38
Métodos.....	43
Resultados	49
Discussão	51
Agradecimentos.....	56
Referências.....	57
Material suplementar.....	64
Capítulo 2: Área de vida, território, dispersão tardia e divórcio em <i>Furnarius rufus</i>	70
Resumo	71
Introdução	72
Métodos.....	76
Resultados	79
Discussão	84
Agradecimentos.....	89
Referências.....	89
Material suplementar.....	96
Capítulo 3: <i>Rise-up mist-netting</i>: um protocolo para capturar aves territoriais ariscas	98
Resumo	99
Introdução	100
Métodos.....	102
Resultados	104
Discussão	106
Agradecimentos.....	109
Referências.....	110
Conclusão	114

Resumo

Os efeitos do querido inimigo e do vizinho desagradável são antagônicos e subjacentes à discriminação vizinho-estranho, sendo responsáveis pela redução de custos territoriais e pouco investigados em espécies de canto inato, como Suboscines. Enquanto o território contém recursos monopolizados, a área de vida retém recursos compartilhados. Além de variarem temporalmente em tamanho em função de fatores abióticos e bióticos, o uso destas regiões afeta os padrões de dispersão dos indivíduos. Por dispersão, entende-se a movimentação entre paisagens que é conduzida por jovens com a chegada da maturidade sexual ou de adultos com a chegada da estação reprodutiva. Neste estudo, desenvolvemos um protocolo de captura de aves territoriais de vida urbana usando rede-de-neblina e emissão de *playbacks* e que nos permitiu investigar experimentalmente a capacidade de discriminação vizinho-estranho no João-de-barro (Furnariidae: *Furnarius rufus*), espécie Suboscine com alta fidelidade de território e que ambos os sexos cooperam à defesa do território contra competidores vizinhos e estranhos. Em adição, estimamos a área de vida e o território de casais da espécie em áreas urbanas e rural ao longo das estações reprodutiva e não-reprodutiva, descrevendo a duração das alianças, a dispersão tardia de jovens e de divórcio entre adultos. Nossos resultados mostraram que os casais de João-de-barro foram mais tolerantes a interações territoriais simuladas com dueto de vizinhos, não havendo diferença entre os sexos na resposta agressiva. Além disso, a agressividade dos proprietários contra vizinhos em relação a estranhos independeu da fenologia reprodutiva, ainda que tenha sido mais intensa para ambos os competidores no período reprodutivo e contra invasões simuladas do território. A densidade de vizinhos pouco influenciou na agressão dos proprietários, porém observamos que a agressividade aumentou quando a simulação ocorreu próximo ao indivíduo e em territórios cujos

limites territoriais vizinhos eram mais distantes. Observamos, ainda, que uma população urbana e uma rural da espécie apresentaram áreas de vida maiores no período reprodutivo, especialmente em ambiente urbano. Os territórios monitorados permaneceram estáveis ao longo do ano em uma das populações urbanas e foram maiores no período não-reprodutivo em outra população urbana, sendo o seu tamanho variável entre essas populações urbanas ao longo da fenologia reprodutiva. Três eventos de dispersão tardia foram registrados no período reprodutivo e 26 divórcios ao longo das estações. As chances de divórcio foram semelhantes entre os sexos, mas fêmeas foram mais substituídas na estação reprodutiva e machos na não-reprodutiva. No geral, nossos resultados sugerem que o João-de-barro é capaz de discriminar duetos com base na familiaridade com os indivíduos que os produzem, sendo casais estranhos mais ameaçadores que vizinhos ao longo de todo o ano. Além disso, os resultados evidenciam que as populações rural e urbana utilizam o habitat de forma distinta, como uma possível consequência da oferta local de recursos. A dispersão natal foi menor na área urbana comparada aos valores conhecidos na literatura. Além disso, as diferenças nos comportamentos de divórcio observados para fêmeas e machos sugerem estratégias sexuais distintas. Ainda que limitados a poucas populações habitantes de áreas muito distintas, esta dissertação preenche lacunas importantes sobre a história natural de João-de-barro e fomenta questões distais possíveis de serem exploradas em estudos futuros.

Palavras-chave: Territorialidade, discriminação vizinho-estranho, dueto, dispersão natal, divórcio, Suboscines, protocolo de captura.

Abstract

The dear enemy and nasty neighbor are opposite effects and underlying to the neighbor-stranger discrimination, both being responsible for reducing the owners' territorial costs and thus far little investigated in species with innate song such as the Suboscines. While the territory includes the resources monopolized by the owners, the home-range often contains shared resources. Besides varying temporally in size due to abiotic and biotic factors, the way these areas are used may affect the individuals dispersal patterns. Such dispersal refers to the between-landscape movements made by young at the sexual maturity onset and by adults at the onset of the breeding season. In this study we developed a new protocol for trapping territorial birds in urban areas using mist net and playback which allowed us to experimentally investigate the neighbor-stranger discrimination ability in the Rufous hornero (Furnariidae: *Furnarius rufus*), a Suboscine species that have high site fidelity and in which both sexes cooperatively defend their territory against neighbors and strangers. In addition, we estimated the home-range and territory of couples in urban and rural areas during the breeding and non-breeding seasons, describing the lasting of mate bonds, the delayed dispersal events by juveniles and divorces in adults. Our results showed that Rufous hornero couples were more tolerant to simulated territorial interactions with neighbor duets, with no between-sexes difference on the aggressive response. Beyond that, the owners' aggressiveness against neighbors, and in contrast to strangers, was independent of the reproductive phenology, although it was more intense towards both competitors in the breeding season and against simulated territorial intrusions. The density of neighbors had little effect on the owners' aggressiveness, but we observed aggressiveness increase when we simulated the interaction closer to the owner and in scenarios with the larger distances to the neighboring territories. We also observed that an urban and a

rural population of specie showed the largest home-range during the breeding season, specially in the urban environment. The monitored territories remained stable throughout the year in one of the urban populations and were larger in the non-reproductive period in another urban population, with their size varying between urban populations throughout the reproductive phenology. Three delay dispersal events were observed during the breeding season and 26 divorces during the studied seasons. The odds for divorce were similar for both sexes, but females were more replaced during the breeding and males during the non-breeding season. Overall, our results suggest that the Rufous hornero is able to discriminate duets based on familiarity level with the emitters, being stranger more threatening than neighbor couples year-round. Moreover, the results evidence that a rural and an urban population of this species uses the habitat in different ways, a likely consequence of local variation in resources supply. The natal dispersal in urban areas was smaller than the values known in the literature. Furthermore, the observed differences in females and males divorces suggest distinct sexual strategies. Although limited to few populations living far apart, this dissertation fills important gaps about the natural history of Rufous hornero which open avenues for unfolding future studies.

Keywords: Territoriality, neighbor-stranger discrimination, duet, natal dispersion, divorce, Suboscines, trapping protocol.

Introdução geral

Uso do habitat e dispersão

Desde a proposição de Darwin (1861) de que os organismos restringem sua movimentação e que não vagam desnecessariamente no ambiente, pesquisadores tem direcionado esforços à compreensão do uso da paisagem pelos organismos (Wang & Grimm, 2007). Benefícios para este comportamento englobam a disponibilidade de recursos alimentares (Brown, 1964) e o ganho de informações sociais sobre a vizinhança (Eason & Hannon, 1994; Temeles, 1994). Podemos descrever o modo como os animais usam o hábitat em duas categorias, a área de vida - *home-range* - e o território. Por *home-range*, entende-se a área que é utilizada pelos indivíduos para obter recursos compartilháveis (i.e., alimento, abrigo) e por território, a porção do *home-range* que contém recursos (i.e., alimento, ninho, parceiro sexual) de uso exclusivo e que são defendidos pelos proprietários com uso de exibições conspícuas ou agressões físicas (Burt, 1943; Brown & Orians, 1970).

Embora distintas, tanto o tamanho do *home-range* como do território estão sujeitos à variação temporal pelo efeito de fatores abióticos e bióticos. No primeiro caso, por exemplo, o clima pode indiretamente afetar o tamanho do *home-range* dos indivíduos ao melhorar o crescimento da vegetação, dificultando assim a movimentação dos organismos (Wells et al., 2008; Rivrud et al., 2010) ou maximizando a produtividade e disponibilidade local de recursos (Anderson et al., 2005; Juárez et al., 2020), a qual reduzirá a necessidade dos organismos de explorar novas regiões. Por outro lado, fatores bióticos como a competição intraespecífica (Morse, 1976), o risco de predação pelo uso de áreas mais amplas (Tufto et al., 1996) e o período da fenologia reprodutiva (Anich et al., 2010; van Beest et al., 2011) são as principais variáveis de efeitos conhecidos nos variados grupos taxonômicos. Embora essas questões estejam bem endereçadas para aves da zona temperada, apenas ~6% das espécies de aves

viventes na América do Sul (3.625 espécies descritas) detém informações sobre seus padrões de uso de área documentados (Moreira & Tubelis, 2010).

Sendo o *home-range* e território regiões detentoras de recursos limitados à sobrevivência dos indivíduos, é compreensível que influenciem o comportamento de dispersão dos organismos (Brown & Orians, 1970). Por conceituação, entende-se por dispersão a movimentação entre paisagens em busca de recursos (i.e., alimento, abrigo, local de nidificação, parceiro sexual) que é realizada por jovens com a chegada da maturidade sexual e de adultos com a chegada da estação reprodutiva, como comumente observado em espécies poligâmicas (Greenwood & Harvey, 1982; Ronce, 2007) e nos comportamentos de divórcio, frequentemente exibidos por espécies monogâmicas (Choudhury, 1995). Ainda que padrões de movimentação dispersiva estejam bem documentados entre aves na região temperada, há lacunas de detalhes sobre o tema para muitas aves neotropicais.

Comunicação e territorialidade

A comunicação é um dos traços mais marcantes da história de vida dos seres vivos, ocorrendo desde entre organismos unicelulares como bactérias (Losick & Kaiser, 1997) até pluricelulares como vertebrados (Rogers & Kaplan, 2000). Este traço, caracterizado pela capacidade de um emissor em codificar uma informação e emití-la para um receptor alvo (Shannon, 1948), pode ter evoluído para permitir aos indivíduos uma chance de modular o comportamento de terceiros em benefício próprio sem usar força física (Dawkins & Krebs, 1978; Rogers & Kaplan, 2000). Os organismos podem modular o comportamento de coespecíficos utilizando diferentes modalidades sensoriais, incluindo moléculas químicas, como observado em formigas (Regnier & Wilson, 1971), exibições visuais, como observado em répteis (Baird et al., 2004), sinais

acústicos não-vocais, como observado em mamíferos (Randall et al., 2000) e sinais vocais, como observado em anfíbios (Wells & Schwartz, 1984). Embora todas estas modalidades estejam presentes em aves, a sinalização acústica vocal destaca-se por sua diversidade e complexidade (Hagelin & Jones, 2007; Ruiz-Rodríguez et al., 2017; Amorim & Dias, 2019; Randler & Kalb, 2020; Gómez-Bahamón et al., 2020).

Tamanha é a peculiaridade da produção dos estímulos vocais em aves que diferenças na musculatura do órgão produtor dos estímulos, a siringe, é utilizada para dividir as espécies da ordem Passeriformes nas subordens Suboscines (Tyranni) e Oscines (Passeri) (Sibley & Ahlquist, 1990). A ancestralidade destas subordens foi alvo de bastante debate no passado, mas investigações genéticas nas últimas décadas revelaram que Suboscines (Feduccia, 1999), grupo com ampla distribuição neotropical e que é assombrado por um paradigma histórico sobre sua incapacidade de aprendizado vocal, representa um grupo basal na evolução dos Passeriformes (Kroodsma, 1984; Kroodsma & Konishi, 1991). Embora haja uma clara distinção entre as duas subordens quanto à importância do aprendizado na produção de estímulos vocais – i.e., os Suboscines são aves com canto inato e baixa capacidade de modulação vocal, enquanto os Oscines são aves com ampla capacidade de aprendizado e modulação vocal (Chatterjee, 1997) – investigações bioacústicas têm apresentado evidências que colocam em cheque este paradigma que paira sobre os Suboscines (Saranathan et al., 2007; Kroodsma et al., 2013; Moseley & Wiley, 2013).

Sabe-se para inúmeros grupos taxonômicos que os estímulos sensoriais foram evolutivamente selecionados para diferentes funções, incluindo comunicar coespecíficos sobre um potencial risco de predação (Amorim & Dias, 2019), reconhecer parceiros sexuais (Bonadonna & Nevitt, 2004) e avaliar a ameaça oferecida por um rival (Peake et al., 2002). Nos sistemas territoriais nos quais os proprietários direcionam esforços

contínuos ao longo do ano (*year-round*) ou temporários para assegurar a posse dos recursos, estímulos sensoriais poderão ser emitidos pelos proprietários para sinalizar a posse de recursos aos seus competidores, evitando que lhe subtraíam recursos úteis à sua sobrevivência e reprodução e minimizando o uso da sua força física (Brown, 1964). Entre os Suboscines neotropicais existe uma aparente tendência de as espécies apresentarem comportamentos territoriais *year-round* (Greenberg & Gradwohl, 1986). Conseqüentemente, é razoável supor que indivíduos destas espécies enfrentarão interações territoriais frequentes com coespecíficos desprovidos de recursos próprios (i.e., flutuantes) e/ou vizinhos, elevando assim o gasto energético, o risco de lesões (Jaeger, 1981; Hack, 1997) e as chances de perda de território (Arcese, 1989).

Reconhecimento social

Contrabalanceando o custo do territorialismo, táticas variadas foram selecionadas, o que inclui, por exemplo, a defesa do território por ambos os sexos (Fedy & Stutchbury, 2005) e a estruturação de sinais de territorialidade mais eficientes, como duetos (i.e., que pode ser mais agressivo do que um canto solo; Hall & Magrath, 2007) e a capacidade dos indivíduos avaliarem o nível de ameaça que cada competidor oferece à segurança dos seus recursos (Olendorf et al., 2004). A exemplo desta última tática, pesquisadores têm reportado entre artrópodes (Langen, et al., 2000), anfíbios (Dalton & Dalton, 2020), peixes (Saeki et al., 2018), répteis (Whiting, 1999), mamíferos (Benten et al., 2020) e aves (Temeles, 1994) a capacidade dos indivíduos responderem diferencialmente à exibição de competidores coespecíficos, fenômeno que reduz custos do territorialismo e que ficou conhecido como discriminação vizinho-estranho (*neighbor-stranger discrimination* - NSD; Temeles, 1994). Especificamente, a NSD pode ser entendida como a capacidade dos organismos de usarem pistas (e.g.,

assinaturas vocais) para discriminar entre coespecíficos competidores familiares, como um vizinho, e não-familiares, como um flutuante (Temeles, 1994). Como consequência, a NSD prevê que os indivíduos territoriais podem responder menos agressivamente às pistas de estranhos comparado com conhecidos (efeito do querido inimigo ou *dear enemy effect* – DEE; Fisher, 1954) ou mais agressivamente às pistas conhecidas em comparação às emitidas por estranhos (vizinho desagradável ou *nasty neighbor* – NN; Müller & Manser, 2007).

Embora o DEE e a NN sejam efeitos antagônicos, o registro de cada uma delas pode ocorrer simultaneamente em uma espécie, alternar ao longo do tempo (Olendorf et al., 2004) e até mesmo variar entre populações (Yoon et al., 2012). Por serem efeitos com certa plasticidade, pesquisadores propuseram algumas hipóteses não-excludentes para explicar sua ocorrência e valor adaptativo. A primeira delas está associada com o nível de ameaça relativa que vizinhos e estranhos oferecem e sugere que, uma vez estabelecido os limites territoriais, indivíduos com territórios vizinhos deixam de oferecer riscos à segurança das propriedades adjacentes, ou o oferecem em uma escala menor quando comparados com indivíduos flutuantes (Getty, 1987; Eason & Hannon, 1994). A segunda hipótese prevê que a redução da agressividade direcionada aos vizinhos, em comparação com estranhos, será determinada pelo nível de familiaridade entre os indivíduos, a qual é obtida pela oportunidade de interações sociais (Ydenberg et al., 1988).

Independentemente dos mecanismos que regulam o DEE e NN, é fácil imaginar que, ao fazer uso do reconhecimento social, os animais podem avaliar a ameaça associada à presença de cada indivíduo e estimar custos, economizando tempo e energia que podem ser direcionados para outras atividades (Jaeger, 1981), como assegurar a posse de recursos raros (Temeles, 1994), manter a segurança da moradia (Bos &

D’Ettorre, 2012), atrair parceiros sexuais (Lovell & Lein, 2004), evitar a cópula extra-par de parceiros sexuais (Schradin et al., 2010), aumentar o sucesso reprodutivo (Jin et al., 2020; Siracusa et al., 2021) e, a depender da ameaça em questão, formar coalisões cooperativas e repressivas com vizinhos (Getty, 1987). Ainda que o DEE e a NN promovam benefícios em aptidão, eles aparentemente não ocorrem em todas as espécies, uma vez que se baseiam em variações individuais nos estímulos de comunicação, traço ausente em algumas espécies de comunicação acústica (e.g., Falls, 1982).

Ainda que a maioria dos estudos sobre NSD em aves tenha sido conduzida com espécies com aprendizado vocal (revisão em Temeles, 1994; Stoddard, 1996), investigações com não-Passeriformes e Suboscines sugerem que a NSD é um fenômeno possível mesmo em espécies com baixa consistência vocal (Hall, 2000; Lov & Lein, 2004; Wiley, 2005; Fitzsimmons et al., 2008). Atualmente, esforços contínuos têm sido direcionados para aumentar nosso entendimento sobre a distribuição filogenética da NSD entre os Passeriformes e não-Passeriformes, tendo sido até o momento demonstrado NSD em dois Suboscines – Tyrannidae: *Empidonax alnorum* (Lovell & Lein, 2004) e *Mionectes oleaginous* (Westcott, 1997) –, mas ausente em outras duas espécies – Thamnophilidae: *Hylophylax naevioides* (Bard et al., 2002) e Tyrannidae: *Empidonax virescens* (Wiley, 2005).

Um ponto importante a ser considerado nos próximos estudos, e que pode ser a chave para explicar por que alguns estudos falharam ao reportar NSD entre aves supostamente sem aprendizado vocal (i.e., Suboscines), é a limitação contextual do delineamento experimental destes estudos (e.g., Bard et al., 2002; Odom & Mennill, 2010). Sendo as respostas de DEE e NN afetadas, por exemplo, pela mudança no nível de ameaça oferecido por vizinhos e estranhos com a chegada do período reprodutivo

(Moser-Purdy et al., 2017; Jin et al., 2020), estação do ano (e.g. primavera vs. outono, Hyman, 2005), do local de experimentação (i.e., centro e periferia do território, Falls & Brooks, 1975; Giraldeau & Ydenberg, 1987), proximidade entre territórios vizinhos (Eason & Switzer, 2004, Pratt & McLain, 2006) e densidade populacional (Yoon et al., 2002), é importante que trabalhos sobre o tema avaliem simultaneamente a importância da pressão ecológica e biológica exercida por cada um destes preditores no sistema investigado.

Espécie de estudo

A família Furnariidae, subordem Suboscines, engloba aves viventes no neotrópico e é representada por 304 espécies distribuídas em 69 gêneros (Winkler et al., 2020). Neste grupo encontra-se o João-de-barro (*Furnarius rufus*), ave de canto em dueto e popularmente conhecida por construir elaborados ninhos de barro em formato de forno (Fraga, 1980; Marreis & Sander, 2006) sobre estruturas naturais e antrópicas quando em áreas urbanas (Efe & Filippini, 2006; Marreis & Sander, 2006). Embora existam estudos aprofundados sobre a morfologia da espécie (Diniz et al., 2016), sua vocalização (Laje & Mindlin, 2003; Roper, 2005; Amador et al., 2005; Diniz et al., 2018), defesa territorial (Adreani et al., 2018; Diniz et al., 2020), reprodução (Mason & Rothstein, 1986; Efe & Filippini, 2006; Marreis & Sander, 2006; Souza & Santos, 2007; Rodriguez & Roper, 2011; Massoni et al., 2012; Shibuya et al., 2015; Schaaf et al., 2018; Diniz et al., 2019; Tosi-Germán et al., 2020) e comportamento de forrageio (Ragusa-Netto, 1997; Miyasaki et al., 2017), nada compreendemos sobre sua potencial capacidade de reconhecimento social.

Por emitir uma série de sinais em dueto ao longo do dia e laços monogâmicos duradouros (Capítulo 2, Amorim et al., *in prep*) e alta fidelidade de sítio de moradia

(Fraga, 1980), o João-de-barro configura-se como uma excelente espécie-modelo de canto em dueto para testar a NSD, uma vez que detém um sinal em dueto com assinatura vocal (Diniz et al., *in prep*) e reconhecidamente apresenta comportamento agressivo contra invasores territoriais estranhos (Fraga, 1980; Diniz et al., 2018) e vizinhos (Fraga, 1980). Baseado nas considerações teóricas de que vizinhos e estranhos oferecem riscos distintos à segurança de recursos após a estabilização das fronteiras territoriais (Fisher, 1954), buscamos neste trabalho testar experimentalmente se o João-de-barro responde diferencialmente à emissão de sinais em dueto de vizinhos e estranhos, como esperado pelo *dear enemy effect* (Fisher 1954) e/ou *nasty neighbor* (Müller & Manser, 2007). Em adição, avaliamos se existe sazonalidade nos efeitos subjacentes à NSD na espécie, bem como se a agressividade dos ouvintes varia em função de parâmetros como: sexo dos indivíduos, local de experimentação (i.e., centro vs. periferia), distância do indivíduo até um invasor simulado, proximidade entre os territórios vizinhos e número de vizinhos (i.e., densidade local de competidores).

Estrutura da dissertação

O primeiro capítulo é o cerne desta dissertação, nele avaliamos a territorialidade do João-de-barro com ênfase na função do dueto para a *neighbor-stranger discrimination*. Mais especificamente, testamos se a resposta de agressividade dos indivíduos segue o esperado pelo *dear enemy effect* e/ou *nasty neighbor* e como essa agressividade varia entre os sexos, em função da fenologia reprodutiva (i.e., estação reprodutiva vs. não-reprodutiva), do local de experimentação (i.e., centro vs. periferia), da distância inicial dos indivíduos até um intruso simulado, da proximidade entre limites territoriais vizinhos e do número de vizinhos (i.e., densidade local de competidores). No segundo capítulo, aproveitamos o esforço de campo para publicar

informações até então escassas sobre a biologia reprodutiva (i.e., dispersão natal e comportamentos de divórcio) e uso do habitat (i.e., *home-range* e território) do João-de-barro em ambientes urbanos e rural ao longo da estação reprodutiva e não-reprodutiva.

Para desenvolver este estudo, um dos grandes desafios que encontramos foi a captura e marcação dos indivíduos de João-de-barro utilizando os métodos convencionais de captura de aves. Como consequência, desenvolvemos um novo protocolo de captura para viabilizar o presente estudo. Denominada rede de neblina de elevação, ou *Rise-up mist-netting* (RUM), o protocolo usa uma única rede de neblina em associação com *playbacks* e se mostrou eficiente para a captura e marcação de João-de-barro, com potencial promissor para a captura de aves forrageiras de solo e de comportamento territorial em ambientes urbanos. Os detalhes sobre este novo protocolo são apresentados como o último capítulo dessa dissertação, o qual encontra-se no prelo na revista “Papéis Avulsos em Zoologia”.

Área de estudo

Os trabalhos de campo foram conduzidos no campus da Universidade Federal de Juiz de Fora e redondezas (21°46'36.0"S, 43°22'08.7"W), campo de futebol Dia de Bola (21°47'05.7"S 43°22'12.3"W) e Clube Campestre SESI Nansen Araujo (21°47'11.8"S 43°22'21.1"W), em Juiz de Fora, sudeste do estado de Minas Gerais, Brasil (Fig. 1). A área de estudo é composta por fragmentos remanescentes da Floresta Atlântica (IBGE, 2012) e áreas abertas com pastos e edificações, sendo o clima da região caracterizado por período chuvosos entre outubro e março e de seca entre abril e setembro (Ferreira, 2012). Dados adicionais foram coletados no Campus da Universidade de Brasília, na região central do Brasil (15°45'46.9 "S, 47°52'12.0"W). Também utilizamos dados

públicos da literatura cinza (Sabino, 2015) coletados em áreas rurais no Pantanal de Mato Grosso ($16^{\circ}16'03.8''\text{S } 56^{\circ}37'36.6''\text{W}$).



Figura 1 – Polígono em vermelho da área de estudo em Juiz de Fora – Minas Gerais, Brasil, destacando o campus da Universidade Federal de Juiz de Fora e seus arredores (marcador A), campo de futebol Dia de Bola (marcador B) e o clube campestre SESI Nansen Araujo (marcador C).

Referências

- Arcese, P. 1989. Territory acquisition and loss in male song sparrows. *Animal Behaviour* 37, 45–55. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(89\)90005-5](https://doi.org/10.1016/0003-3472(89)90005-5)
- Amador, A., Trevisan, M. A., & Mindlin, G. B. 2005. Simple neural substrate predicts complex rhythmic structure in duetting birds. *Physical Review E* 72, 031905. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.72.031905>
- Anderson, D. P., Forester, J. D., Turner, M. G., Frair, J. L., Merrill, H., Fortin, D., Mao, J. S., & Boyce, M. S. 2005. Factors influencing female home range sizes in elk (*Cervus elaphus*) in North American landscapes. *Landscape Ecology* 20, 257–271. <https://doi.org/10.1007/s10980-005-0062-8>

- Anich, N. M., Benson, T. J., & Bednarz, J. C. 2010. Factors influencing home-range size of Swainson's Warblers in Eastern Arkansas. *The Condor* 112, 149–158. <https://doi.org/10.1525/cond.2010.080103>
- Adreani, N. M., Goymann, W., & Montesana, L. 2018. Not one hormone or another: aggression differentially affects progesterone and testosterone in a South American ovenbird. *Hormones and Behavior* 105, 104–109. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2018.08.003>
- Amorim, P. S., & Dias, R. I. 2019. Non-vocal communication as an anti-predator strategy in scaled doves (*Columbina squammata*). *Journal of Ethology* 37, 157–165. <https://doi.org/10.1007/s10164-018-0583-7>
- Burt, W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* 24, 346–352. <https://doi.org/10.2307/1374834>
- Brown, J. L. 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bulletin* 76, 160–169.
- Brown, J. L., & Orians, G. H. 1970. Spacing patterns in mobile animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1, 239–262. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.01.110170.001323>
- Bard, S. C., Hau, M., Wikelski, M., & Wingfield, J. C. 2002. Vocal distinctiveness and response to conspecific playback in the Spotted Antbird, a Neotropical suboscine. *Condor* 104, 387–394. [https://doi.org/10.1650/0010-5422\(2002\)104\[0387:VDARTC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1650/0010-5422(2002)104[0387:VDARTC]2.0.CO;2)
- Baird, T., Cooper, W., Caldwell, J., Pérez-Mellado, V., & Vitt, L. 2004. Pursuit deterrent signalling by the bonaire whiptail lizard *Cnemidophorus murinus*. *Behaviour* 141, 297–311. <https://doi.org/https://doi.org/10.1163/156853904322981860>
- Bonadonna, F., & Nevitt, G. A. 2004. Partner-specific odor recognition in an antarctic seabird. *Science* 306, 835 LP – 835. <https://doi.org/10.1126/science.1103001>
- Bos, N., & D'Etorre, P. 2012. Recognition of social identity in ants. *Frontiers in Psychology* 3, 83. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpsyg.2012.00083>
- Benten, A., Cross, H. B., Tinnesand, H. V., Zedrosser, A., & Rosell, F. 2020. Distant neighbours: friends or foes? Eurasian beavers show context-dependent responses to simulated intruders. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 74, 17. <https://doi.org/10.1007/s00265-019-2792-7>

- Choudhury, S. 1995. Divorce in birds: a review of the hypotheses. *Animal Behaviour* 50, 413–429. <https://doi.org/10.1006/anbe.1995.0256>
- Chatterjee, S. 1997. *The rise of birds*. John Hopkins University Press, Baltimore.
- Darwin, C. 1861. *On the origin of species by means of natural selection*. London, U.K.: Murray.
- Dawkins, R., & Krebs, J. R. 1978. Animal signals: information or manipulation. In: Krebs J. R., Davies N. B. (eds). *Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach*. Blackwell Scientific, Oxford, pp. 282–309
- Diniz, P., Ribeiro, P. H. L., Rech, G. S., & Macedo, R. H. 2016. Monochromatism, cryptic sexual dimorphism and lack of assortative mating in the Rufous Hornero, *Furnarius rufus albogularis*. *Emu - Austral Ornithology* 116, 294–300. <https://doi.org/10.1071/MU15118>
- Diniz, P., da Silva, E. F., Webster, M. S., & Macedo, R. H. 2018. Duetting behavior in a Neotropical ovenbird: sexual and seasonal variation and adaptive signaling functions. *Journal of Avian Biology* 49, 1-12. <https://doi.org/10.1111/jav.01637>
- Diniz, P., Macedo, R. H., & Webster, M. S. 2019. Duetting correlates with territory quality and reproductive success in a suboscine bird with low extra-pair paternity. *Auk* 136(1), 1-13. <https://doi.org/10.1093/auk/uky004>
- Diniz, P., Rech, G. S., Ribeiro, P. H. L., Webster, M. S., & Macedo, R. H. 2020. Partners coordinate territorial defense against simulated intruders in a duetting ovenbird. *Ecology and Evolution* 10, 81–92. <https://doi.org/10.1002/ece3.5821>
- Dalton, B., & Dalton, B. 2020. When neighbors cheat: a test of the dear enemy phenomenon in southern red-backed salamanders. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 74, 56. <https://doi.org/10.1007/s00265-020-02838-9>
- Eason, P. K., & Switzer, P. V. 2004. The costs of neighbors for a territorial Dragonfly, *Perithemis tenera*. *Ethology*, 47, 37–47. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2003.00942.x>
- Efe, M. A., & Filippini, A. 2006. Nidificação do João-de-Barro, *Furnarius rufus* (Passeriformes, Furnariidae) em estruturas de distribuição de energia elétrica em Santa Catarina. *Ornithologia* 1, 121–124.
- Fisher, R. A. 1954. Evolution and bird sociality. In: Huxley J., Hardy A. C., Ford E. B. (eds). *Evolution as a process*. Allen & Unwin, London, 71–83

- Falls, J. B., & Brooks, R. J. 1975. Individual recognition by song in white-throated sparrows. II. Effects of location. *Canadian Journal of Zoology* 50(10), 1412–1420. <https://doi.org/10.1139/z75-170>
- Fraga, R. M. 1980. The breeding of Rufous Horneros (*Furnarius rufus*). *The Condor* 82, 58–68. <https://doi.org/10.2307/1366785>
- Falls, J. B. 1982. Individual recognition by sounds in birds. In: Kroodsma D. E. & Miller E. H. (eds). *Acoustic communication in birds*, v. 2. Academic Press, New York, pp. 237-278
- Feduccia A. 1996. *The origin and evolution of birds*. New Haven, CT: Yale University Press
- Fedy, B. C., & Stutchbury, B. J. M. 2005. Territory defence in tropical birds: are females as aggressive as males? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58, 414–422. <https://doi.org/10.1007/s00265-005-0928-4>
- Fitzsimmons, L. P., Barker, N. B., & Mennill, D. J. 2008. Individual variation and lek-based vocal distinctiveness in songs of the Screaming piha (*Lipaugus vociferans*), a suboscine songbird. *Auk* 125, 908–914. <https://doi.org/10.1525/auk.2008.07128>
- Ferreira, C. C. M. 2012. Estudo do comportamento do período chuvoso em Juiz de Fora-MG. *Revista Geonorte* 1(5), 953-963.
- Greenwood, P. J., & Harvey, P. H. 1982. The Natal and Breeding Dispersal of Birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13, 1–21. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.000245>
- Greenberg, R., & Gradwohl, J. 1986. Constant density and stable territoriality in some tropical insectivorous birds. *Oecologia* 69, 618–625. <https://doi.org/10.1007/BF00410372>
- Getty, T. 1987. Dear enemies and the prisoner's dilemma: why should territorial neighbors form defensive coalitions? *American Zoologist* 27, 327–336. <https://doi.org/10.1093/icb/27.2.327>
- Giraldeau, L.-A., & Ydenberg, R. 1987. The center-edge effect: the result of a war of attrition between territorial contestants? *Auk* 104, 535–538. <https://doi.org/10.2307/4087559>
- Gómez-Bahamón, V., Tuero, D. T., Castaño, M. I., Jahn, A. E., Bates, J. M., & Clark, C. J. 2020. Sonations in migratory and non-migratory Fork-tailed Flycatchers (*Tyrannus savana*). *Integrative and comparative biology* 60(5), 1147-1159. <https://doi.org/10.1093/icb/icaa115>

- Hack, M. A. 1997. The energetic costs of fighting in the house cricket, *Acheta domesticus* L. Behavioral Ecology 8, 28–36. <https://doi.org/10.1093/beheco/8.1.28>
- Eason, P., & Hannon, S. J. 1994. New birds on the block: new neighbors increase defensive costs for territorial male willow ptarmigan. Behavioral Ecology and Sociobiology 34(6), 419–426. <https://doi.org/10.1007/BF00167333>
- Hall, M. L. 2000. The function of duetting in magpie-larks: conflict, cooperation, or commitment? Animal Behaviour 60, 667–677. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1517>
- Hyman, J. 2005. Seasonal variation in response to neighbors and strangers by a territorial Songbird. Ethology 111, 951–961. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2005.01104.x>
- Hall, M. L., & Magrath, R. D. 2007. Temporal coordination signals coalition quality. Current Biology 17, R406–R407. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.04.022>
- Hagelin, J. C., & Jones, I. L. 2007. Bird odors and other chemical substances: a defense mechanism or overlooked mode of intraspecific communication? Auk 124, 741–761. <https://doi.org/10.1093/auk/124.3.741>
- IBGE. Manual técnico da vegetação brasileira. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 2012.
- Jaeger, R. G. 1981. Dear enemy recognition and the costs of aggression between salamanders. The American Naturalist 117, 962–974. <https://www.jstor.org/stable/2460574>
- Juárez, R., Chacón-Madrigal, E., & Sandoval, L. 2020. Urbanization has opposite effects on the territory size of two passerine birds. Avian Research 11, 1–9. <https://doi.org/10.1186/s40657-020-00198-6>
- Jin, L., Liang, J., Fan, Q., Yu, J., Sun, K., & Wang, H. 2020. Male Great Tits (*Parus major*) adjust dear enemy effect expression in different breeding stages. Journal of Ornithology. <https://doi.org/10.1007/s10336-020-01815-3>
- Kroodsma, D. E. 1984. Songs of the Alder Flycatcher (*Empidonax alnorum*) and Willow Flycatcher (*Empidonax traillii*) are Innate. Auk 101, 13–24. <https://doi.org/10.1093/auk/101.1.13>
- Kroodsma, D. E., & Konishi, M. 1991. A Suboscine bird (Eastern phoebe, *Sayornis phoebe*) develops normal song without auditory feedback. Animal Behaviour 42, 477–487. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80047-8](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80047-8)

- Kroodsma, D., Hamilton, D., Sánchez, J. E., Byers, B. E., Fandiño-Mariño, H., Stemple, D. W., Trainer, J. M., & Powell, G. V. N. 2013. Behavioral evidence for song learning in the Suboscine Bellbirds (*Procnias* spp.; Cotingidae). *The Wilson Journal of Ornithology* 125, 1–14. <https://doi.org/10.1676/12-033.1>
- Losick, R., & Kaiser, D. 1997. Why and how bacteria communicate. *Scientific American* 276, 68–73. <https://doi.org/www.jstor.org/stable/24993610>
- Langen, T., Tripet, F. & Nonacs, P. 2000. The red and the black: habituation and the dear-enemy phenomenon in two desert *Pheidole* ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48, 285–292. <https://doi.org/10.1007/s002650000223>
- Laje, R., & Mindlin, G. B. 2003. Highly structured duets in the song of the south American Hornero. *Physical Review Letters* 91, 1–4. <https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.91.258104>
- Lovell, S. F., & Lein, M. R. 2004. Neighbor-stranger discrimination by song in a suboscine bird, the alder flycatcher, *Empidonax alnorum*. *Behavioral Ecology* 15, 799–804. <https://doi.org/10.1093/beheco/arh082>
- Morse, D. H. 1976. Variables affecting the density and territory size of breeding spruce-woods warblers. *Ecology* 57, 290–301. <https://doi.org/10.2307/1934817>
- Mason, P., & Rothstein, S. I. 1986. Coevolution and avian brood parasitism: cowbird eggs show evolutionary response to host discrimination. *Evolution* 40, 1207. <https://doi.org/10.2307/2408948>
- Marreis, Í. T., & Sander, M. 2006. Preferência ocupacional de ninhos de joão-de-barro (*Furnarius rufus*, Gmelin) entre área urbanizada e natural. *Biodiversidade Pampeana* 4, 29–31.
- Müller, C. A., & Manser, M. B. 2007. ‘Nasty neighbours’ rather than ‘dear enemies’ in a social carnivore. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1612), 959–965. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0222>
- Moreira A. F., & D. Tubelis. 2010. How many bird species had their home ranges or territories studied in South America? In: 25th International Ornithological Congress, Campos do Jordão, pp. 511.
- Massoni, V., Reboreda, J. C., López, G. C., & Aldatz, M. F. 2012. High coordination and equitable parental effort in the Rufous hornero. *The Condor* 114, 564–570. <https://doi.org/10.1525/cond.2012.110135>
- Moseley, D. L., & Wiley, R. H. 2013. Individual differences in the vocalizations of the buff-throated woodcreeper (*Xiphorhynchus guttatus*), a suboscine bird of

- neotropical forests. *Behaviour* 150, 1107–1128. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003079>
- Miyasaki, D. M., Carrano, E., & Fischer, M. L. 2017. Utilização de alimento industrializado por duas espécies de Passeriformes (*Furnarius rufus* e *Turdus rufiventris*) em ambiente urbano. *Scientia Plena* 13(8), 1-11. <https://doi.org/10.14808/sci.plena.2017.088002>
- Moser-Purdy, C., MacDougall-Shackleton, E. A., & Mennill, D. J. 2017. Enemies are not always dear: male song sparrows adjust dear enemy effect expression in response to female fertility. *Animal Behaviour* 126, 17–22. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.01.009>
- Olendorf, R., Getty, T., Scribner, K., & Robinson, S. K. 2004. Male red-winged blackbirds distrust unreliable and sexually attractive neighbours. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 271, 1033–1038. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2687>
- Odom, K. J., & Mennill, D. J. 2010. Vocal duets in a Nonpasserine: an examination of territory defence and neighbour–stranger discrimination in a neighbourhood of Barred owls. *Behaviour* 147, 619–639. <http://www.jstor.org/stable/27822141>
- Peake, T. M., Terry, A. M. R., McGregor, P. K., & Dabelsteen, T. 2002. Do great tits assess rivals by combining direct experience with information gathered by eavesdropping? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 269, 1925–1929. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2112>
- Pratt, A. E., & McLain, D. K. 2006. How dear is my enemy: intruder-resident and resident-resident encounters in male Sand Fiddler Crabs (*Uca pugilator*). *Behaviour* 143(5), 597–617. <http://www.jstor.org/stable/4536364>
- Regnier, F. E., & Wilson, E. O. 1971. Chemical communication and ‘propaganda’ in slave-maker ants. *Science* 172, 267–269. <https://doi.org/10.1126/science.172.3980.267>
- Ragusa-Netto, J. 1997. Evidence for the advantage of heterospecific social foraging in *Furnarius rufus* (Passeriformes: Furnariidae). *Ararajuba* 5, 233–235.
- Randall, J. A., Rogovin, K. A., & Shier, D. M. 2000. Antipredator behavior of a social desert rodent: footdrumming and alarm calling in the great gerbil, *Rhombomys opimus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48, 110–118. <https://doi.org/10.1007/s002650000199>

- Rogers, L. J. & Kaplan, G. 2000. Songs, roars, and rituals: communication in birds, mammals, and other animals. Harvard University Press.
- Roper, J. J. 2005. Sexually distinct songs in the duet of the sexually monomorphic Rufous Hornero. *Journal of Field Ornithology* 76, 234–236. <https://doi.org/10.1648/0273-8570-76.3.234>
- Ronce, O. 2007. How does it feel to be like a rolling stone? ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38, 231–253. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095611>
- Rivrud, I. M., Loe, L. E., & Mysterud, A. 2010. How does local weather predict red deer home range size at different temporal scales? *Journal of Animal Ecology* 79, 1280–1295 <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01731.x>
- Rodríguez, M. N., & Roper, J. J. 2011. An experimental test of the benefits of hatching asynchrony in the Rufous Hornero (*Furnarius rufus*). *Revista Brasileira de Ornitologia* 19, 17–21.
- Ruiz-Rodríguez, M., Martín-Vivaldi, M., & Avilés, J. M. 2017. Multi-functional crest display in hoopoes *Upupa epops*. *Journal of Avian Biology* 48, 1425–1431. <https://doi.org/10.1111/jav.01402>
- Randler, C., & Kalb, N. 2020. The functions of tail flicking in birds: a meta-analysis. *Avian Biology Research* 13, 70–77. <https://doi.org/10.1177/1758155920921085>
- Shannon, C. E. 1948. A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal* 27, 379–423. <https://doi.org/10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x>
- Sibley, C. G., & Ahlquist, J. E. 1990. Phylogeny and classification of the birds. Yale University Press.
- Stoddard P. K. 1996. Vocal recognition of neighbors by territorial Passerines. In: Kroodsma D. E., Miller, E. H. (eds). *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Cornell University Press, Ithaca, pp. 356–374.
- Saranathan, V., Hamilton, D., Powell, G. V. N., Kroodsma, D. E., & Prum, R. O. 2007. Genetic evidence supports song learning in the three-wattled bellbird *Procnias tricarunculata* (Cotingidae). *Molecular Ecology* 16, 3689–3702. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03415.x>
- Souza, F. L., & Santos, C. A. 2007. Climate and nest opening orientation in *Furnarius rufus* (Furnariidae). *Iheringia, Série Zoologia* 97, 293–295. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212007000300013>

- Schradin, C., Schneider, C., & Lindholm, A. K. 2010. The nasty neighbour in the striped mouse (*Rhabdomys pumilio*) steals paternity and elicits aggression. *Frontiers in Zoology* 7(1), 19. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-7-19>
- Shibuya, F. L. S., Braga, T. V., & Roper, J. J. 2015. The Rufous Hornero (*Furnarius rufus*) nest as an incubation chamber. *Journal of Thermal Biology* 47, 7–12. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2014.10.010>
- Saeki, T., Sogawa, S., Hotta, T., & Kohda, M. 2018. Territorial fish distinguish familiar neighbours individually. *Behaviour* 155, 279–293. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003489>
- Schaaf, A. A., García, C. G., Puechagut, P. B., Silvetti, L. E., Tallei, E., Ortis, F., & Quaglia, A. I. E. 2018. Effect of geographical latitude and sun exposure on Rufous Hornero (*Furnarius rufus*) nest orientation. *Journal of Ornithology* 159, 967–974. <https://doi.org/10.1007/s10336-018-1569-5>
- Siracusa, E. R., Boutin, S., Dantzer, B., Lane, J. E., Coltman, D. W., & Mcadam, A. G. 2021. Familiar neighbors, but not relatives, enhance fitness in a territorial mammal. *Current Biology*, 31, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.10.072>
- Temeles, E. J. 1994. The role of neighbours in territorial systems: when are they ‘dear enemies’? *Animal Behaviour* 47, 339–350. <https://doi.org/https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1047>
- Tosi-Germán, R. A., Tassino, B., & Reboreda, J. C. 2020. Female and male Rufous horneros eject shiny cowbird eggs using a mental template of the size of their own eggs. *Behavioural Processes* 178, 104152. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2020.104152>
- Van Beest, F. M., Rivrud, I. M., Loe, L. E., Milner, J. M., & Mysterud, A. 2011. What determines variation in home range size across spatiotemporal scales in a large browsing herbivore? *Journal of Animal Ecology* 80, 771–785. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01829.x>
- Wells, K. D., & Schwartz, J. J. 1984. Vocal communication in a neotropical Treefrog, *Hyla Ebraccata*: aggressive calls. *Behaviour* 91, 128–145. <https://doi.org/10.1163/156853984X00254>
- Westcott, D. A. 1997. Neighbours, strangers and male-male aggression as a determinant of lek size. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 40, 235–242. <https://doi.org/10.1007/s002650050338>

- Whiting, M. J. 1999. When to be neighbourly: differential agonistic responses in the lizard *Platysaurus broadleyi*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46, 210–214. <https://doi.org/10.1007/s002650050611>
- Wiley, R. H. 2005. Individuality in songs of Acadian flycatchers and recognition of neighbours. *Animal Behaviour* 70, 237–247. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.09.027>
- Wang, M., & Grimm, V. 2007. Home range dynamics and population regulation: An individual-based model of the common shrew *Sorex araneus*. *Ecological Modelling* 205, 397–409. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.03.003>
- Wells, K. M. S., Millspaugh, J. J., Ryan, M. R., & Hubbard, M. W. 2008. Factors affecting home range size and movements of post-fledging grassland birds. *The Wilson Journal of Ornithology* 120, 120–130. <https://doi.org/10.1676/06-117.1>
- Winkler, D. W., Billerman, S. M. & Lovette, I. J. 2020. Ovenbirds and Woodcreepers (Furnariidae), version 1.0. In Billerman, S. M., Keeney, B. K., Rodewald, P. G., Schulenberg, T. S. (eds). *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca. <https://doi.org/10.2173/bow.furnar2.01>.
- Ydenberg, R. C., Giraldeau, L. A., & Falls, J. B. 1988. Neighbours, strangers, and the asymmetric war of attrition. *Animal Behaviour* 36, 343–347. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(88\)80004-6](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(88)80004-6)
- Yoon, J., Sillett, T. S., Morrison, S. A., & Ghalambor, C. K. 2012. Breeding density, not life history, predicts interpopulation differences in territorial aggression in a passerine bird. *Animal Behaviour* 84, 515–521. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.05.024>

Capítulo 1: Fora de vista, longe da mente: querido inimigo em João-de-barro

Uma versão deste trabalho será submetida à revista *Animal Behaviour* como “Paulo S. Amorim, Pedro Diniz, Mariana F. Rossi & André C. Guaraldo. Out of sight, out of mind: dear enemy effect in the duetting Rufous Hornero (*Furnarius rufus*).

Fora de vista, longe da mente: querido inimigo em João-de-barro

Paulo S. Amorim¹, Pedro Diniz², Mariana Fonseca Rossi^{3,5} & André C. Guaraldo^{4,5}

1. Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia): Comportamento e Biologia Animal, Laboratório de Ecologia Comportamental e Ornitologia, Universidade Federal de Juiz de Fora, MG, Brasil. ORCID: <http://orcid.org/0000-0003-4979-8589>.
2. Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília, Brasil. ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3193-6376>.
3. Laboratório de Protozoologia, Departamento de Zoologia, Universidade Federal de Juiz de Fora, MG, Brasil. ORCID: <http://orcid.org/0000-0001-7573-5544>.
4. Laboratório de Ecologia Comportamental e Ornitologia, Departamento de Zoologia, Universidade Federal de Juiz de Fora, MG, Brasil. ORCID: <http://orcid.org/0000-0003-1705-2926>.
5. Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Conservação da Natureza, Universidade Federal de Juiz de Fora, Minas Gerais, Brasil

Resumo

Os efeitos do querido inimigo e de vizinho desagradável são antagônicos e subjacentes à discriminação vizinho-estranho. Embora ambos reduzam os custos na manutenção territorial, sua ocorrência tem sido pouco investigada em espécies de canto inato, como Suboscines. Neste estudo, investigamos experimentalmente a capacidade de discriminação vizinho-estranho via pistas em duetos do João-de-barro (Furnariidae: *Furnarius rufus*), espécie Suboscine com alta fidelidade territorial e em que ambos os sexos cooperam na defesa do território contra competidores vizinhos e estranhos. Especificamente, avaliamos se a agressividade dos proprietários (i) é maior contra vizinhos ou estranhos (efeitos do querido inimigo ou vizinho desagradável) nas estações reprodutiva e não-reprodutiva e se (ii) varia em relação à posição do invasor no território (centro vs. periferia), à distância entre territórios vizinhos e ao número de

vizinhos. Proprietários foram mais tolerantes aos duetos vizinhos nas estações reprodutiva e não-reprodutiva, não havendo diferença entre os sexos na resposta agressiva. A agressividade direcionada a intrusos coespecíficos foi mais intensa no período reprodutivo do que no período não reprodutivo. O número de vizinhos influenciou significativamente apenas uma das variáveis resposta dos proprietários (i.e., a latência de voo), sendo a agressividade contra as intrusões territoriais simuladas mais intensas no centro do território. Além disso, a agressividade foi maior em territórios cujos limites territoriais vizinhos estavam mais distantes. Nossos resultados sugerem que o João-de-barro consegue discriminar duetos com base na familiaridade com os emissores desses sons, sendo casais estranhos mais ameaçadores do que vizinhos à posse de recursos ao longo de todo o ano. Até o nosso conhecimento, essa é a primeira vez que a discriminação vizinho-estranho é descrita em uma espécie *Suboscine* de canto em dueto. Abordagens futuras poderão revelar se mecanismos de aprendizado mais sofisticados, como o reconhecimento individual, também foram selecionados nesta e em outras espécies do grupo.

Palavras-chave: *neighbor-stranger discrimination*, *Suboscine*, reconhecimento social, territorialismo, dueto.

Introdução

Embora exibições conspícuas e intimidadoras sejam táticas energeticamente econômicas (Brown, 1964) e suficientes para assegurar a posse de recursos por alguns animais, escaladas de tensões podem forçar os proprietários a embates altamente prejudiciais (Jaeger, 1981; Hack, 1997). Por conseguinte, comportamentos que minimizem a necessidade do uso da força física em disputas territoriais podem ser favorecidos pela seleção natural (Brown, 1964). A discriminação vizinho-estranho – *neighbor-stranger*

discrimination – (NSD, Temeles, 1994) é um mecanismo de reconhecimento social comumente descrito em associação com os efeitos do querido inimigo – *dear enemy effect* – (DEE, Fisher, 1954) e/ou do vizinho desagradável – *nasty neighbor* – (NN, Müller & Manser, 2007) e que resulta em ajuste da agressividade de indivíduos territorialistas com base na discriminação do competidor. Enquanto o DEE prevê menor agressividade à presença de um vizinho, cujos limites territoriais já foram estabelecidos, em contraste com estranhos (Temeles, 1994), a NN prevê maior agressividade aos primeiros quando estes são mais motivados do que estranhos a competirem por recursos monopolizados (Müller & Manser, 2007; Moser-Purdy et al., 2017).

Ainda que antagônicos, é sugerido que a ocorrência adaptativa destes efeitos é determinada pelo nível de familiaridade (Ydenberg et al., 1988) e de ameaça relativa que é oferecida por vizinhos e estranhos (Olendorf et al., 2004; Jin et al., 2020). Por minimizarem os conflitos com indivíduos que já detêm seus próprios recursos, não é surpresa que estes efeitos tenham sido reportados em vertebrados e invertebrados (Jaeger, 1981; Price et al., 1990; Heinze et al., 1996; Whiting, 1999; Frostman & Sherman, 2004). Ainda que sua ocorrência tenha sido sugerida entre fêmeas territoriais, permanece obscuro, especialmente em sistemas em que ambos os sexos defendem o território, a sua capacidade de discriminar competidores (Beletsky, 1983; Bard et al., 2002; Brunton et al., 2008). Em teoria, espera-se que em sistemas em que ambos os sexos atuam na defesa dos recursos os parceiros exibam respostas não-alinhadas quando houver percepção diferenciada do risco oferecido por vizinhos e estranhos (Christensen & Radford, 2018), sendo machos mais agressivos quando o risco oferecido for em relação à segurança da parceira sexual e fêmeas mais agressivas quando a ameaça estiver relacionada à posse de recursos vitais (Fashing, 2001).

Embora a NSD esteja fortemente presente em aves com alta flexibilidade acústica, como os Oscines (revisão em Temeles, 1994; Stoddard, 1996), experimentações com aves de canto inato geraram resultados mistos, com algumas espécies tendo sido indiferentes em relação a vizinhos e estranhos (Bard et al., 2002; Wiley, 2005; Odom & Mennill, 2010) enquanto outras discriminaram vizinhos de estranhos (Westcott, 1997; Lovell & Lein, 2004b). Portanto, ainda não está claro se a NSD é limitada em algumas espécies de aves com cantos menos flexíveis, como os Suboscines. Havendo uma diferença explícita no nível de ameaça oferecido pelos competidores, é mais provável que a ausência de NSD em alguns Suboscines esteja relacionada à importância da ocorrência de variações individuais nos sinais acústicos dos indivíduos (Falls, 1982). Ainda que o aprendizado vocal seja um traço obscuro em não-Passeriformes e Suboscines, os registros de assinaturas vocais em espécies destes grupos têm estimulado, ainda que timidamente, investigações em reconhecimento social, melhorando assim nossa compreensão sobre a ocorrência e distribuição da NSD em aves (Bard et al., 2002; Lovell & Lein, 2004a; Fitzsimmons et al., 2008; Moseley & Wiley, 2013).

Como os fatores sociais e ecológicos têm um papel potencial sobre o registro da NSD, é necessário que as investigações sobre o tema incluam em seus delineamentos uma gama mais ampla de preditores do que usualmente têm sido realizado. Exemplos destes preditores incluem a pressão de competição, que pode alterar o nível de agressividade (Eason & Hannon, 1994) e expressão do DEE em NN (Pratt & McLain, 2006; Yoon et al., 2012) e o período da fenologia reprodutiva, o qual regula a expressão do DEE para evitar cópulas extra-par no período de fertilidade da fêmea (Moser-Purdy et al., 2017) ou durante o período de cuidado parental fora do ninho, quando há maior demanda de recursos e frequentemente mais eventos de invasão territorial por vizinhos

(Jin et al., 2020). Outras variáveis incluem o efeito do local da intrusão no território (Falls & Brooks, 1975; Bard et al., 2002; Hyman, 2002) e a distância entre o território de um proprietário desafiado e o do competidor (Benten et al., 2020). Em teoria, espera-se que os proprietários sejam menos agressivos à exibição de competidores na periferia do território, dada a concentração dos recursos mais importantes no centro do território (Falls & Brooks, 1975; Giraldeau & Ydenberg, 1987) e que a menor proximidade entre territórios melhore a familiarização com vizinhos (Benten et al., 2020).

Os sinais em dueto são estímulos acústicos com alta sincronia entre os indivíduos e de grande capacidade de propagação, sendo usualmente formados pela sobreposição da vocalização de pares acasalados (revisão em Hall, 2004). De forma não-excludente, sugere-se que estes sinais representam o esforço do casal na defesa do território ou que são resultantes do engajamento individual contra competidores sexo-específico, sendo a sobreposição à vocalização do parceiro uma ação para evitar sua subtração por competidores (Hall, 2004; Seddon & Tobias, 2006). Há atualmente um interesse em avaliar a ocorrência de assinaturas vocais em duetos e seu papel em interações inter-pares (Weng et al., 2012; Quirós-Guerrero et al., 2020), sendo conhecida a capacidade de reconhecimento social via dueto em Oscines (Wiley & Wiley, 1977; Quirós-Guerrero et al., 2020) e em não-Passeriformes (Galeotti & Pavan, 1993; Hall, 2000; Grafe & Bitz, 2004; Weng et al., 2012). Sendo o territorialismo anual, a defesa do território por ambos os sexos e a emissão em dueto traços comuns em várias espécies de aves neotropicais (e.g., Gill & Stutchbury, 2006; Diniz et al., 2020), conclusões mais abrangentes sobre a NSD devem surgir a partir de estudos que busquem compreender a adaptação e expressão de mecanismos de reconhecimento social em aves com as características supracitadas, como os Suboscines.

Neste estudo investigamos a capacidade de NSD baseada em assinaturas vocais presentes no dueto de casais do Suboscine João-de-barro (Furnariidae: *Furnarius rufus*) (Diniz et al., *in prep*), ave semi-urbana, socialmente monogâmica, territorialista ao longo de todo o ano e que apresenta alta fidelidade de sítio e pareamento (1-3 anos, Fraga, 1980; Amorim et al., capítulo 2). Ainda que ambos os sexos cooperem na defesa do território, os machos da espécie apresentam maior engajamento físico contra os frequentes intrusos estranhos (Diniz et al., 2018). Vizinhos coespecíficos são competidores que oferecem baixo risco à paternidade da prole na espécie (Diniz et al., 2019) mas eventualmente adentram os territórios adjacentes para subtrair recursos (Fraga, 1980). Adicionalmente, e ainda que os indivíduos de João-de-barro detenham territórios com limites temporalmente relativamente estáveis (Fraga, 1980, Amorim et al., capítulo 2), a movimentação de jovens, acompanhados dos parentais, em busca de recursos após saída no ninho modula a geometria dos territórios (Hermann & Meise, 1965), possivelmente aumentando as chances de invasões e conflitos com vizinhos.

Considerando a possível variação de nível de ameaça oferecido por vizinhos e estranhos e o nível de familiaridade fomentado pela relações sociais de longo prazo em João-de-barro, é razoável esperar que a NSD associada com o DEE ou a NN seja um traço adaptativo na espécie, de forma similar ao observado em Oscines, e exibido por ambos os sexos de João-de-barro. Para testar essa previsão, avaliamos se: i) as respostas agressivas direcionadas aos duetos de vizinhos e estranhos variam em função da fenologia reprodutiva, sendo o baixo nível de ameaça oferecido por vizinhos à paternidade e segurança de recursos (Diniz et al., 2018, 2019) estímulos a respostas de DEE na estação reprodutiva e a violação de territórios adjacentes por vizinhos para acesso a recursos (Hermann & Meise, 1965) estímulos à resposta de NN no período não-reprodutivo (Jin et al., 2020); ii) se há diferenciação no engajamento de machos e

fêmeas na defesa dos recursos contra estranhos, sendo maior em machos (Diniz et al., 2018); iii) se a agressividade varia em função do local em que há uma invasão, sendo mais intensa no centro do território (Falls & Brooks, 1975); iv) se a agressividade varia em função do nível de familiaridade com duetos vizinhos, sendo menor nos cenários de maior proximidade entre territórios vizinhos (Benten et al., 2020); e v) se a agressividade dos proprietários varia em função da pressão exercida pela densidade local de competidores, sendo positivamente relacionado ao número de territórios adjacentes (Eason & Hannon, 1994).

Métodos

Procedimentos gerais

O estudo foi conduzido no campus da Universidade Federal de Juiz de Fora e redondezas, estado de Minas Gerais, Brasil (21°46'36.0"S, 43°22'08.7"W) entre agosto de 2019 e maio de 2020. O estudo foi realizado em área urbana residencial, entremeada por fragmentos remanescentes da Floresta Atlântica e pastagens. Casais de João-de-barro residentes na área há pelo menos seis meses foram capturados utilizando o método rede-de-neblina de elevação – *Rise-up mist-netting* (Amorim et al., capítulo 3) – e individualizados com anilhas coloridas. Os casais detinham uma média \pm DP de 1 ± 1 (amplitude = 0-2) jovens no território na estação reprodutiva e 2 ± 1 (amplitude = 0-3) jovens no território na estação não-reprodutiva. Delimitamos visualmente os limites territoriais dos casais em plataforma Google Earth (<http://earth.google.com>) usando coordenadas de demarcação territorial (i.e. locais de canto e interações agonísticas) coletadas na estação reprodutiva (i.e., período de acasalamento e incubação, setembro a novembro; n = 17 casais) e não-reprodutiva (i.e., período de ocorrência de juvenis no território após a reprodução; fevereiro a março; n = 15 casais), o que totalizou, em cada estação, 7h de observações de animal focal (Altmann, 1974) por casal distribuídas em

sessões diárias de 1 hora. Dada a vocalização sexo-específica na espécie (Roper, 2005), determinamos o sexo dos indivíduos pelos espectrogramas das vocalizações no software Audacity (versão 2.1.2, <https://www.audacityteam.org/>).

Gravação de duetos e uso de *playbacks*

Mediante a emissão de estímulo de um mesmo *playback* de dueto, gravamos de 3-8 duetos por casal de João-de-barro utilizando um gravador Marantz PMD 660 acoplado a um microfone unidirecional Sennheiser K6. As gravações foram feitas em formato WAVE, com taxa de amostragem de 48 kHz e a ~10 m de distância dos indivíduos. Gravamos duetos emitidos pelos casais marcados (“conjunto vizinho”), por três casais com territórios estabelecidos a >3.5 Km da área de estudo (“conjunto estranho”) e o canto solo da espécie simpátrica Bem-te-vi (Tyrannidae: *Pitangus sulphuratus*; “conjunto controle”) (Fig. 1.1). Os *playbacks* utilizados nas experimentações foram selecionados observando a melhor relação sinal-ruído (i.e., baixo nível de interferências) e bom volume de gravação. Cada estímulo consistiu em uma única vocalização com duração de ~7 s (dueto) e ~10 s (controle). A amplitude destes *playbacks* foi padronizada (-1 dB) com a função “normalizar” no Audacity (versão 2.1.2, <https://www.audacityteam.org/>), sendo o nível de pressão sonora do alto-falante padronizado para 92 dBA a 1 m de distância (Diniz et al., 2020) com decibelímetro digital Hikari HDB-882.

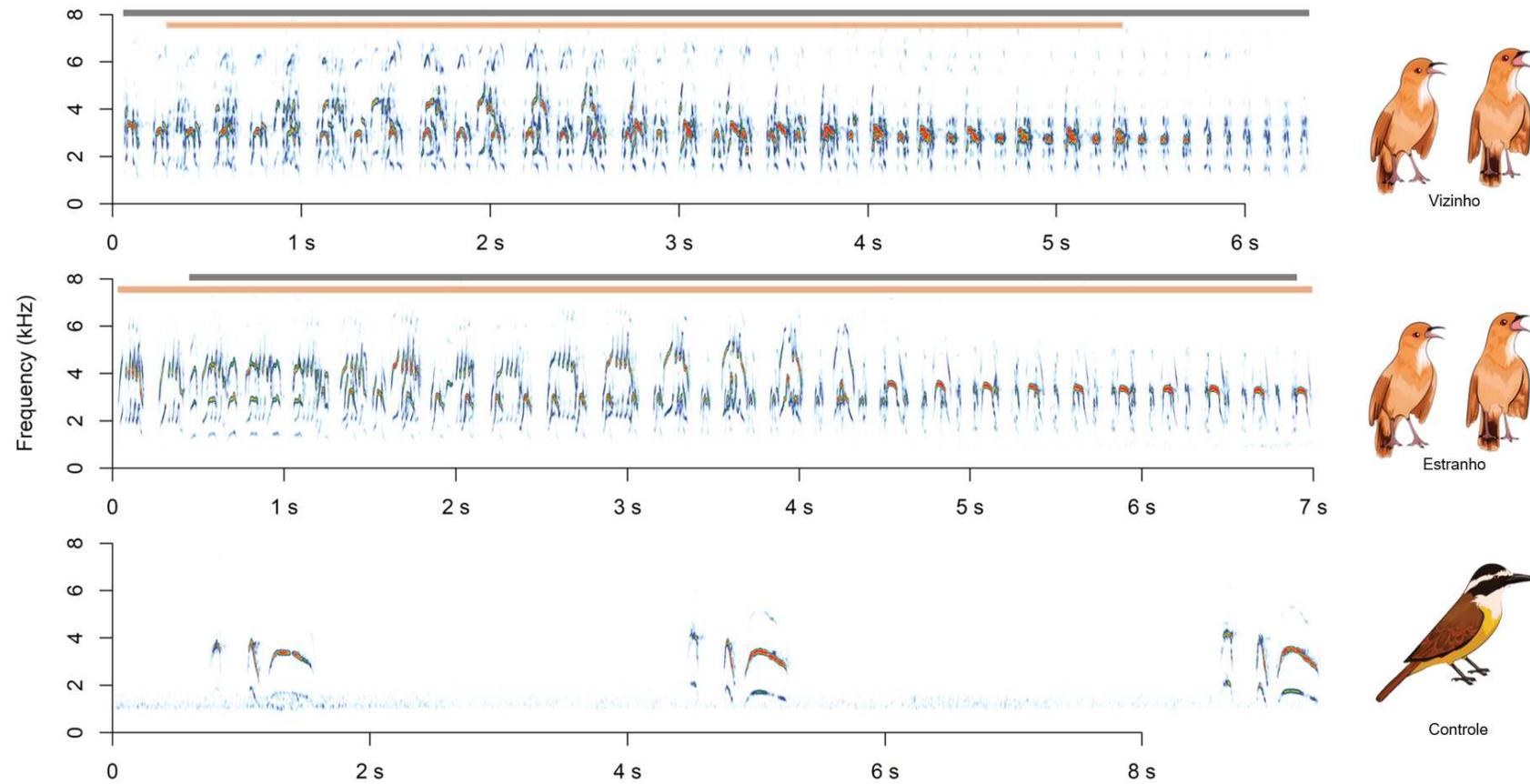


Figura 1.1 - Espectrogramas do dueto de um casal vizinho e estranho de João-de-barro (Furnariidae: *Furnarius rufus*) e da vocalização da espécie utilizada como controle neste estudo, Bem-te-vi (Tyrannidae: *Pitangus sulphuratus*). As barras delimitam o início e fim do canto da fêmea (laranja) e macho (cinza) de João-de-barro.

Desenho experimental

Avaliamos a capacidade de NSD e expressão da DEE ou NN em João-de-barro considerando o efeito da fenologia reprodutiva (i.e., estações reprodutiva e não-reprodutiva) e local da experimentação no território dos casais (i.e., centro ou periferia). Para tanto, determinamos uma coordenada a 5 m da periferia territorial de cada casal em direção a um território vizinho adjacente e outra a 10 m a partir do ninho (centro) para posicionar o alto-falante. Enquanto o experimento realizado na periferia avaliou a resposta aos *playbacks* evitando fatores de confundimento como respostas a uma intrusão territorial acidental, o experimento realizado no centro permitiu medir se intrusões territoriais deliberadas por vizinho e estranhos alteravam a intensidade da agressividade dos proprietários (Hyman, 2002). Quantificamos o número de casais com território adjacentes em cada território testado e o utilizamos como uma covariável indicativa da densidade local de competidores (Eason & Hannon, 1994). Em adição, utilizamos a plataforma Google Earth para medir a distância entre a borda do território testado e seu vizinho que teria o dueto reproduzido e então avaliar o efeito da distância entre territórios sobre a agressividade (Benten et al., 2020). Consideramos a mesma medida de distância para os casais estranhos e vizinho em uma dada réplica, assumindo que estranhos podem usurpar territórios vizinhos ocupados (Hermann & Meise, 1965).

As experimentações ocorreram entre 07:30h e 12:00h e 13:00 e 18:00h, evitando momentos de vento ou chuva e de excesso de ruído antrópico ao fundo. Os indivíduos focais foram submetidos a um único tipo de *playback* em cada dia de experimentações (i.e., “estranho”, “vizinho” ou “controle”), podendo o mesmo território ter sido avaliado, na periferia e centro em um mesmo dia (com um *playback* diferente), desde que respeitado um intervalo mínimo de uma hora para e até que os proprietários retomassem suas atividades usuais. Foram realizados entre seis e dez réplicas de cada

tratamento por casal (período reprodutivo: vizinho = 7.2 ± 1.1 , estranho = 7.2 ± 1.2 , controle = 7.2 ± 1.2 ; não-reprodutivo: vizinho = 6.2 ± 0.3 , estranho = 6.0 ± 0.1 , controle = 6.3 ± 0.4), sendo metade das réplicas realizadas em cada cenário (periferia e centro).

Aleatorizamos previamente a ordem de cada *playback* por casal, sendo os cenários alternados entre territórios experimentados (e.g., casal A — Periferia; casal B — Centro; casal C — Periferia). Nos casos em que ambos os proprietários foram avistados no território no momento da experimentação, sorteamos um indivíduo focal. Em seguida, medimos a distância deste indivíduo ao alto-falante utilizando telêmetro Rangefinder Laser 600 M 300 Km (precisão: ± 1 m). Adicionamos essa medida aos modelos para avaliar o efeito da posição espacial inicial do indivíduo relativa ao alto-falante na intensidade da resposta territorial (Morton, 1982). Todos os tratamentos foram reproduzidos utilizando o VLC Media Player para Android (www.videolan.org/vlc/) e um alto-falante Bluetooth Harman Kardon Onyx Studio posicionado a 1,5 m de altura e a ~ 20 m de distância dos pesquisadores. Uma vez que ambos os sexos da espécie direcionam ataques físicos e/ou emitem vocalizações contra competidores (Fraga, 1980; Diniz et al. 2018), quantificamos imediatamente após a emissão do estímulo e por 5 min os mesmos indicadores de agressividade para ambos os sexos, sendo quatro respostas de alerta e quatro respostas acústicas (Tabela 1.1). A resposta de tempo de vigilância foi quantificada apenas nos casos em que os indivíduos se tornaram vigilantes (i.e., rápido levantamento da cabeça ou movimento de busca) dentro dos 10 primeiros segundos após a execução do *playback*. A resposta de voo imediato também foi considerada apenas nos 10 primeiros segundos da experimentação. A latência e duração do primeiro dueto emitido após o *playback* foram extraídas a partir das gravações conduzidas durante cada réplica com gravador digital (Samsung S10+) e convertidas em espectrogramas no software Audacity.

Tabela 1.1 - Variáveis respostas do João-de-barro (*Furnarius rufus*) registradas após a reprodução de duetos de coespecíficos (vizinho e estranho) e controle (solo de Bem-te-vi: *Pitangus sulphuratus*). *: variável resposta medida em função de ambos os membros do casal.

Categoria	Variável	Unidade	Distribuição
Alerta	Vigilância imediata	Sim/Não	binomial
	Voo imediato	Sim/Não	binomial
	Tempo de vigilância	Segundos	Gaussiana
	Latência até o primeiro voo	Segundos	Gaussiana
Acústica	Latência até o primeiro dueto*	Segundos	Gaussiana
	Duração do primeiro dueto*	Segundos	Gaussiana
	Número de vocalizações	Contagem	binomial negativa
	Emissão de dueto*	Sim/Não	binomial

Análises dos dados

Verificamos a ocorrência de DEE e NN por múltiplos modelos lineares mistos (LMM) e generalizados (GLMM) utilizando o pacote “lme4” (Bates et al., 2015) em R versão 4.0.0 (R Core Team, 2020). Os modelos para cada variável resposta foram controlados pela identidade do casal (efeito aleatório) e construídos considerando o efeito aditivo das demais variáveis preditoras e covariáveis: tratamento (i.e., *playback* de vizinho, estranho, controle), período da fenologia reprodutiva (i.e., reprodutiva, não-reprodutiva), interação entre estas duas primeiras preditoras, o local da simulação (i.e., periferia, centro), a distância inicial do indivíduo focal até o alto-falante, o número de vizinhos adjacentes ao território focal, a distância entre o território focal e o indivíduo que teve o reconhecimento testado. O sexo do indivíduo focal não foi incluído como covariável nos modelos cuja resposta foi medida em ambos sexos (Tabela 1.1). Realizamos a validação gráfica dos modelos usando o pacote DHARMA (Hartig, 2020), rescalonando, centralizando e transformando as variáveis (i.e., log e raiz quadrada) sempre que necessário. As diferenças entre os pares de níveis de preditoras significativas para cada modelo foram avaliadas por múltiplos testes *a posteriori* de Tukey usando o pacote multcomp (Hothorn et al., 2008) e, no caso dos modelos com

interação significativa, emmeans (Lenth, 2018). Consideramos o nível de significância de $\alpha = 0,05$ para todas as análises.

Resultados

Realizamos 367 interações territoriais em 17 territórios durante a estação reprodutiva e 460 em 15 territórios no não-reprodutivo. A distância média \pm DP entre limites territoriais vizinhos na estação reprodutiva foi de 70.2 ± 40.4 m e 60.1 ± 52.0 m na estação não-reprodutiva, com média de 2 ± 1 vizinho por território. Observamos *dear enemy effect* para todas as respostas de alerta e acústica, independentemente da fenologia reprodutiva, com exceção da ausência de diferença entre os tratamentos vizinho e estranho no tempo de vigilância (Figura 1.2 e 1.S1). Por esse motivo, selecionamos e descrevemos na próxima seção apenas os resultados de duas variáveis de resposta de alerta (i.e., vigilância imediata e voo imediato) e duas de resposta acústica (i.e., latência até o primeiro dueto e duração do primeiro dueto). Todavia, sempre que necessário relatamos os efeitos de variáveis preditoras importantes nos modelos envolvendo as demais variáveis respostas e apresentamos os resultados detalhados de todos os modelos propostos como material suplementar.

Discriminação vizinho-estranho

Os indivíduos mostraram maior probabilidade de exibição de voo imediato ($z = -5.53$, $p = <0.001$) ou maior urgência para emissão do primeiro dueto ($t = 2.10$, $p = 0.037$) na estação reprodutiva, mas a probabilidade de vigilância imediata dos indivíduos foi maior na não-reprodutiva ($z = 3.12$, $p = 0.002$). Considerando os tratamentos, a agressividade dos indivíduos foi em geral semelhante entre estação reprodutiva e não-reprodutiva (Figura 1.2). A probabilidade dos indivíduos exibirem vigilância imediata foi significativamente maior após duetos de estranhos do que de vizinhos ou do controle

(Figura 1.2A). De forma similar, os indivíduos exibiram probabilidade significativamente maior de voo imediato após duetos de estranhos do que de vizinhos ou ao controle (Figura 1.2B). Para ambas as respostas de alerta, o nível de agressividade foi significativamente maior a vizinhos do que ao controle (Figura 1.2A e B). Nas respostas acústicas, os indivíduos mostraram latência significativamente menor na emissão de dueto para estranhos comparado a vizinhos e ao controle (Figura 1.2C). Além disso, o primeiro dueto emitido pelos indivíduos foi significativamente mais longo em resposta ao dueto de estranhos comparado ao de vizinhos e ao controle (Figura 1.2D). Para ambas as respostas acústicas, não foram observadas diferenças significativas de agressividade a vizinhos em relação ao controle (Figura 1.2C e D).

Observamos probabilidade significativamente maior dos indivíduos exibirem resposta de vigilância imediata, voo imediato e latência de voo significativamente menor a intrusões simuladas no centro dos territórios (Tabela 1.S1). Não observamos variações entre os sexos para nenhuma das respostas territoriais mensuradas (Tabela 1.S1). A menor distância inicial dos indivíduos ao alto-falante ocasionou resposta menos agressiva dos indivíduos tanto em relação a respostas de alerta quanto acústicas (Tabela 1.S1). O número de vizinhos afetou apenas a latência de voo, sendo a latência menor quanto maior o número de vizinhos (Tabela 1.S1). Por fim, a latência de voo, tempo de vigilância e voo imediato foram afetadas positivamente pela distância entre territórios (Tabela 1.S1).

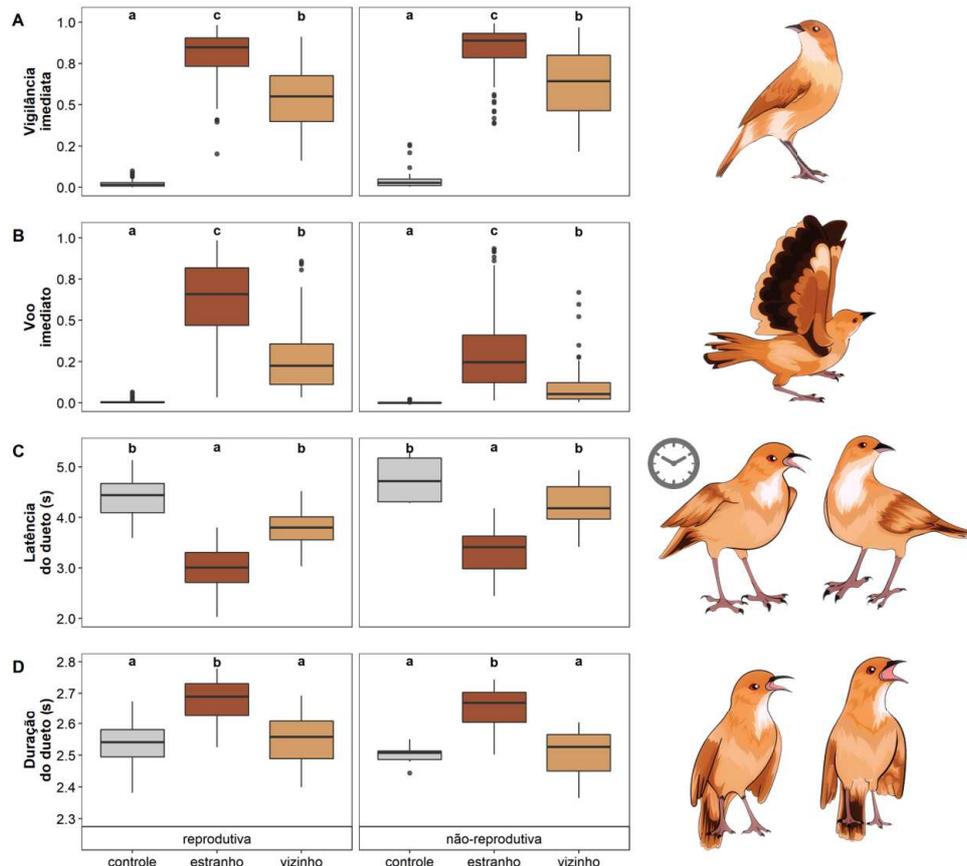


Figura 1.1 – Boxplots das respostas previstas pelos modelos para a probabilidade de vigilância imediata (A), da probabilidade de voo imediato (B), do log da latência em segundos até o primeiro dueto (C) e do log da duração em segundos do dueto (D) exibidas às simulações de interações territoriais com vizinho ou estranho de João-de-barro (*Furnarius rufus*) ou controle (*Pitangus sulphuratus*) nas estações reprodutiva e não-reprodutiva. Letras diferentes sobre os boxplots indicam diferenças significativas nas comparações par-a-par *a posteriori* dentro de cada variável e estação ($p < 0,05$).

Discussão

As respostas territoriais exibidas pelo João-de-barro convergiram (exceto para tempo de vigilância, Tabela 1.S1) de forma similar com as distintas respostas territoriais exibidas por machos Oscines à presença de competidores vizinhos e estranhos (Temeles, 1994). Este resultado revela a capacidade de *neighbor-stranger discrimination* mediado por

sinalização em dueto no Suboscine João-de-barro, como já descrito em Oscines (Quirós-Guerrero et al., 2020). Ainda que resultados de NSD tenham sido reportados em aves de canto inato (Galeotti & Pavan, 1993; Hardouin et al., 2006), sua ocorrência, em quatro espécies de Suboscines investigadas, Tyrannidae: *Empidonax alnorum*, *Mionectes oleaginous*, *E. virescens* e Thamnophilidae: *Hylophylax naevioides*, só havia sido demonstrada para as duas primeiras (Westcott, 1997; Bard et al., 2002; Lovell & Lein, 2004b; Wiley, 2005). Além de expandir este restrito conjunto de achados e melhorar nossa compreensão sobre a NSD em aves, nossos resultados revelam pela primeira vez em um Suboscine de canto em dueto que assinaturas vocais contidas nestes sinais estimulam proprietários que tiveram seus recursos contestados por vizinhos e estranhos à exibição de respostas mais intensas ou urgentes aos competidores estranhos, sugerindo relacionamentos de *dear enemy* entre vizinhos da espécie.

Adicionalmente, verificamos semelhança na defesa do território por machos e fêmeas, resultado divergente de outras populações da espécie nas quais machos são mais engajados do que fêmeas em interações agonísticas físicas contra invasores estranhos (Diniz et al., 2018; Mentasana et al., 2020). Esses resultados se diferenciam de sistemas aviários nos quais as fêmeas não apresentam NSD (Bard et al., 2002) ou buscam abrigo ao serem expostas à vocalização de estranhos (Clapperton, 1987) e sugerem um processo de seleção da NSD em ambos os sexos do João-de-barro por reduzir os custos da manutenção do seu território ao longo do ano via alta coordenação de ambos os sexos (Diniz et al., 2018; Mentasana et al., 2020). Contudo, essa interpretação pode estar enviesada por não sermos capazes de determinar se as respostas exibidas pelos sexos são independentes ou se elas resultam da alta cooperação sexual (Diniz et al., 2020; Mentasana et al., 2020). Em Picanço-tropical (*Laniarius aethiopicus*), espécie Oscine de canto em dueto e com reconhecida NSD, por exemplo,

respostas territoriais exibidas pela fêmea restringem-se à sobreposição do *playback* de cantos de machos para a composição de duetos, sugerindo que seu papel na defesa do território está mais relacionada à cooperação com o par para defesa dos recursos (Grafe & Bitz, 2004). Investigações futuras poderão explorar melhor essa questão em João-de-barro testando: i) se a NSD é o resultado da cooperação de um dos sexos com o seu parceiro, que lidera a defesa territorial e que é capaz de distinguir vizinhos de estranhos, ou ii) se ambos os indivíduos do casal nessa espécie cooperam na defesa e distinguem competidores.

Alternância entre estação reprodutiva e não-reprodutiva dos efeitos subjacentes à NSD não foi observada nesta população de João-de-barro, refutando nossa previsão de DEE na estação reprodutiva e NN na não-reprodutiva dada a mudança no nível de ameaça ofertado por vizinhos (Hermann & Meise, 1965; Fraga, 1980; Diniz et al., 2018, 2019). Este resultado diferencia-se de investigações que mostraram forte alternância nos relacionamentos de DEE para NN com a chegada do período fértil da fêmea e do período de cuidado parental fora do ninho (Briefer et al., 2008; Courvoisier et al., 2014; Moser-Purdy et al., 2017; Jin et al., 2020) e evidenciam que os relacionamentos de *dear enemy* em João-de-barro são de longo prazo. Em contraste, nossos resultados mostram que o João-de-barro frequentemente reage com maior agressividade ou velocidade de resposta no período reprodutivo comparado ao não-reprodutivo (cinco das oito variáveis respostas, Tabela 1.S1). Esses resultados sugerem que os proprietários investem mais tempo e energia à defesa dos recursos contra competidores durante o período de reprodução possivelmente pela maior demanda de recursos necessários nesse período e pelos custos associados a um eventual fracasso reprodutivo.

Observamos também que as invasões simuladas no centro dos territórios motivaram os indivíduos a responderem com maior prontidão (i.e., vigilância e voo

imediate) e urgência (i.e., latência de voo) em comparação às interações territoriais simuladas na periferia (Tabela 1.S1). Nossos resultados apoiam a hipótese do efeito centro-borda – *center-edge effect* – (Falls & Brooks, 1975; Giraldeau & Ydenberg, 1987) e diferencia-se de estudos com *Suboscines* que indicam que o local de experimentação não afeta a agressividade dos proprietários (e.g. ambos os sexos do Spotted antbird *Hylophylax naevioides*, Bard et al., 2002). Como a construção do pesado ninho do João-de-barro pode durar de semana até alguns meses e demandar um alto investimento parental por ambos os sexos (Figueiredo, 1995; Shibuya et al., 2015), sugerimos que desafios territoriais nas proximidades do ninho da espécie é uma motivação maior do que interações nos limites do território ao ajuste da agressividade de proprietários desafiados contra os competidores.

Encontramos um efeito positivo entre a distância do competidor simulado e o engajamento territorial dos proprietários na defesa do território (i.e., seis das oito variáveis respostas medidas, Tabela 1.S1). Esse resultado sugere que ouvintes de João-de-barro utilizam pistas acústicas no dueto (e.g., nível de degradação) para distinguirem se uma interação territorial ocorre no interior ou nas proximidades dos limites territoriais (Morton, 1982; Fotheringham et al., 1997), traço esse que deve reduzir a necessidade e o custo da exibição de defesa territorial pelos proprietários contra qualquer emissão de dueto no ambiente. Em adição, a agressividade do João-de-barro relacionou-se positivamente com a distância entre territórios para três das oito respostas medidas (i.e., voo imediato, tempo de vigilância e latência de voo; Tabela 1.S1). Diferentemente de sistemas nos quais a agressividade dos proprietários não variou (Briefer et al., 2010) ou aumentou com a maior proximidade com território vizinhos (Pratt & McLain, 2006), nossos resultados sugerem que, em João-de-barro, a agressividade contra o competidor é minimizada pela menor distância entre territórios

vizinhos. Tendo a distância entre territórios um papel importante no acesso a informações sociais sobre coespecíficos, sugerimos que relacionamentos de DEE em João-de-barro, em conjunto com sua alta fidelidade territorial (Fraga, 1980; Amorim et al., Capítulo 2), são favorecidos pela maior proximidade entre territórios e consequentemente pela maior possibilidade de familiarização às pistas nos sinais acústicos de vizinhos.

Por fim, observamos que o número de vizinhos afetou apenas, e negativamente, a latência de voo dentre as oito respostas medidas, sugerindo que em nossa população a agressividade em João-de-barro em geral independe da densidade local de competidores. Embora este resultado corrobore o nível reduzido de agressividade registrado entre vizinhos de João-de-barro, reconhecemos que a densidade local de competidores modula a diferença no nível de ameaça que é oferecido pelos competidores em diferentes populações (Pratt & McLain, 2006; Yoon et al., 2012). No Oscine Mariquita-de-coroa-laranja (*Oreothlypis celata*), Yoon et al. (2012) atribuíram a ocorrência de DEE à baixa densidade de coespecíficos em uma população e a expressão de relações de NN em outra com alta densidade. Em Lagópode-escocês (*Lagopus lagopus*), Eason & Hannon (1994) observaram que machos gastam mais tempo em disputa territoriais quando compartilham três ou mais fronteiras territoriais com vizinhos recém estabelecidos do que quando compartilham apenas uma ou nenhuma das suas fronteira com estes estranhos, sendo o aumento da familiarização entre vizinhos um redutor de custos territoriais. Considerando a alta fidelidade territorial em João-de-barro, é provável que a baixa contribuição da densidade de vizinhos na agressividade dos indivíduos resulte da alta familiarização entre vizinhos e do baixo nível de ameaça territorial que oferecem.

Em conclusão, apresentamos pela primeira vez em uma espécie Suboscine de canto em dueto a capacidade de NSD, expressa ao longo de todo o ano via relacionamentos de querido inimigo, aspecto conhecido até então em apenas duas espécies Suboscines (Tyrannidae) de canto solo: *Mionectes oleagineus* (Westcott, 1997) e *Empidonax alnorum* (Lovell & Lein, 2004b). Além disso, nossos dados sugerem que ambos os sexos de João-de-barro detêm capacidade de NSD, embora novas abordagens sejam necessárias para se determinar se há liderança na defesa do território por um dos sexos e cooperação por parte do parceiro. Ainda que a espécie apresente monogamismo de longo prazo, divórcios são possíveis ao longo de todo o ano (Amorim et al., Capítulo 2), o que pode resultar em perda dos benefícios do DEE. Futuros trabalhos poderão estimar os custos destes comportamentos em João-de-barro testando se há expressão antagônica dos efeitos subjacentes à NSD por machos e fêmeas de casais recém pareados. Além disso, sugerimos que trabalhos futuros busquem avaliar se o dueto do João-de-barro possibilita mecanismos de reconhecimento social mais complexos, como o reconhecimento individual (Lovell & Lein, 2005). Esperamos que nossos achados estimulem, em detrimento do paradigma histórico que recobre os Suboscines, estudos que melhorem nosso entendimento sobre os mecanismos de aprendizado e reconhecimento social no grupo.

Agradecimentos

Os autores agradecem ao ICMBio e ao CEMAVE pelas licenças de captura e marcação e o comitê de ética e cuidado animal local (CEUA-UFJF), que aprovou todos os procedimentos de campo. Agradecemos também aos Srs. Wyller (Dia de Bola) e Glauco (SESI Campestre) que gentilmente autorizaram as atividades de campo nos locais que administram. Este estudo foi financiado em parte pela Coordenação de

Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código Financeiro 001, a *Association of Field Ornithologists* pelo *E. Alexander Bergstrom Memorial Research Award* e Animal Behavior Society pelo *ABS Student Research Grants*. Os autores estão em dívida com Lilian Manica e Miguel Marini pelo fornecimento de alguns dos equipamentos e aos voluntários Fábio Palacio, Paula Neto, Daniel, Juliana, Mariana Oliveira, Polônia Nunes, Lucas Morgado e Clarissa Vidal pelo auxílio em campo.

Referências

- Brown, J. L. (1964). The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bulletin*, 76(2), 160–169.
- Beletsky, L. D. (1983). An investigation of individual recognition by voice in female red-winged blackbirds. *Animal Behaviour*, 31(2), 355–362. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(83\)80054-2](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0003-3472(83)80054-2)
- Bard, S. C., Hau, M., Wikelski, M., & Wingfield, J. C. (2002). Vocal distinctiveness and response to conspecific playback in the Spotted Antbird, a Neotropical suboscine. *Condor*, 104(2), 387–394. [https://doi.org/10.1650/0010-5422\(2002\)104\[0387:VDARTC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1650/0010-5422(2002)104[0387:VDARTC]2.0.CO;2)
- Brunton, D. H., Evans, B., Cope, T., & Ji, W. (2008). A test of the dear enemy hypothesis in female New Zealand bellbirds (*Anthornis melanura*): female neighbors as threats. *Behavioral Ecology*, 19(4), 791–798. <https://doi.org/10.1093/beheco/arn027>
- Briefer, E., Rybak, F., & Aubin, T. (2008). When to be a dear enemy: flexible acoustic relationships of neighbouring skylarks, *Alauda arvensis*. *Animal Behaviour*, 76(4), 1319–1325. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.06.017>
- Briefer, E., Rybak, F., & Aubin, T. (2010). Are unfamiliar neighbours considered to be dear-enemies? *PLoS ONE*, 5(8), e12428. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012428>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*; 67(1), 1-48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>

- Benten, A., Cross, H. B., Tinnesand, H. V., Zedrosser, A., & Rosell, F. (2020). Distant neighbours: friends or foes? Eurasian beavers show context-dependent responses to simulated intruders. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *74*(2), 17. <https://doi.org/10.1007/s00265-019-2792-7>
- Clapperton, B. K. (1987). Individual recognition by voice in the pukeko, *Porphyrio porphyrio melanotus* (Aves: Rallidae). *New Zealand Journal of Zoology*, *14*(1), 11–18. <https://doi.org/10.1080/03014223.1987.10422677>
- Courvoisier, H., Camacho-Schlenker, S., & Aubin, T. (2014). When neighbours are not “dear enemies”: A study in the winter wren, *Troglodytes troglodytes*. *Animal Behaviour*, *90*, 229–235. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.02.001>
- Christensen, C., & Radford, A. N. (2018). Dear enemies or nasty neighbors? causes and consequences of variation in the responses of group-living species to territorial intrusions. *Behavioral Ecology*, *29*(5), 1004–1013. <https://doi.org/10.1093/beheco/ary010>
- Diniz, P., da Silva, E. F., Webster, M. S., & Macedo, R. H. (2018). Duetting behavior in a Neotropical ovenbird: sexual and seasonal variation and adaptive signaling functions. *Journal of Avian Biology*, *49*(4), 1–12. <https://doi.org/10.1111/jav.01637>
- Diniz, P., Macedo, R. H., & Webster, M. S. (2019). Duetting correlates with territory quality and reproductive success in a suboscine bird with low extra-pair paternity. *The Auk*, *136*(1), 1–13. <https://doi.org/10.1093/auk/uky004>
- Diniz, P., Rech, G. S., Ribeiro, P. H. L., Webster, M. S., & Macedo, R. H. (2020). Partners coordinate territorial defense against simulated intruders in a duetting ovenbird. *Ecology and Evolution*, *10*(1), 81–92. <https://doi.org/10.1002/ece3.5821>
- Eason, P.; Hannon, S. J. (1994). New birds on the block: new neighbors increase defensive costs for territorial male willow ptarmigan. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *34*(6), 419–426. doi:10.1007/bf00167333
- Fisher, J. (1954). Evolution and bird sociality. In J. Huxley, A. C. Hardy & E. B. Ford (Eds.), *Evolution as a process* (pp. 71-83). London, UK: Allen and Unwin.
- Falls, J. B., & Brooks, R. J. (1975). Individual recognition by song in white-throated sparrows. II. effects of location. *Canadian Journal of Zoology*, *50*(10), 1412–1420. <https://doi.org/10.1139/z75-170>
- Fraga, R. M. (1980). The Breeding of Rufous Horneros (*Furnarius rufus*). *The Condor*, *82*(1), 58–68. <https://doi.org/10.2307/1366785>

- Falls J. B. (1982). Individual recognition by sounds in birds. In D. E. Kroodsma, & E. H. Miller (Eds.), *Acoustic communication in birds*, v. 2 (pp. 237-278). New York, NY: Academic Press.
- Figueiredo, L. F. A. (1995). A reprodução do João-de-barro, *Furnarius rufus* (Gmelin, 1780): Uma revisão. *Boletim CEO*, 11, 1–71.
- Fotheringham, J. R., Martin, P. R., & Ratcliffe, L. (1997). Song transmission and auditory perception of distance in wood warblers (Parulinae). *Animal Behaviour*, 53(6), 1271–1285. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0361>
- Fashing, P. J. (2001). Male and female strategies during intergroup encounters in guerezas (*Colobus guereza*): evidence for resource defense mediated through males and a comparison with other primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50(3), 219–230. <https://doi.org/10.1007/s002650100358>
- Frostman, P., & Sherman, P. T. (2004). Behavioral response to familiar and unfamiliar neighbors in a territorial cichlid, *Neolamprologus pulcher*. *Ichthyological Research*, 51(3), 283–285. <https://doi.org/10.1007/s10228-004-0223-9>
- Fitzsimmons, L. P., Barker, N. B., & Mennill, D. J. (2008). Individual variation and lek-based vocal distinctiveness in songs of the screaming piha (*Lipaugus vociferans*), a suboscine songbird. *The Auk*, 125(4), 908–914. <https://doi.org/10.1525/auk.2008.07128>
- Giraldeau, L.-A., & Ydenberg, R. (1987). The center-edge effect: the result of a war of attrition between territorial contestants? *The Auk*, 104(3), 535–538. <https://doi.org/10.2307/4087559>
- Galeotti, P., & Pavan, G. (1993). Differential responses of territorial Tawny Owls *Strix aluco* to the hooting of neighbours and strangers. *Ibis*, 135(3), 300–304. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1993.tb02847.x>
- Grafe, T. U., & Bitz, J. H. (2004). Functions of duetting in the tropical boubou, *Laniarius aethiopicus*: territorial defence and mutual mate guarding. *Animal Behaviour*, 68(1), 193–201. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.11.003>
- Gill, S. A., & Stutchbury, B. J. M. (2006). Long-term mate and territory fidelity in neotropical buff-breasted wrens (*Thryothorus leucotis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61, 245–253. <https://doi.org/10.1007/s00265-006-0255-4>
- Hermann, H., & Meise, W. (1965). Untersuchungen zur Brutbiologie des Töpfervogels, *Furnarius r. rufus* (Gmelin), auf einer argentinischen Hacienda. *Abhandlungen und*

- Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins, NF, 10, 145, 117-152.*
- Heinze, J., Foitzik, S., Hippert, A., & Hölldobler, B. (1996). Apparent dear-enemy phenomenon and environment-based recognition cues in the ant *Leptothorax nylanderi*. *Ethology, 102*(3), 510–522. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1996.tb01143.x>
- Hack, M. A. (1997). The energetic costs of fighting in the house cricket, *Acheta domesticus* L. *Behavioral Ecology, 8*(1), 28–36. <https://doi.org/10.1093/beheco/8.1.28>
- Hall, M. L. (2000). The function of duetting in magpie-larks: conflict, cooperation, or commitment? *Animal Behaviour, 60*(5), 667–677. <https://doi.org/https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1517>
- Hyman, J. (2002). Conditional strategies in territorial defense: do Carolina wrens play tit-for-tat? *Behavioral Ecology, 13*(5), 664–669. <https://doi.org/10.1093/beheco/13.5.664>
- Hall, M. L. (2004). A review of hypotheses for the functions of avian duetting. *Behavioral Ecology and Sociobiology, 55*, 415–430. <https://doi.org/10.1007/s00265-003-0741-x>
- Hardouin, L. A., Tabel, P., & Bretagnolle, V. (2006). Neighbour–stranger discrimination in the little owl, *Athene noctua*. *Animal Behaviour, 72*(1), 105–112. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.09.020>
- Hothorn, T., Bretz, F., & Westfall, P. (2008). Simultaneous Inference in general parametric models. *Biometrical Journal, 50*(3), 346–363. <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/bimj.200810425>
- Hartig, F. (2020). *DHARMA: residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models. R Package Version 0.3.1.* <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>
- Jaeger, R. G. (1981). Dear enemy recognition and the costs of aggression between Salamanders. *The American Naturalist, 117*(6), 962–974. <https://doi.org/www.jstor.org/stable/2460574>
- Jin, L., Liang, J., Fan, Q., Yu, J., Sun, K., & Wang, H. (2020). Male Great Tits (*Parus major*) adjust dear enemy effect expression in different breeding stages. *Journal of Ornithology*. <https://doi.org/10.1007/s10336-020-01815-3>
- Lovell, S. F., & Lein, M. R. (2004a). Song variation in a population of Alder Flycatchers. *Journal of Field Ornithology, 75*(2), 146–151.

- <https://doi.org/10.1648/0273-8570-75.2.146>
- Lovell, S. F., & Lein, M. R. (2004b). Neighbor-stranger discrimination by song in a subsocial bird, the alder flycatcher, *Empidonax alnorum*. *Behavioral Ecology*, *15*(5), 799–804. <https://doi.org/10.1093/beheco/arh082>
- Lovell, S. F., & Lein, M. R. (2005). Individual recognition of neighbors by song in a subsocial bird, the alder flycatcher *Empidonax alnorum*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *57*(6), 623–630. <https://doi.org/10.1007/s00265-004-0884-4>
- Lenth, R. V. (2018). *emmeans: Estimated marginal means, aka least-squares means. R Package Version 1.2.4*. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>
- Morton, E. S. (1982). Grading, discreteness, redundancy and motivational-structural rules. In D. E. Kroodsma, & E. H. Miller (Eds.), *Acoustic communication in birds*. New York, NY: Academic Press.
- Müller, C. A., & Manser, M. B. (2007). ‘Nasty neighbours’ rather than ‘dear enemies’ in a social carnivore. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *274*(1612), 959–965. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0222>
- Moseley, D. L., & Wiley, R. H. (2013). Individual differences in the vocalizations of the buff-throated woodcreeper (*Xiphorhynchus guttatus*), a subsocial bird of neotropical forests. *Behaviour*, *150*(9–10), 1107–1128. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003079>
- Moser-Purdy, C., MacDougall-Shackleton, E. A., & Mennill, D. J. (2017). Enemies are not always dear: male song sparrows adjust dear enemy effect expression in response to female fertility. *Animal Behaviour*, *126*, 17–22. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.01.009>
- Mentesana, L., Moiron, M., Guedes, E., Cavalli, E., Tassinio, B., & Adreani, N. M. (2020). Defending as a unit: sex- and context-specific territorial defence in a duetting bird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *74*(9), 111. <https://doi.org/10.1007/s00265-020-02891-4>
- Olendorf, R., Getty, T., Scribner, K., & Robinson, S. K. (2004). Male red-winged blackbirds distrust unreliable and sexually attractive neighbours. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *271*(1543), 1033–1038. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2687>
- Odom, K. J., & Mennill, D. J. (2010). Vocal duets in a Nonpasserine: an examination of territory defence and neighbour–stranger discrimination in a neighbourhood of Barred owls. *Behaviour*, *147*(5/6), 619–639.

<https://doi.org/http://www.jstor.org/stable/27822141>

- Price, K., Boutin, S., & Ydenberg, R. (1990). Intensity of territorial defense in red squirrels: an experimental test of the asymmetric war of attrition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27(3), 217–222. <https://doi.org/10.1007/BF00180306>
- Pratt, A. E., & McLain, D. K. (2006). How dear is my enemy: intruder-resident and resident-resident encounters in male Sand Fiddler Crabs (*Uca pugilator*). *Behaviour*, 143(5), 597–617. <http://www.jstor.org/stable/4536364>
- Quirós-Guerrero, E., Rivera-Cáceres, K. D., Janeiro, M. J., Cresswell, W., & Templeton, C. N. (2020). Duet codes do not enhance neighbour recognition in two closely related species of duetting neotropical wrens. *Journal of Avian Biology*. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/jav.02615>
- Roper, J. J. (2005). Sexually distinct songs in the duet of the sexually monomorphic Rufous Hornero. *Journal of Field Ornithology*, 76(3), 234–236. <https://doi.org/10.1648/0273-8570-76.3.234>
- R Core Team. (2020). *R: A language and environment for statistical computing*. Retrieved from <https://www.r-project.org/>
- Stoddard, P. K. (1996). Vocal recognition of neighbors by territorial Passerines. In D. E. Kroodsma, & E. H. Miller (Eds.). *Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (pp. 356–374). Ithaca, NY: Cornell University Press.
- Seddon, N., & Tobias, J. A. (2006). Duets defend mates in a suboscine passerine, the warbling antbird (*Hypocnemis cantator*). *Behavioral Ecology*, 17(1), 73–83. <https://doi.org/10.1093/beheco/ari096>
- Shibuya, F. L. S., Braga, T. V., & Roper, J. J. (2015). The Rufous Hornero (*Furnarius rufus*) nest as an incubation chamber. *Journal of Thermal Biology*, 47, 7–12. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2014.10.010>
- Temeles, E. J. (1994). The role of neighbours in territorial systems: when are they “dear enemies”? *Animal Behaviour*, 47(2), 339–350. <https://doi.org/https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1047>
- Wiley, R. H., & Wiley, M. S. (1977). Recognition of neighbors’ duets by stripe-back wrens *Campylorhynchus nuchalis*. *Behaviour*, 62(1–2), 10–34. <https://doi.org/10.1163/156853977X00027>
- Westcott, D. A. (1997). Neighbours, strangers and male-male aggression as a determinant of lek size. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 40(4), 235–242. <https://doi.org/10.1007/s002650050338>

- Whiting, M. J. (1999). When to be neighbourly: differential agonistic responses in the lizard *Platysaurus broadleyi*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 46(3), 210–214. <https://doi.org/10.1007/s002650050611>
- Wiley, R. H. (2005). Individuality in songs of Acadian flycatchers and recognition of neighbours. *Animal Behaviour*, 70(1), 237–247. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.09.027>
- Weng, Y.-S., Yuan, H.-W., Yao, C.-T., & Hsieh, C.-F. (2012). Male and female Steere's liocichlas respond differently to solo and stereo duet playback. *Animal Behaviour*, 83(2), 487–493. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.11.024>
- Ydenberg, R. C., Giraldeau, L. A., & Falls, J. B. (1988). Neighbours, strangers, and the asymmetric war of attrition. *Animal Behaviour*, 36(2), 343–347. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(88\)80004-6](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(88)80004-6)
- Yoon, J., Sillett, T. S., Morrison, S. A., & Ghalambor, C. K. (2012). Breeding density, not life history, predicts interpopulation differences in territorial aggression in a passerine bird. *Animal Behaviour*, 84(3), 515–521. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.05.024>

Material suplementar

Tabela 1.S1 - Resultado dos modelos lineares mistos e generalizados ajustados para cada uma das oito variáveis respostas medidas em João-de-barro (*Furnarius rufus*), com o número de réplicas analisadas (n). Estão indicadas as transformações realizadas nas variáveis predictoras para aprimorar o ajuste dos modelos (log: log da base natural; raiz: raiz quadrada).

Variáveis resposta do tipo alerta	Preditor*	$\beta \pm EP$	z	p-valor
Vigilância Imediata (n=798)	Estranho	5.85±0.50	11.81	<0.001
	Vizinho	4.42±0.48	9.18	<0.001
	Não-reprodutiva	0.70±0.23	3.12	0.002
	Periferia	-0.70±0.21	-3.29	0.001
	Macho	-0.17±0.21	-0.79	0.429
	Número de vizinhos	0.04±0.22	0.19	0.849
	Distância entre territórios ^a	0.30±0.18	1.70	0.089
	Distância inicial ^a	-0.69±0.11	-6.01	<0.001
		$\beta \pm EP$	z	p-valor
Voo Imediato (n=798)	Estranho	6.31±1.05	6.04	<0.001
	Vizinho	4.50±1.04	4.32	<0.001
	Não-reprodutiva	-1.35±0.24	-5.53	<0.001

	Periferia	-1.02±0.22	-4.62	<0.001
	Macho	0.07±0.22	0.32	0.745
	Número de vizinhos	0.15±0.27	0.56	0.576
	Distância entre territórios ^a	0.48±0.21	2.30	0.022
	Distância inicial ^a	-0.70± 0.12	-5.68	<0.001
		$\beta \pm EP$	t	p-valor
Tempo de Vigilância (n=447)	Estranho	181.22±45.89	3.95	<0.001
	Vizinho	170.02±46.40	3.66	<0.001
	Não-reprodutiva	-34.02±11.25	-3.02	0.003
	Periferia	-16.95±10.67	-1.59	0.113
	Macho	7.44±10.48	0.71	0.478
	Número de vizinhos	5.96±8.53	0.70	0.485
	Distância entre territórios ^a	11.89±5.89	2.02	0.044
	Distância inicial ^a	-11.00±5.43	-2.02	0.044
		$\beta \pm EP$	t	p-valor
Log(Latência de voo+0.5) (n=481)	Estranho	-2.64±0.25	-10.66	<0.001
	Vizinho	-1.20±0.27	-4.49	<0.001
	Estranho x não-reprodutiva	1.38±0.39	3.54	<0.001
	Vizinho x não-reprodutiva	0.32±0.44	0.74	0.460

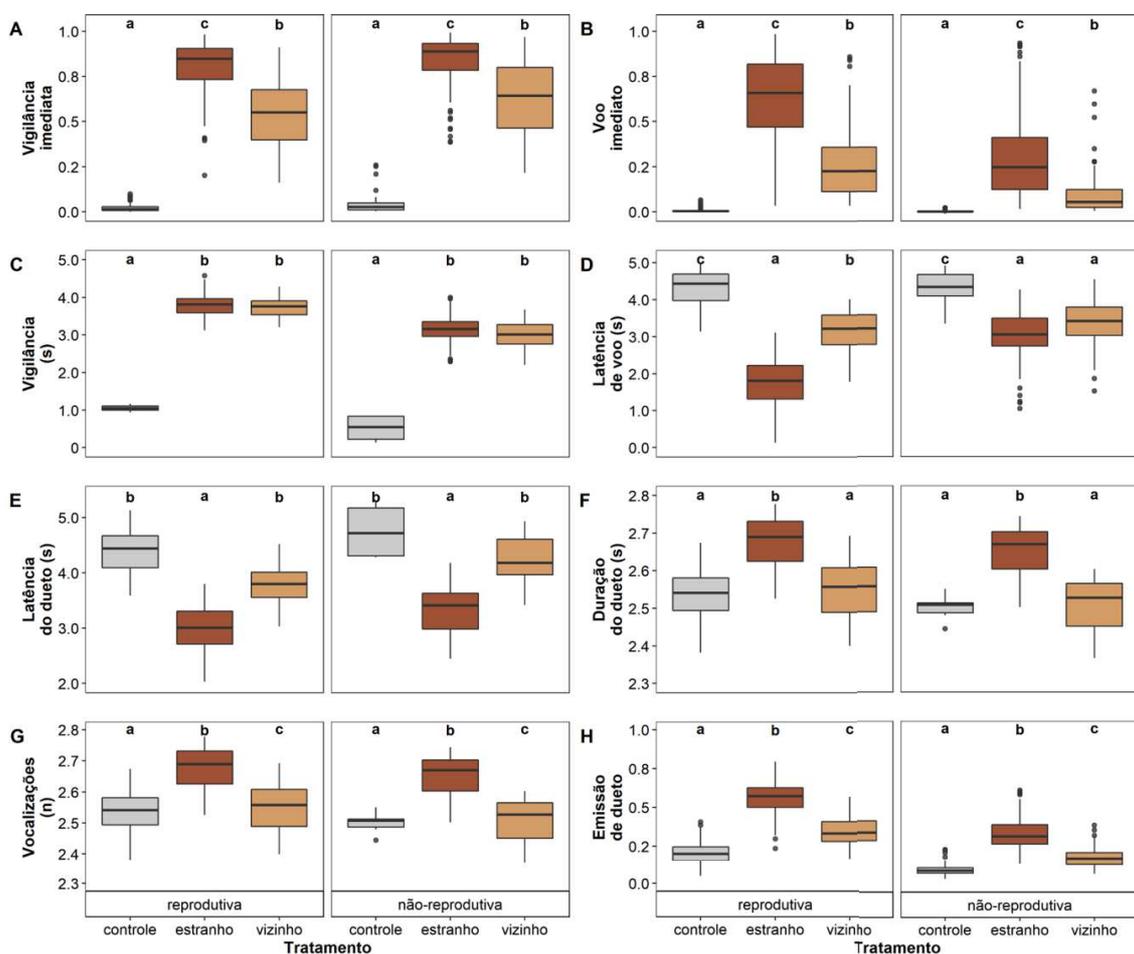
	Não-reprodutiva	-0.23±0.35	-0.65	0.518
	Periferia	0.59±0.13	4.42	<0.001
	Macho	0.00±0.13	0.02	0.986
	Número de vizinhos	-0.31±0.15	-2.07	0.039
	Distância entre territórios ^a	-0.33±0.11	-3.10	0.002
	Log(Distância inicial+0.5)	0.45±0.10	4.74	<0.001
Variáveis resposta do tipo acústica		β ± EP	t	p-valor
Log(Latência do Dueto)(n=249)	Estranho	-1.39±0.25	-5.47	<0.001
	Vizinho	-0.51±0.28	-1.81	0.071
	Não-reprodutiva	0.41±0.20	2.10	0.037
	Periferia	0.26±0.17	1.51	0.133
	Número de vizinhos	-0.01±0.19	-0.06	0.957
	Log(Distância entre territórios+0.5)	0.06±0.07	0.90	0.368
	Distância inicial ^a	0.16±0.09	1.80	0.0732
		β ± EP	t	p-valor
Raiz(Duração do Dueto) (n=249)	Estranho	0.16±0.06	2.77	0.006
	Vizinho	0.02±0.06	0.30	0.766
	Não-reprodutiva	-0.02±0.04	-0.56	0.574
	Periferia	-0.07±0.04	-1.89	0.060

	Macho	NA	NA	NA
	Número de vizinhos	-0.01±0.04	-0.26	0.793
	Distância entre territórios ^a	0.02±0.03	0.54	0.593
	Distância inicial ^a	0.00±0.02	0.01	0.995
		$\beta \pm EP$	z	p-valor
Número de vocalizações (n=798)	Estranho	1.13±0.16	7.04	<0.001
	Vizinho	0.56±0.18	3.08	0.002
	Não-reprodutiva	-0.60±0.12	-4.93	<0.001
	Periferia	-0.12±0.11	-1.15	0.249
	Macho	-0.06±0.11	-0.59	0.555
	Número de vizinhos	0.03±0.01	0.31	0.758
	Log(Distância entre territórios+0.5)	-0.03±0.04	-0.78	0.436
	Distância inicial ^a	-0.19±0.06	-3.20	0.001
		$\beta \pm EP$	z	p-valor
Emissão de Dueto (n=827)	Estranho	1.66±0.23	7.15	<0.001
	Vizinho	0.76±0.25	3.05	0.002
	Não-reprodutiva	-0.91±0.18	-5.07	<0.001
	Periferia	-0.28±0.17	-1.66	0.098
	Número de vizinhos	0.24±0.17	1.47	0.142

Distância entre territórios ^a	0.17±0.12	1.49	0.137
Distância inicial ^a	-0.30±0.09	-3.40	<0.001

*:Em todos os casos, os níveis de referência são o *playback* controle, centro do território e o período reprodutivo. a: variável centralizada e padronizada pelo desvio-padrão.

Figura 1.S1 - Respostas previstas da probabilidade de vigilância imediata (A), da probabilidade de voo imediato (B), Tempo de vigilância (C), log da latência até o primeiro voo (D), log da latência até o primeiro dueto (E), raiz quadrada da duração do dueto (F), número de vocalizações (G) e probabilidade de emissão do dueto (H) exibidas às simulações de interações territoriais com vizinho ou estranho de João-de-barro (*Furnarius rufus*) ou controle (*Pitangus sulphuratus*) nas estações reprodutiva e não-reprodutiva. Letras diferentes sobre os boxplots indicam diferenças significativas na comparação par-a-par a posteriori dentro de cada variável e estação ($p < 0,05$).



Capítulo 2: Área de vida, território, dispersão tardia e divórcio em *Furnarius rufus*

Uma versão deste trabalho será submetida à Acta Ornithologica como “Paulo S. Amorim, Pedro Diniz, Mariana F. Rossi, & André C. Guaraldo. Home-range, territory, delayed dispersal and divorce in the *Furnarius rufus*”.

Área de vida, território, dispersão tardia e divórcio em *Furnarius rufus*

Paulo S. Amorim¹, Pedro Diniz², Mariana Fonseca Rossi^{3,5} & André C. Guaraldo^{4,5}

1. Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia): Comportamento e Biologia Animal, Laboratório de Ecologia Comportamental e Ornitologia, Universidade Federal de Juiz de Fora, MG, Brazil. ORCID: <http://orcid.org/0000-0003-4979-8589>.
2. Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília, Brazil. ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3193-6376>.
3. Laboratório de Protozoologia, Departamento de Zoologia, Universidade Federal de Juiz de Fora, MG, Brazil. ORCID: <http://orcid.org/0000-0001-7573-5544>.
4. Laboratório de Ecologia Comportamental e Ornitologia, Departamento de Zoologia, Universidade Federal de Juiz de Fora, MG, Brazil. ORCID: <http://orcid.org/0000-0003-1705-2926>.
5. Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Conservação da Natureza, Universidade Federal de Juiz de Fora, Minas Gerais, Brazil.

Resumo

O tamanho da área de vida (*home-range*) e do território dos animais variam temporalmente em função da demanda de recursos e tipo de ambiente, podendo influenciar os movimentos de dispersão de coespecíficos. Comportamentos de dispersão tardia (*delayed dispersal*) e divórcio têm sido reportados em espécies de aves da região temperada, mas ainda é um tema desconhecido para muitas espécies neotropicais. Neste trabalho avaliamos a sazonalidade de *home-range*, território, *delayed dispersal* e divórcio ao longo das estações reprodutiva e não-reprodutiva de indivíduos de João-de-barro (*Furnarius rufus*), ave neotropical monogâmica comum em áreas rurais e urbanas. Estudando duas populações urbanas e uma rural da espécie, observamos *home-ranges* maiores no período reprodutivo e em ambiente urbano. Os territórios monitorados permaneceram estáveis ao longo do ano em uma das populações urbanas, mas foram

maiores no período não-reprodutivo em outra população urbana. Três eventos de *delayed dispersal* foram registrados em área urbana seguidos pelo estabelecimento dos jovens nas proximidades de seu sítio natal. Embora os dados evidenciem que os adultos detenham laços monogâmicos duradouros, observamos 26 eventos de divórcio ao longo de três anos de monitoramento. As chances de divórcio foram semelhantes entre os sexos, mas fêmeas foram mais substituídas na estação reprodutiva e machos na não-reprodutiva. Os resultados evidenciam que populações rurais e urbanas de João-de-barro utilizaram o habitat de forma distinta, como uma possível consequência da oferta local de recursos. A movimentação dispersiva dos jovens foi menor na área urbana comparada aos únicos valores conhecidos na literatura para uma população rural, sugerindo efeitos do ambiente nos padrões de dispersão. Além disso, os comportamentos de divórcio observados para fêmeas e machos sugerem estratégias reprodutivas distintas pelos sexos. Ainda que limitados a poucas populações habitantes de áreas muito distintas, os dados apresentados neste estudo preenchem lacunas importantes sobre a história natural de João-de-barro e fomentam questões distais possíveis de serem exploradas em estudos futuros.

Palavras-chave: história natural, territorialidade, dispersão natal, Neotropical, Furnariidae.

Introdução

Área de vida (*home-range*) e território são conceitos centrais para a compreensão dos padrões de movimentação dispersiva dos animais (Brown & Orians, 1970; Berkeley, 2005), sendo distintos entre si por serem áreas que contêm, respectivamente, recursos compartilháveis e de uso exclusivo pelos indivíduos (Odum & Kuenzler, 1955). Embora distintas, ambas as áreas estão sujeitas às variações temporais e espaciais de tamanho

em razão de vários fatores, como a densidade local de competidores (Morse, 1976), a pressão de predação (Tufto et al., 1996), o período da fenologia reprodutiva (Anich et al., 2010; van Beest et al., 2011) e a sazonalidade climática (Morellet et al., 2013). Essa última pode afetar o tamanho dessas regiões ao alterar a produtividade do habitat (Morellet et al., 2013) e a cobertura vegetal, a qual pode tanto alterar a mobilidade dos indivíduos como sua habilidade em se esconder de predadores (Berkeley, 2005; Wells et al., 2008). Além disso, atualmente há um amplo processo de urbanização das áreas naturais, frequentemente culminando em homogeneização biótica e simplificação do habitat alterado (Savard et al., 2000; McKinney, 2008). Assim, é plausível que populações de áreas urbanas e naturais difiram em seus padrões de uso do habitat. Embora tenhamos conhecimentos limitados sobre as diferenças de *home-range* e território para a maioria das espécies habitantes de áreas naturais ou rurais *versus* antrópicas (e.g., Westcott, 1997; McGowan, 2001), sabe-se que a qualidade da área modula o uso do habitat (Juárez et al., 2020) e os comportamentos de dispersão animal (Andreu & Barba, 2005).

Com a chegada da maturidade sexual, jovens de várias espécies de aves podem se dispersar do sítio natal (Greenwood & Harvey, 1982; Dingemanse et al., 2003) ou permanecerem nele, desfrutando dos benefícios do cuidado parental por um período estendido (Russell et al., 2004; Tarwater & Brawn, 2010; Gamero et al., 2014). Por gerar uma demanda conflitante entre reduzir a possibilidade de reprodução de jovens, mas sexualmente maduros, ao mesmo tempo em que aumenta sua sobrevivência, o comportamento de dispersão tardia (*delayed dispersal*) nos faz questionar (i) por que os jovens deixam os benefícios do cuidado parental estendido para se tornarem flutuantes, (ii) quando é melhor para estes indivíduos partirem e (iii) para onde eles devem ir (Ekman & Griesser, 2002; Wiens et al., 2006; Tarwater & Brawn, 2010). Apesar das

lacunas de dados empíricos para responder a essas perguntas para muitas espécies, é frequentemente assumido que a tomada de decisão dos indivíduos quanto a “permanecer em casa ao invés de se tornar um flutuante” é motivada por fatores ecológicos e biológicos, incluindo o número de competidores intraespecíficos no território (Wiens et al., 2006), a disponibilidade de territórios de qualidade (Komdeur, 1992) e o aumento da rejeição parental (Tarwater & Brawn, 2010).

Indivíduos adultos de muitas espécies, especialmente poligâmicas, dispersam entre sítios de reprodução com a chegada do período reprodutivo (Greenwood & Harvey, 1982; Ronce, 2007). Ainda que a monogamia social seja predominante em aves (Black, 1996), machos e fêmeas de muitas espécies podem reavaliar suas alianças a cada temporada reprodutiva e optarem pelo divórcio e dispersão em busca de novos parceiros (Choudhury, 1995). Em teoria, assume-se que divórcios são adaptativos quando é posterior a um sucesso reprodutivo deprimido pela falha de algum dos pares na execução de tarefas reprodutivas (Coulson & Thomas, 1983) ou quando alguns destes indivíduos têm a oportunidade de palear com indivíduos de melhor qualidade (Ens et al., 1993). Por criar uma demanda conflitante entre os benefícios de um pareamento já concretizado e as chances de perder uma temporada reprodutiva vagando entre territórios, os divórcios só são adaptativos quando sua ocorrência advém da vontade dos indivíduos pareados e não de ações estocásticas, como a morte do parceiro e usurpação territorial por competidor (Culina et al., 2015).

A família Furnariidae é composta por aves neotropicais com sistemas territoriais e reprodutivos altamente heterogêneos, sendo representados por 304 espécies distribuídas em 69 gêneros (Winkler et al., 2020). Nesta família destaca-se o João-de-barro (*Furnarius rufus*), ave forrageira de solo, de canto sexualmente distinto e em dueto, territorialista ao longo do ano todo e que habita áreas abertas rurais e urbanas

(Fraga, 1980). Além de aparentemente manter laços monogâmicos duradouros, o João-de-barro apresenta extenso cuidado parental e *delayed dispersal* caracterizada pela expulsão da prole pelos parentais na iminência da nova estação reprodutiva (Fraga, 1980; Bobato, 2012). Até o momento são conhecidos alguns dos mecanismos distais do sistema reprodutivo (Rodriguez & Roper, 2011; Shibuya et al., 2015) e territorial da espécie (Diniz et al., 2018, 2019), mas permanecem pouco conhecidos os comportamentos de *delayed dispersal*, divórcio e tamanho da área de uso da espécie, sendo as descrições existentes concentradas na literatura cinza (Sabino, 2015) ou carentes de detalhes e restritas a uma única população rural na Argentina (Fraga, 1980).

Para preencher estas lacunas, estimamos *home-range* e território de casais de João-de-barro em áreas urbanas e rurais ao longo da estação reprodutiva e não-reprodutiva, descrevendo a duração das alianças, a ocorrência de *delayed dispersal* e de divórcio. Especificamente, e assumindo que o uso do habitat da espécie é determinado pela sua estrutura (Smith & Shugart, 1987) e qualidade (Juárez et al., 2020), avaliamos (i) se *home-range* e território dos casais de João-de-barro variam com a fenologia reprodutiva, sendo maiores no período reprodutivo, quando há maior demanda por recursos (Anich et al., 2010) e (ii) se *home-range* e território diferem entre populações, sendo esperada uma área maior em ambiente urbano devido à escassez de recursos provocada pela homogeneização biótica neste ambiente (McKinney, 2008). Adicionalmente, e considerando que divórcios em João-de-barro possam ocorrer como uma tática pós-avaliativa da performance do parceiro na estação anterior (Coulson & Thomas, 1983), também avaliamos (iii) se a ocorrência de divórcios se relaciona à fenologia reprodutiva, sendo mais frequente no período reprodutivo, que coincide com o período de maior abundância de potenciais parceiros (i.e., consequência da dispersão natal de jovens, Fraga, 1980). Por fim, avaliamos (iv) se há variação na proporção de

machos e fêmeas que abandonam seu território, prevendo que fêmeas sejam mais propensas a reverem suas alianças e optarem por deixar seu parceiro e território para buscarem companheiros de melhor qualidade (Cézilly et al., 2000).

Métodos

Procedimentos gerais

Os trabalhos de campo foram conduzidos em duas áreas urbanas: no campus da Universidade Federal de Juiz de Fora (UFJF) e seu entorno (sítio 1), localizado no sudeste do Brasil (21°46'37.0"S, 43°22'08.3" W) e no Campus da Universidade de Brasília (UnB; sítio 2), na região central do Brasil (15°45'46.9 "S, 47°52'12.0"W). Também usamos dados do único estudo com os dados de interesse para este estudo, especificamente realizado em áreas rurais no Pantanal de Mato Grosso (16°16'03.8"S 56°37'36.6"W, sítio 3; Sabino, 2015). No sítio 1, conduzimos esforços diários para identificar casais João-de-barro e jovens que ainda estavam em seu território natal. Todas as capturas no local ocorreram durante os períodos pré-reprodutivo (julho) e reprodutivo (i.e., período copulatório e incubatório; agosto a setembro) em 2019 usando o protocolo de rede-de-neblina de elevação (capítulo 3, Amorim et al., *in press*). No sítio 2, capturamos e marcamos adultos incubando ovos ou jovens ainda no ninho em 2013, 2014 e 2015 seguindo recomendações de Braga et al. (2014) e Shibuya et al. (2015). No sítio 3, os pesquisadores capturaram e marcaram os indivíduos ao longo da estação não-reprodutiva e reprodutiva (janeiro a outubro) em 2013 (Sabino, 2015). Discriminamos juvenis de adultos apenas nos sítios 1 e 2, tomando como base fenótipos típicos da idade, como bico curto, escuro e penas corporais mais claras em relação aos adultos (Fraga, 1980). Atribuímos o sexo aos indivíduos após a análise de sexagem molecular (sítio 2, ver detalhes em Diniz et al., 2019) ou analisando espectrogramas de

vocalização (sítio 1; Roper, 2005) usando o software Audacity (versão 2.1.2, <https://www.audacityteam.org/>).

***Home-range* e território**

Delimitamos o *home-range* (sítios 1 e 3) e território (sítios 1 e 2) dos casais registrando as coordenadas de atividade dos indivíduos. No sítio 1, conduzimos observações *ad libitum* (Altmann, 1974) para cada par ($n = 10$) por uma hora por 7 dias de observações distribuídos ao longo de 3 meses durante o período reprodutivo (i.e., período de acasalamento e incubação) e 2 meses no período não-reprodutivo (i.e., período de cuidado parental fora do ninho). No sítio 2, observamos cada par ($n = 11$) por uma hora por 15 dias distribuídos ao longo de 7 meses ($n = 11$ pares) (ver detalhes em Diniz et al., 2018). Dados para *home-range* em área rural obtidos na literatura cinza consistiu de sessões diárias de observação conduzidas no período reprodutivo e não-reprodutivo (sítio 3; ver detalhes em Sabino, 2015). Os registros foram feitos quando os pesquisadores localizaram pelo menos um dos proprietários do território (sítio 1) ou ambos os proprietários do território (sítios 2 e 3). No sítio 1 registramos as coordenadas de locais de forrageamento, repouso ou empoleirado para delimitação de *home-range* a cada dois minutos. No sítio 3, foram registradas as coordenadas de *home-range* a cada deslocamento superior a 10 m ou a cada 5 min. Nos sítios 1 e 2 registramos, independente do intervalo de ocorrência, todas as coordenadas em que as aves realizaram os seguintes comportamentos territoriais: luta com coespecífico e emissão de canto solo ou dueto. As coordenadas foram registradas usando Get Geo-Coordinates v. 1.0.1 (sítio 1), GPS Status 3.0.4 App para sistema Android (sítio 2) e Garmin eTrex 30 GPS (sítio 3).

Dispersão tardia e divórcio

Para registrar os eventos de dispersão de jovens e divórcio de adultos no sítio 1, rastreamos a movimentação de cada indivíduo a partir do centro do território (i.e., posição do ninho). Sempre que um indivíduo anilhado desapareceu destas áreas procuramos exaustivamente por ele em um raio de ~ 1 km a partir dos limites do seu *home-range* (i.e., raio $\sim 50\%$ maior do que a distância máxima de dispersão registrada na espécie; Fraga, 1980). Assim que localizamos um indivíduo, mapeamos seu território e *home-range* conforme descrito na seção anterior. Sempre que possível registramos se o indivíduo observado estava pareado e a identificação do par (i.e., sequência de anilhas coloridas). Para registro dos divórcios no sítio 2, monitoramos os territórios desde que anilhamos a primeira ave adulta (outubro de 2013) e até o final do estudo (dezembro de 2015). A localização dos territórios no sítio 2 permaneceram estáveis e nos permitiram monitorá-los mesmo quando algum dos parceiros originais foi substituído por indivíduos não marcados. Após localizar os pares adultos, monitoramos os territórios por 10 minutos em intervalos de dias variáveis (média \pm DP = 49.56 ± 77.80 dias, intervalo: 0 - 380, n = 495 visitas, 44 territórios) por 558 ± 203 dias (média \pm DP, intervalo: 21 - 820) durante os períodos não-reprodutivo (janeiro a agosto, n = 244 visitas) e reprodutivo (setembro a dezembro, n = 295 visitas).

Análise de dados

Para estimar *home-range* e o território de cada par, foi utilizado o método do mínimo polígono convexo (MPC 95%) (Odum & Kuenzler, 1955) implementado no pacote *adehabitatHR* (Calenge, 2006). Para delimitar os territórios, consideramos apenas as coordenadas relacionadas aos comportamentos territoriais (i.e., briga, canto solo e dueto). Para avaliar se houve variação sazonal dos tamanhos de *home-range* e território de acordo com a fenologia de reprodução (i.e., estação reprodutiva vs. não-reprodutiva) e entre populações estudadas (i.e., *home-range* no sítio 1 vs. 3; território no sítio 1 vs. 2)

executamos, respectivamente, um teste t pareado ou um teste de Wilcoxon de duas amostras pareadas e um teste de Wilcoxon de duas amostras não-pareadas. Executamos testes qui-quadrado para verificar a dependência da taxa de ocorrência de divórcio entre os períodos (i.e., reprodutiva vs. não-reprodutiva) e sexo dos indivíduos. Delineamos visualmente os limites territoriais e o deslocamento dos jovens e adultos divorciados nos sítios 1 e 2 (ver Sabino, 2015 para o sítio 3) usando os pacotes `sp` (Pebesma & Bivand, 2005), `rgdal` (Bivand et al., 2019), `geobr` (Pereira & Gonçalves, 2020), `rio` (Chan, 2018) e `ggplot2` (Wickham, 2016). Todas as análises foram realizadas em ambiente R versão 4.0.0 (R Core Team, 2020) assumindo $\alpha = 0,05$.

Resultados

Foram monitorados 39 casais adultos para estimativa do *home-range* e território, sendo 10 no sítio 1 (ambas as áreas) entre 2019-2020 e 11 no sítio 2 (território) entre 2013-2015 (Tabela 2.1). Dezoito casais observados entre 2013-2014 por Sabino (2015) compuseram a amostragem de *home-range* do sítio 3 (Tabela 2.1). Adicionalmente, monitoramos entre 2013-2015 a duração das alianças de 44 casais no sítio 2 e a movimentação dispersiva de seis jovens (2 fêmeas, 2 machos, 2 de sexo indeterminado) entre agosto e novembro de 2019 no sítio 1.

Home-range e território

Os indivíduos dos sítios 1 e 3 apresentaram *home-ranges* significativamente menores no período não-reprodutivo (sítio 1: $V=0$, $p=0.002$; sítio 3: $V=104$, $p=0.01$, Fig. 1, Tabela 2.2). Além disso, observamos que o *home-range* diferiu entre áreas, tendo sido significativamente maior no sítio 1 (urbano) em comparação ao sítio 3 (rural) tanto no período reprodutivo ($W=133$, $p=0.001$) como no não-reprodutivo ($W=126.5$, $p=0.005$). Os territórios permaneceram estáveis entre períodos no sítio 1 ($t=-1.85$, $df=9$, $p=0.097$;

Fig. 2.1, Tabela 2.2), mas foram significativamente maiores na estação não-reprodutiva no sítio 2 ($t=-5.44$, $df=10$, $p<0.001$; Fig. 2.1, Tabela 2.2). Em média, e em comparação ao sítio 2, os territórios foram maiores no sítio 1 no período reprodutivo ($W=94$, $p=0.005$), mas menores no período não-reprodutivo ($W=16$, $p=0.005$).

Tabela 2.1 - Total de coordenadas registradas para delimitar *home-range* e território de casais de João-de-barro (*Furnarius rufus*) em três localidades no Brasil (Sítio 1: Juiz de Fora/MG; Sítio 2: Brasília/DF; Sítio 3: Pantanal/MT) nas estações reprodutiva e não-reprodutiva. As porcentagens indicam a proporção de registros associados a comportamento de demarcação territorial (e.g., brigas, canto solo e em dueto) que foram obtidas apenas nos sítios 1 e 2.

Sítio	Reprodutiva	Não-reprodutiva	Total
1	1385 (25.6%; n=10 casais)	661 (54.2%; n=10 casais)	2046
2	149 (100%; n=11 casais)	532 (100%; n=11 casais)	681
3	41 (n=18 casais)	55 (n=18 casais)	96

Tabela 2.2 - Tamanho médio \pm DP (ha) de *home-range* e território de casais de João-de-barro (*Furnarius rufus*) estimados nas estações reprodutiva e não-reprodutiva das populações estudadas de Juiz de Fora (Sítio 1), Brasília (Sítio 2) e Pantanal (Sítio 3). n = número de casais monitorados.

Sítio	Estação	<i>Home-range</i> (amplitude; n)	Território (amplitude; n)
1	Reprodutiva	1.5 \pm 0.7 (0.5-2.9; 10)	0.7 \pm 0.5 (0.2-1.9; 10)
	Não-reprodutiva	0.8 \pm 0.4 (0.3-1.2; 10)	0.5 \pm 0.2 (0.2-0.8; 10)
2	Reprodutiva	-	0.2 \pm 0.1 (0.1-0.5; 11)
	Não-reprodutiva	-	0.8 \pm 0.3 (0.3-1.3; 11)
3	Reprodutiva	0.7 \pm 0.5 (0.3-2; 18)	-
	Não-reprodutiva	0.4 \pm 0.3 (0.2-1.5; 18)	-

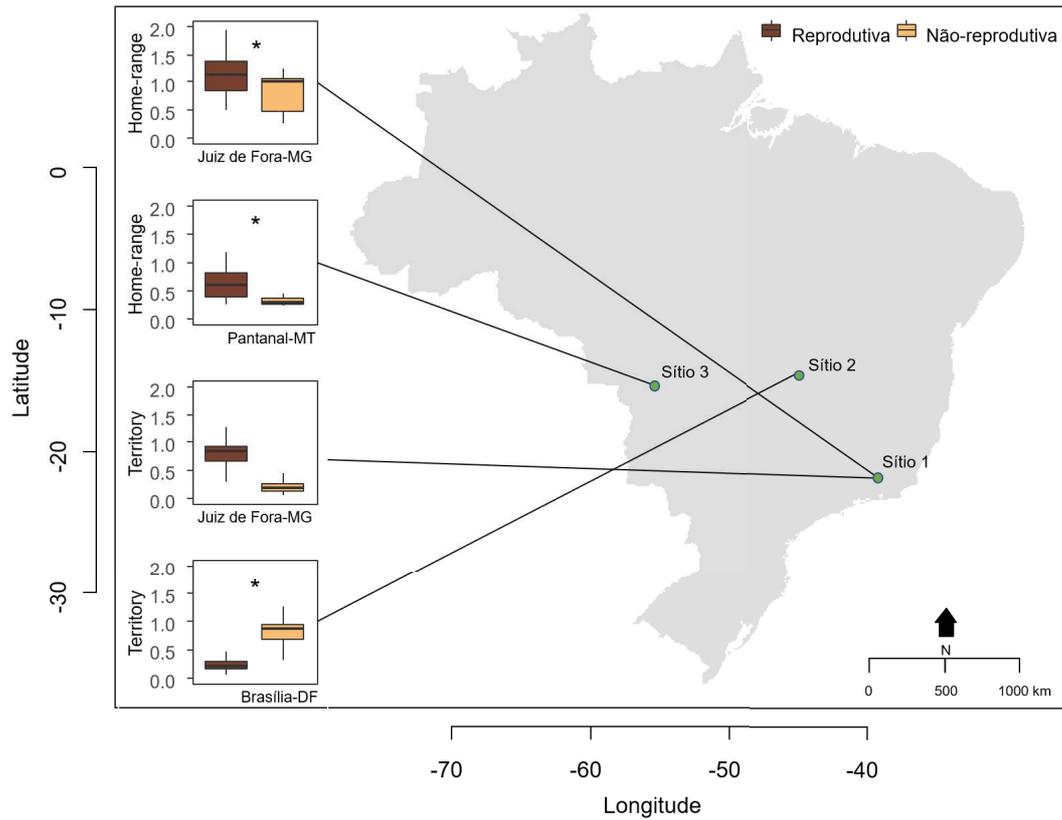


Figura 2.1 - *Home-range* e território (ha) dos casais de João-de-barro (*Furnarius rufus*) das populações dos sítios 1 (n=10), 2 (n=11) e 3 (n=18) medidos durante as estações reprodutiva e não-reprodutiva. *: áreas com diferenças significativas de tamanho entre estações ($p < 0,05$).

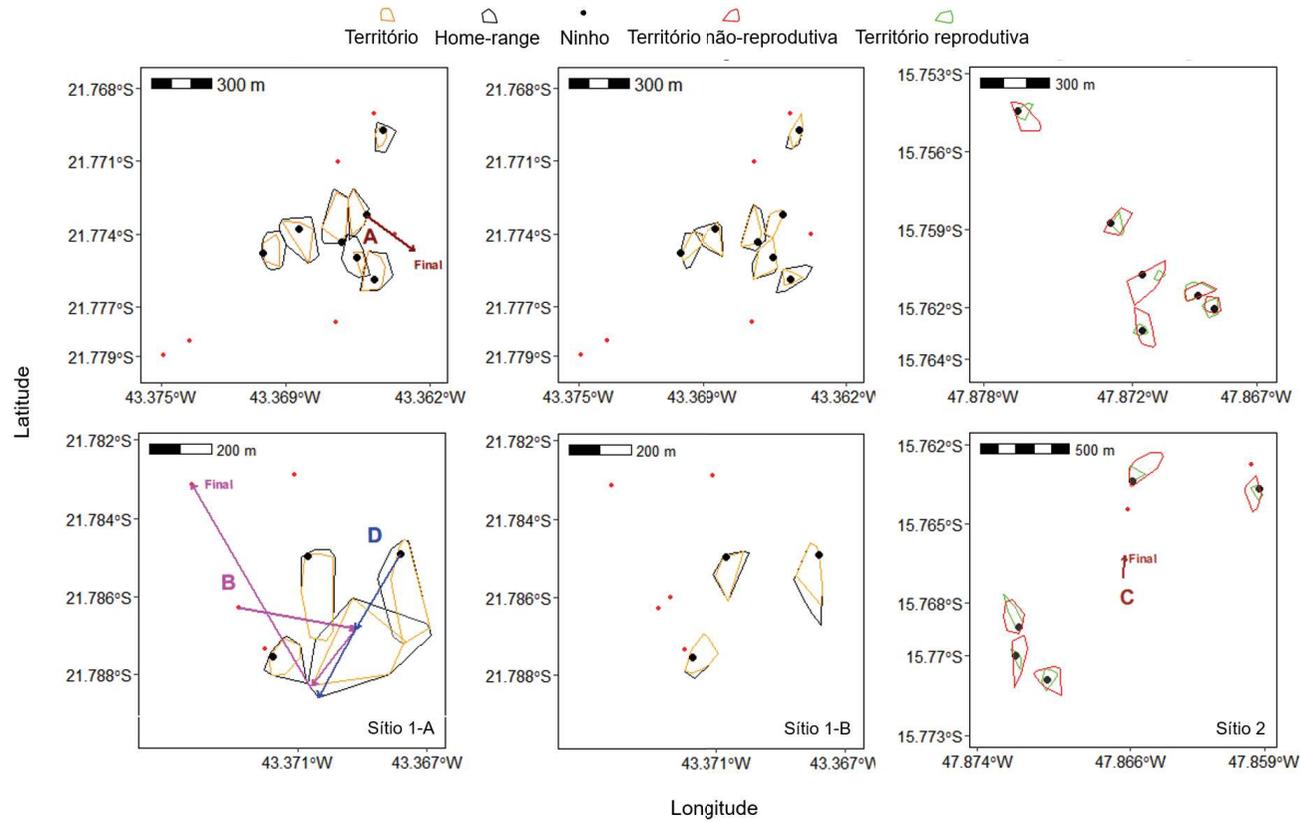


Figura 2.2 - Mapas de distribuição de *home-range* e território de casais de João-de-barro (*Furnarius rufus*) da população do sítio 1 (Juiz de Fora/MG) nas estações reprodutiva (Sítio 1A) e não-reprodutiva (Sítio 1-B) e territórios no sítio 2 (Brasília/DF) em ambas as estações. As setas indicam a movimentação dispersiva dos jovens (A, B e C) e macho adulto divorciado (D) dos sítios 1 e 2 a partir do centro dos seus territórios de origem na estação reprodutiva. Pontos vermelhos sinalizam territórios existentes, mas não amostrados.

Dispersão tardia

No sítio 1 registramos em novembro de 2019 a dispersão de um jovem de sexo não identificado (indivíduo A; Fig. 2.2) e uma fêmea (indivíduo B; Fig. 2.2), os quais dispersaram respectivamente para uma distância máxima de 383 m e 401 m do centro dos seus territórios natais. No sítio 2, registramos a dispersão de um macho que deixou o sítio natal no início de setembro de 2014 e foi observado estabelecendo território a 82 m do seu sítio natal (indivíduo C; Fig. 2.2). Em seus novos territórios, os três jovens foram observados pareados e engajados em atividades de defesa territorial (detalhes no Material Suplementar), sendo que o jovem “A” foi observado pareado com um indivíduo não-anilhado (casal AX) em um local inacessível, o que impediu seu mapeamento. A jovem fêmea “B” parou com um macho adulto anilhado “D” (casal BD; Fig. 2.2) e utilizou um *home-range* de 5.9 ha e um território de 2.3 ha nas imediações do antigo território de D por ~20 dias (4 a 23 de outubro de 2019). Após um período desaparecido, a jovem B foi observada pareada com um indivíduo não-marcado e defendendo um território a 383 m do seu sítio natal no final dos períodos reprodutivo de 2019 (dezembro) e não-reprodutivo subsequente (abril de 2015). O indivíduo C foi observado pareado e defendendo território no período reprodutivo (setembro de 2014) e não-reprodutivo subsequente (abril de 2015).

Divórcio

Registramos no sítio 1 o divórcio de dois casais na estação reprodutiva, contudo, 20% dos casais monitorados (n=10) manteve seus parceiros iniciais por <1 ano, enquanto os demais permaneceram pareados por ≥ 1 ano. No primeiro evento registrado, observamos o desaparecimento de uma fêmea na estação reprodutiva em 18 de novembro de 2019, com rápido pareamento do macho divorciado. No momento da captura desta fêmea,

observamos seu baixo peso em comparação à média \pm DP da população de estudo (45 g *versus* 55,1 \pm 7,1 g), claras limitações vocais (i.e., respondia às vocalizações do seu parceiro com sinal falhado), além de incomum desgaste elevado das penas de voo para aquela época do ano em comparação a outros indivíduos capturados. No segundo caso de divórcio (detalhes no Material Suplementar), observamos o deslocamento de um macho (indivíduo D) para uma área a 283 m do seu antigo território em 4 de outubro de 2019, onde parou com uma fêmea que havia recentemente realizado sua dispersão natal (indivíduo B; movimento descrito acima). Quatro dias depois, observamos que a antiga parceira do indivíduo D estava pareada com um macho não-anilhado. Nessa ocasião, este casal perseguiu ($n = 1$) e emitiu dueto ($n = 2$) contra o indivíduo D quando este forrageava no local.

No sítio 2 foram registrados 24 eventos de divórcios ($n = 10$ substituição de fêmeas, $n = 14$ substituição de machos) ao longo dos três anos de estudo, sendo baixa em relação ao total de casais monitorados a proporção de casais que divorciaram ao menos uma vez na população (43% divorciados, $n = 19$ casais). Apenas 5% dos casais mantiveram seus parceiros iniciais por <1 ano, 36% por até um ano, 34% por 2 anos ou mais e 25% por 3 anos ou mais. Nesse sítio, observamos proporções equitativas de eventos de divórcios tanto entre estações ($n = 12$ em cada) quanto entre sexos (42% em fêmeas, $n = 10$; 58% em machos, $n = 14$). Entretanto, observamos uma proporção maior de substituição de fêmeas na estação reprodutiva (70% reprodutiva, $n = 7$; 30% não-reprodutiva, $n = 3$, $\chi = 16$, $df = 1$, $p = <0.001$) e de machos na estação não-reprodutiva (36% reprodutiva, $n = 5$; 64% não-reprodutiva, $n = 9$; $\chi = 7.84$, $df = 1$, $p = <0.005$). Ainda no sítio 2, observamos a ocorrência de múltiplos divórcios em cinco territórios (detalhes no Material Suplementar).

Discussão

Home-range e território

Em nossas populações de estudo, o *home-range* dos casais de João-de-barro habitantes de região rural e urbana foi significativamente maior na estação reprodutiva, sendo menor para a população rural (sítio 3) comparada à população urbana (sítio 1). Além de revelarmos em detalhes e contrastarmos pela primeira vez o *home-range* de populações de João-de-barro habitantes de área rural e urbana, nossas observações sugerem que a espécie reduz seu *home-range* na estação não-reprodutiva independentemente do habitat (i.e., rural ou urbano), possivelmente para minimizar a exposição a predadores (Thompson & Fritzell, 1989). Sabino (2015), a qual investigou o *home-range* da espécie em regiões rurais no Pantanal (sítio 3 neste estudo), observou que a redução de *home-range* de casais de João-de-barro coincidiu com o período de maior pluviosidade, quando há inundação das áreas nessa região. Embora inundações não sejam observadas no sítio 1, sugerimos de forma não-excludente que a maior precipitação no local neste período (período chuvoso: outubro a março; seco: abril a setembro; Ferreira, 2012) pode afetar indiretamente o *home-range* ao reduzir a mobilidade dos indivíduos devido ao crescimento de vegetação (Wells et al., 2008; Corrêa, 2011) ou ao aumentar a densidade local de presas (Araújo, 2013; Sabino, 2015), dispensando grandes deslocamentos dos indivíduos durante o forrageamento.

Com relação ao território, observamos ausência de variação entre estações para a população do sítio 1 e aumento significativo na estação não-reprodutiva no sítio 2. Em contraste, os indivíduos estabeleceram territórios maiores na estação reprodutiva no sítio 1 quando comparado à população do sítio 2 que, de forma oposta, defenderam territórios maiores na estação não-reprodutiva (Tabela 2.2, Figura 2.1). Embora Fraga (1980) tenha sugerido relativa estabilidade nos tamanhos territoriais da espécie, em seu estudo não são apresentadas evidências quantitativas para esta afirmação. No presente

trabalho, explicitamos as variações no tamanho do território entre estações e entre populações do João-de-barro, suportando em parte a afirmação de Fraga (1980). Assim, nossos resultados evidenciam a possibilidade de variação no uso do habitat pelo João-de-barro, potencialmente em razão da qualidade da área (Smith & Shugart, 1987), a qual pode, por sua vez, afetar o tamanho do território a depender da necessidade dos proprietários e da disponibilidade de recursos. Alternativamente, não desprezamos a possibilidade da variação no uso do habitat pelo João-de-barro ser resultante de fatores não controlados, como a variação temporal (i.e., sítio 1: 2019-2020, sítio 2: 2015, sítio 3: 2013-2014) entre as amostragens e espacial entre as populações estudadas (i.e., Figura 2.1). Estudos futuros podem endereçar melhor as hipóteses levantadas neste trabalho, comparando múltiplas populações de João-de-barro habitantes de áreas rurais e urbanas próximas entre si e avaliando se a variação no uso do habitat ocorre em função da estrutura da vegetação e da oferta local de alimento ou em função de variáveis atuantes em escalas mais regionais.

Dispersão tardia

As dispersões dos jovens de João-de-barro no período reprodutivo descritas nesse estudo dobram o conhecimento existente sobre o tema para a espécie ($n=3$; Fraga, 1980) e corroboram a ocorrência do comportamento de *delayed dispersal* (Fraga, 1980). Embora dados quantitativos de dispersão natal sejam escassos para a maioria das espécies de aves, a distância de dispersão dos indivíduos é reconhecidamente afetada pela competição intraespecífica (McCarthy, 1997), disponibilidade de recursos (Aguillon & Duckworth, 2015), estrutura da vegetação e padrões de uso do habitat (Berkeley, 2005). Nos três casos reportados neste estudo, observamos que os jovens estabeleceram territórios finais a distâncias bem menores (401 m, 383 m e 82 m) do que a distância máxima reportada para a espécie (600 m; Fraga 1980) em ambiente rural,

sugerindo espaço para abordagens futuras que comparem diferenças no padrão de dispersão natal do João-de-barro entre ambientes urbanos e rurais e/ou entre populações de localidades distintas.

Nas populações dos sítios 1 e 2, jovens dispersantes de João-de-barro estabeleceram territórios próximos aos de seus parentais. O assentamento de jovens nas proximidades de seus sítios natais pode ser determinado pela disponibilidade local de territórios (e.g., Wiens et al., 2006), mas este é um parâmetro que permanece desconhecido nas populações monitoradas neste estudo. Em termos adaptativos, este comportamento é benéfico pois reduz as chances de predação de indivíduos durante eventos de dispersão para locais distantes e desconhecidos (Yoder et al., 2004), além de possivelmente envolver menores custos territoriais ao fomentar o estabelecimento de laços de “querido inimigo” (Fisher, 1954), já identificado via reconhecimento social do dueto da espécie (Capítulo 1, Amorim et al., *in prep*). Em adição, jovens de João-de-barro detêm altas taxas de sobrevivência em seu primeiro ano de vida (Fraga, 1980), sugerindo que os jovens marcados em nosso estudo e que não foram mais reavistados podem ter se dispersado e estabelecido territórios em áreas além do nosso raio de busca (e.g., Andreu & Barba, 2005). Investigações futuras utilizando rádio-telemetria poderão preencher esta lacuna, principalmente se associadas a quantificações da densidade local de territórios ocupados e vacantes e se analisarem a distância de dispersão de jovens em função da heterogeneidade do habitat (e.g., rurais heterogêneos vs. urbanos).

Divórcio

Embora os casais de João-de-barro monitorados neste estudo tenham estabelecido laços monogâmicos duradouros variando entre um e três anos, observamos a ocorrência de divórcios independentemente do período da fenologia reprodutiva. Ainda que machos e fêmeas tenham apresentado proporções semelhantes de divórcios, machos se

divorciaram com maior frequência no período não-reprodutivo, possivelmente melhorando suas chances de sucesso de acasalamento para a próxima estação. As fêmeas, em contraste, se divorciaram em maior proporção no período reprodutivo, período caracterizado pela maior disponibilidade de indivíduos na população devido aos movimentos de dispersão natal (Fraga, 1980), consequentemente potencializando as chances de pareamento dessas fêmeas. Divergindo de sistemas nos quais as fêmeas são mais propensas a se divorciarem (Otter & Ratcliffe, 1996), essa variação intersexual nos comportamentos de divórcio em João-de-barro revela que divórcios na espécie podem ser motivados por interesses sexuais. Embora nossas observações impeçam conclusões causais sólidas sobre os divórcios observados (Coulson e Thomas, 1983; Ens et al., 1993), elas explicitam que táticas distintas são adotadas pelos sexos à tomada de decisão de divórcio e justificam estudos futuros mais aprofundados sobre o tema na espécie. Acompanhamento de longa duração de populações de João-de-barro poderá esclarecer essa questão avaliando se a razão sexual dos dispersantes no período reprodutivo é semelhante e porque machos se divorciam em maior proporção no período não-reprodutivo.

Ainda que as hipóteses de que o baixo sucesso reprodutivo (Coulson & Thomas, 1983) e a busca por parceiros de melhor qualidade (Ens et al., 1993) pareçam razoáveis para explicar ocorrências de divórcio em João-de-barro, devemos considerar também a possibilidade dos divórcios na espécie serem resultantes da competição intraespecífica (*forced divorce hypothesis*, Choudhury, 1995) e morte do parceiro (Andreu & Barba, 2005). Estas alternativas tornam-se interessantes em futuros estudos, especialmente quando consideramos nossos registros de um macho divorciado (indivíduo D) sendo perseguido pelo seu substituto nas imediações do seu antigo território e o desaparecimento de uma fêmea com saúde física comprometida (e.g., baixo peso,

desgaste das penas). Por fim, esperamos que os resultados deste estudo suscitem estudos futuros que sigam preenchendo as lacunas de conhecimento persistentes na história natural do João-de-barro, especialmente em relação aos mecanismos causais de divórcio (Choudhury, 1995; Andreu & Barba, 2005; Culina et al., 2015), das variações espaciais e populacionais dos padrões de *home-range*, território e dispersão natal de jovens, bem como a influência, em diferentes escalas espaciais, de fatores bióticos e abióticos sobre estes parâmetros da história de vida da espécie.

Agradecimentos

Os autores agradecem ao ICMBio e ao CEMAVE pelas licenças de captura e marcação e anilhas e o comitê de ética local (CEUA-UFJF), que aprovou todos os procedimentos de campo. Agradecemos também aos Srs. Wyller (Dia de Bola) e Glauco (SESI Campestre) que gentilmente autorizaram as atividades de campo nos locais que administram. Este estudo foi financiado em parte pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código Financeiro 001, pela *Association of Field Ornithologists* via *E. Alexander Bergstrom Memorial Research Award* e pela *Animal Behavior Society* via *ABS Student Research Grants*. Os autores estão em dívida com Lilian T. Manica e Miguel Â. Marini pelo fornecimento de alguns dos equipamentos e aos voluntários Fábio Palacio, Paula Neto, Mariana Oliveira, Polônia Nunes, Lucas Morgado e Clarissa Vidal que auxiliaram no trabalho de campo.

Referências

- Altmann, J. 1974. Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour* 49, 227–267. <https://www.jstor.org/stable/4533591>
- Andreu, J., & Barba, E. 2005. Breeding dispersal of Great tits *Parus major* in a homogeneous habitat: effects of sex, age, and mating status. *Ardea* 94, 45–5

- Anich, N. M., Benson, T. J., & Bednarz, J. C. 2010. Factors influencing home-range size of Swainson's warblers in Eastern Arkansas. *The Condor* 112, 149–158. <https://doi.org/10.1525/cond.2010.080103>
- Araújo, W. 2013. A importância de fatores temporais para a distribuição de insetos herbívoros em sistemas Neotropicais. *Revista da Biologia* 10, 1–7. <https://doi.org/10.7594/revbio.10.01.01>
- Aguillon, S.M., Duckworth, R.A. 2015. Kin aggression and resource availability influence phenotype-dependent dispersal in a passerine bird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 69, 625–633. <https://doi.org/10.1007/s00265-015-1873-5>
- Black, J. M. 1996. *Partnerships in Birds: the Study of Monogamy*. Oxford University Press, Oxford.
- Brown, J. L., & Orians, G. H. 1970. Spacing Patterns in Mobile Animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1, 239–262. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.01.110170.001323>
- Berkeley, L. 2005. The postfledging ecology of Dickcissels (*Spiza americana*). Thesis. University of Nebraska, Omaha, USA.
- Bobato, R. 2012. Cuidado parental pós saída do ninho em João-de-barro (*Furnarius rufus*). Monography. Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brasil.
- Braga, T. V.; Shibuya, F. L.; Cerboncini, R. A.; Roper, J. J. 2014. An improved method for capturing cavity-nesting birds tested with the Rufous Hornero (*Furnarius rufus*). *Ornitologia Neotropical*, 25: 389-396.
- Bivand, R., Keitt, T. & Rowlingson, B. 2019. rgdal: Bindings for the 'Geospatial' Data Abstraction Library. R Package Version 1.4-8. <https://CRAN.R-project.org/package=rgdal>
- Coulson, J. C. & Thomas, C. 1983. Mate choice in the kittiwake gull. In: Bateson P. (eds). *Mate Choice*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 361–376.
- Choudhury, S. 1995. Divorce in birds: a review of the hypotheses. *Animal Behaviour* 50, 413–429. <https://doi.org/10.1006/anbe.1995.0256>
- Cézilly, F., Préault, M., Dubois, F., Bruno, F., & Bruno, P. 2000. Pair-bonding in birds and the active role of females: a critical review of the empirical evidence. *Behavioural Processes* 51, 83–92. [https://doi.org/10.1016/S0376-6357\(00\)00120-0](https://doi.org/10.1016/S0376-6357(00)00120-0)

- Calenge, C. 2006. The package “adehabitat” for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*, 197, 516–519. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.03.017>
- Culina, A., Radersma, R., & Sheldon, B. C. 2015. Trading up: the fitness consequences of divorce in monogamous birds. *Biological Reviews* 90, 1015–1034. <https://doi.org/10.1111/brv.12143>
- Chan, C-H., Chan, G.CH., Leeper, T. J., Becker, J. 2018. rio: A Swiss-army knife for data file I/O. R Package Version 0.5.16. <https://cran.r-project.org/web/packages/rio/citation.html>
- Corrêa, L. 2011. Influência da cobertura vegetal no tamanho de territórios de *Stymphalornis acutirostris* e análise da seleção de sítios de nidificação após insucesso reprodutivo. Dissertation. Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brasil.
- Dingemans, N. J., Both, C., van Noordwijk, A. J., Rutten, A. L., & Drent, P. J. 2003. Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270, 741–747. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2300>
- Diniz, P., da Silva, E. F., Webster, M. S., & Macedo, R. H. 2018. Duetting behavior in a neotropical ovenbird: sexual and seasonal variation and adaptive signaling functions. *Journal of Avian Biology* 49, jav-01637. <https://doi.org/10.1111/jav.01637>
- Diniz, P., Macedo, R. H., & Webster, M. S. 2019. Duetting correlates with territory quality and reproductive success in a suboscine bird with low extra-pair paternity. *The Auk* 136. <https://doi.org/10.1093/auk/uky004>
- Ens, B. J., Safriel, U. N., & Harris, M. P. 1993. Divorce in the long-lived and monogamous oystercatcher, *Haematopus ostralegus*: incompatibility or choosing the better option? *Animal Behaviour* 45, 1199–1217. <https://doi.org/https://doi.org/10.1006/anbe.1993.1142>
- Ekman, J., & Griesser, M. 2002. Why offspring delay dispersal: experimental evidence for a role of parental tolerance. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269, 1709–1713. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2082>
- Fisher, R. A. 1954. Evolution and bird sociality. In: Huxley J., Hardy A. C., Ford E. B. (eds). *Evolution as a process*. Allen & Unwin, London, 71–83.

- Fraga, R. M. 1980. The breeding of rufous horneros (*Furnarius rufus*). *The Condor* 82, 58–68. <https://doi.org/10.2307/1366785>
- Ferreira, C. C. M. 2012. Estudo do comportamento do período chuvoso em Juiz de Fora-MG. *Revista Geonorte* 1(5), 953–963.
- Greenwood, P. J., & Harvey, P. H. 1982. The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13, 1–21. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.000245>
- Gamero, A., Székely, T., & Kappeler, P. M. 2014. Delayed juvenile dispersal and monogamy, but no cooperative breeding in white-breasted mesites (*Mesitornis variegata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 68, 73–83. <https://doi.org/10.1007/s00265-013-1624-4>
- Howard, W. E. 1960. Innate and environmental dispersal of individual vertebrates. *American Midland Naturalist* 63, 152–161. <https://doi.org/10.2307/2422936>
- Juárez, R., Chacón-Madrigal, E., & Sandoval, L. 2020. Urbanization has opposite effects on the territory size of two passerine birds. *Avian Research* 11, 1–9. <https://doi.org/10.1186/s40657-020-00198-6>
- Komdeur, J. 1992. Importance of habitat saturation and territory quality for evolution of cooperative breeding in the Seychelles warbler. *Nature* 358, 493–495. <https://doi.org/10.1038/358493a0>
- Morse, D. H. 1976. Variables affecting the density and territory size of breeding spruce-woods warblers. *Ecology* 57, 290–301. <https://doi.org/10.2307/1934817>
- Mccarthy, M. A. 1997. Competition and dispersal from multiple nests. *Ecology* 78:873–883. <https://doi.org/10.2307/2266066>
- McGowan, K. J. 2001. Demographic and behavioral comparisons of suburban and rural American Crows. In: Marzluff J. M., Bowman R., Donnelly R. (eds). *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*. Springer, Boston, pp. 365–381.
- McKinney, M. L. 2008. Effects of urbanization on species richness: a review of plants and animals. *Urban Ecosystems* 11, 161–176. <https://doi.org/10.1007/s11252-007-0045-4>
- Morellet, N., Bonenfant, C., Börger, L., Ossi, F., Cagnacci, F., Heurich, M., Kjellander, P., Linnell, J. D. C., Nicoloso, S., Sustr, P., Urbano, F., & Mysterud, A. 2013. Seasonality, weather and climate affect home range size in roe deer across a wide

- latitudinal gradient within Europe. *Journal of Animal Ecology* 82, 1326–1339. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12105>
- Odum, E. P., & Kuenzler, E. J. 1955. Measurement of territory and home range size in birds. *The Auk* 72, 128–137. <https://doi.org/10.2307/4081419>
- Otter, K., & Ratcliffe, L. 1996. Female initiated divorce in a monogamous songbird: abandoning mates for males of higher quality. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 263, 351–355. <https://doi.org/10.1098/rspb.1996.0054>
- Pebesma E. J. & Bivand, R. S. 2005. “Classes and methods for spatial data in R.” *R News*, 5(2), 9–13. <https://CRAN.R-project.org/doc/Rnews/>
- Pereira, R. H. M. & Goncalves, C. N. 2020. geobr: loads shapefiles of official spatial data sets of Brazil. R Package Version 1.3. <https://CRAN.R-project.org/package=geobr>
- Russell, E. M., Yom-Tov, Y., & Geffen, E. 2004. Extended parental care and delayed dispersal: northern, tropical, and southern passerines compared. *Behavioral Ecology* 15, 831–838. <https://doi.org/10.1093/beheco/arh088>
- Roper, J. J. 2005. Sexually distinct songs in the duet of the sexually monomorphic Rufous Hornero. *Journal of Field Ornithology* 76, 234–236. <https://doi.org/10.1648/0273-8570-76.3.234>
- Ronce, O. 2007. How does it feel to be like a rolling stone? ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38, 231–253. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095611>
- Rodriguez, M. N., & Roper, J. J. 2011. An experimental test of the benefits of hatching asynchrony in the Rufous Hornero (*Furnarius rufus*). *Revista Brasileira de Ornitologia* 19, 17–21
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. Retrieved from <https://www.r-project.org/>
- Smith, T. M., & Shugart, H. H. 1987. Territory size variation in the ovenbird: the role of habitat structure. *Ecology* 68, 695–704. <https://doi.org/10.2307/1938475>
- Savard, J. P. L., Clergeau, P., & Mennechez, G. 2000. Biodiversity concepts and urban ecosystems. *Landscape and Urban Planning* 48, 131–142. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(00\)00037-2](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(00)00037-2)

- Shibuya, F. L. S., Braga, T. V., & Roper, J. J. 2015. The Rufous Hornero (*Furnarius rufus*) nest as an incubation chamber. *Journal of Thermal Biology* 47, 7–12. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2014.10.010>
- Sabino, U. 2015. Área de vida e Comportamento de cuidado parental do *Furnarius rufus* (João-de-barro). Dissertation. Universidade Federal do Mato Grosso, Cuiabá, Brasil.
- Thompson, F. R., & Fritzell, E. K. 1989. Habitat use, home range, and survival of territorial male ruffed grouse. *The Journal of Wildlife Management* 53, 15–21. <https://doi.org/10.2307/3801297>
- Tufto, J., Andersen, R., & Linnell, J. 1996. Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid: the Roe Deer. *Journal of Animal Ecology* 65, 715–724. <https://doi.org/10.2307/5670>
- Tarwater, C. E., & Brawn, J. D. 2010. Family living in a neotropical bird: variation in timing of dispersal and higher survival for delayed dispersers. *Animal Behaviour* 80, 535–542. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.06.017>
- Van Beest, F. M., Rivrud, I. M., Loe, L. E., Milner, J. M., & Mysterud, A. 2011. What determines variation in home range size across spatiotemporal scales in a large browsing herbivore? *Journal of Animal Ecology* 80, 771–785. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01829.x>
- Westcott, D. A. 1997. Neighbours, strangers and male-male aggression as a determinant of lek size. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 40, 235–242. <https://doi.org/10.1007/s002650050338>
- Wiens, J. D., Reynolds, R. T., & Noon, B. R. 2006. Juvenile movement and natal dispersal of Northern Goshawks in Arizona. *The Condor* 108, 253–269. <https://doi.org/10.1093/condor/108.2.253>
- Wells, K. M. S., Millspaugh, J. J., Ryan, M. R., & Hubbard, M. W. 2008. Factors affecting home range size and movements of post-fledging grassland birds. *The Wilson Journal of Ornithology* 120, 120–130. <https://doi.org/10.1676/06-117.1>
- Wickham., H. *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. Springer-Verlag New York, 2016.
- Winkler, D. W., Billerman, S. M. & Lovette, I. J. 2020. Ovenbirds and woodcreepers (Furnariidae), version 1.0. In: Billerman S. M., Keeney B. K., Rodewald P. G., Schulenberg, T. S. (eds). *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology: Ithaca. <https://doi.org/10.2173/bow.furnar2.01>.

Yoder, J. M., Marschall, E. A., & Swanson, D. A. 2004. The cost of dispersal: predation as a function of movement and site familiarity in Ruffed Grouse. 15, 469–476. <https://doi.org/10.1093/beheco/arh037>

Material suplementar

Dispersão tardia

No intervalo de pareamento do casal BD registramos uma série de eventos agonísticos do casal com coespecíficos flutuantes (i.e., não-anilhados; n=2 eventos) e vizinhos imediatos anilhados (i.e., n = 7 eventos). Estes últimos dirigiram-se frequentemente à borda de seu território ao responder em dueto (n = 11) à emissão de duetos emitidos pelo casal BD ou formaram coalisões repressivas contra a presença do casal BD na área. Após o intervalo de permanência na área, o casal BD deslocou-se para leste a ~221 m do centroide do território anterior, desaparecendo dias depois, mesmo após esforços intensificados de buscas (n = 5 dias). Ao final da estação reprodutiva de 2019, reencontramos a jovem B em uma área adjacente ao território dos seus parentais, agora pareada com um indivíduo não-anilhado. Este local, situado a 719 m da sua última posição conhecida e a 383 m do seu sítio natal, era previamente defendido por um casal não-anilhado. Embora não seja possível determinar se a jovem B usurpou o parceiro da antiga fêmea que vivia no território, observamos que defendeu o território junto ao indivíduo não-anilhado desde este momento até a estação subsequente.

Divórcio

No primeiro dos cinco territórios do site 2 que experimentaram mais de um divórcio, observamos que, após sua parceira ter sido substituída, um macho foi substituído por outro em 02 de maio de 2015. Em 08 de maio deste mesmo ano observamos o retorno de uma fêmea ao seu antigo território ~10 meses após tê-lo deixado, pareando novamente com seu antigo parceiro. O terceiro caso observado envolveu três eventos de divórcio para uma mesma fêmea em anos subsequentes: 02 de outubro de 2013, 20 de agosto de 2014 e 04 de maio de 2015. No quarto caso, observamos a substituição de

uma fêmea durante o período reprodutivo (16 de setembro de 2014), seguida pela substituição do macho no final da estação não-reprodutiva seguinte (31 de julho de 2015). O quinto divórcio registrado ocorreu em 08 de agosto de 2014 após uma fêmea ter substituído seu parceiro não-anilhado por um macho anilhado e que anteriormente ocupava um território a 132 m dali.

**Capítulo 3: *Rise-up mist-netting*: um protocolo para capturar aves territoriais
ariscas**

Este capítulo deriva da tradução adaptada da versão em inglês aceita para publicação na *Papéis Avulsos de Zoologia (PAZ)* – como “Paulo S. Amorim, Mariana F. Rossi & André C. Guaraldo. Rise-Up mist-netting (RUM): a mobile protocol for trapping wary territorial birds”.

Rise-up mist-netting: um protocolo para capturar aves territoriais ariscas

Paulo S. Amorim¹; Mariana F. Rossi² & André C. Guaraldo³

1. Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia): Comportamento e Biologia Animal, Laboratório de Ecologia Comportamental e Ornitologia, Universidade Federal de Juiz de Fora, MG, Brazil. ORCID: <http://orcid.org/0000-0003-4979-8589>.
2. Laboratório de Protozoologia, Departamento de Zoologia, Universidade Federal de Juiz de Fora, MG, Brazil. ORCID: <http://orcid.org/0000-0001-7573-5544>.
3. Laboratório de Ecologia Comportamental e Ornitologia, Departamento de Zoologia, Universidade Federal de Juiz de Fora, MG, Brazil. ORCID: <http://orcid.org/0000-0003-1705-2926>.

Resumo

Muitas espécies de aves evitam armadilhas tradicionais, como as redes de neblina, portanto, métodos alternativos de captura são frequentemente necessários. O João-de-barro (Furnariidae: *Furnarius rufus*) é uma espécie territorial até agora capturada usando redes de neblina instaladas de modo convencional em áreas rurais ou usando armadilhas direcionada ao ninho, podendo danificá-los e provocar abandono. Aqui, descrevemos o protocolo intitulado rede de neblina de elevação (*Rise-up mist-netting*, RUM) e sua efetividade em capturar o cauteloso e territorial João-de-barro em uma área urbana. A armadilha RUM nos permitiu capturar rapidamente 40 indivíduos de João-de-barro em ruas e áreas pavimentadas durante o período de reprodução da espécie. O RUM é um protocolo ativo e direcionado que exige apenas um assistente de campo e rápido treinamento. Sugerimos que esse protocolo deve permitir capturar muitas outras espécies territoriais cautelosas pouco estudadas. Além disso, o RUM é um protocolo ajustado para uso por estudos em áreas urbanas ou sempre que os pesquisadores precisarem lidar com espaço limitado, contribuindo também para a redução dos

impactos visuais negativos dos procedimentos de captura e anilhamento de aves para o público em geral.

Palavras-chave: anilhamento de aves; captura de aves; captura direcionada; ornitologia urbana.

Introdução

Ao estudar a ecologia das aves e sua dinâmica de interação com a comunidade e adaptações comportamentais aos ambientes urbanos, os pesquisadores frequentemente utilizam técnicas para capturar e marcar os indivíduos. Ornitólogos desenvolveram muitos métodos não letais de captura, como a clássica rede de neblina (Keyes & Grue, 1982) e métodos mais sofisticados, como a rede propelida por explosão (Dill & Thornsberry, 1950), ou ar comprimido (Bamford et al., 2009, Caudill et al., 2014), redes de neblina submersas (Breault & Cheng, 1990), *claptraps* (Koopman & Hulscher, 1979), *flip nets* (Adams et al., 2019), laço (Herring et al., 2008, Adams et al., 2019), rede lançada por balestra (Martins et al., 2014), redes de queda com gatilho de pressão (Bush, 2008), redes de neblina suspensas sobre a água (Ware et al., 2013) e armadilha de ninho (Marvelde et al., 2011, Sousa & Stewart, 2011, Braga et al., 2014). Ao longo do tempo, muitos desses métodos foram aprimorados para superar a capacidade limitada de captura espécies específicas, incluindo aquelas crípticas ou cautelosas (Cerboncini et al., 2015), beija-flores (Ruschi, 2009), espécies ameaçadas de grande porte (Bush, 2008) e até mesmo para se adequar a cenários desafiadores, como em áreas de sobosque denso ou áreas úmidas (e.g. Pollock & Paxton, 2006, Herring et al., 2008, Alza et al., 2017, Adams et al., 2019).

As redes de neblina continuam sendo um dos principais métodos de captura de aves entre esta variedade de técnicas (Heath & Frederick, 2003, Dunn & Ralph, 2004).

Sua popularidade parece estar ligada à facilidade de transporte, instalação e uso (Keyes & Grue, 1982, Heath & Frederick, 2003), além de sua viabilidade em capturar uma ampla gama de aves (Dunn & Ralph, 2004), independentemente de sua agressividade territorial (Sogge et al., 2001, Cerboncini et al., 2015) e em habitats distintos (Lövei et al., 2001, Pollock & Paxton, 2006, Adams et al., 2019). Apesar da versatilidade da rede de neblina, seu sucesso de captura varia entre espécies, conforme esperado para qualquer método (Wang & Finch, 2002), exigindo assim estudos-piloto para ajustes de tamanho de malha (Pardieck & Waide, 1992, Piratelli, 2003) e sobre onde instalar a armadilha, considerando rotas de voo (Pagen et al., 2002, Heath & Frederick, 2003, Smith et al., 2015, Alza et al., 2017) e planejamentos de acordo com a fenologia da espécie (Pagen et al., 2002), hora do dia e nível de incidência luminosa, a qual pode reduzir a visibilidade da armadilha para as aves (Keyes & Grue, 1982). Para diminuir as dificuldades de captura e assegurar a efetividade de um determinado método, podem ser necessários ajustes e melhorias de protocolo, incluindo o uso de *playbacks* e/ou chamarizes (Sogge et al., 2001, Heath & Frederick, 2003, Efe & Filippini, 2006, Covert-Bratland et al., 2007, Gill et al., 2007, Stutchbury et al., 2007, Massoni et al., 2012, Ware et al., 2013, Adreani et al., 2018).

O João-de-barro (Furnariidae: *Furnarius rufus*) é uma ave semi-urbana neotropical que habita áreas de vegetação aberta e é capaz de se acostumar com proximidade com humanos (Fraga, 1980, Marreis & Sander, 2006, Prestes et al., 2018). Estudo anterior capturou com sucesso essa espécie usando as tradicionais redes de neblina em conjunto com chamarizes taxidermizados e/ou *playbacks* em áreas rurais (Adreani et al., 2018). No entanto, a captura dessa espécie em ambientes urbanos muitas vezes enfrenta adversidades relacionadas à detecção e evitação das armadilhas pelos indivíduos (Bobato, 2012, Braga, 2012, Braga et al., 2014). Para superar esse problema,

pesquisadores optaram por capturar adultos durante a nidificação e filhotes diretamente no ninho (Bobato, 2012, Diniz et al., 2019) ou usando armadilhas de alçapão suplementadas com iscas (e.g. Braga, 2012, Shibuya, 2015). Aqui descrevemos um novo protocolo que combina *playbacks* com a utilização de uma única rede de neblina pequena (6 m) manuseada de forma inovadora para capturar João-de-barro durante o período reprodutivo.

Métodos

Local de estudo e desafios de captura do João-de-barro

Realizamos este estudo em áreas antropizadas do campus da Universidade Federal de Juiz de Fora e arredores (21°46'37.0" S, 43°22'08.3" W). Inicialmente, montamos três redes de neblina de modo usual (malha 36 mm, 9-12 m de comprimento, 3 m de altura, 5 bolsas) para capturar os dois únicos João-de-barro que mantinham territórios em área não-pavimentada em toda a área de estudo. Todas as tentativas de captura falharam, mesmo ao usar *playback* associados a chamarizes. Não fomos capazes de instalar as redes de neblina para tentar capturar quaisquer outros indivíduos na área de estudo uma vez que todos os territórios restantes (n=17) estavam em ruas asfaltadas, dentro de propriedades privadas e em estacionamentos pavimentados e com tráfego contínuo de pedestres e carros.

Rede de neblina de elevação (*Rise-up mist-netting*; RUM) procedimentos

Para superar os obstáculos supracitados, desenvolvemos a rede de neblina de elevação (“*rise-up mist-netting*” – RUM em inglês; “*red de niebla de elevación*” em espanhol). O protocolo usa uma única rede de neblina curta (malha 19x19mm, 6 m de comprimento, 2.5 m de altura, 4 bolsas) ancorada em dois canos de PVC com 2 m de comprimento e 2.54cm de diâmetro, sendo manuseadas pelo pesquisador e um assistente de campo.

Durante o uso, a rede de neblina foi afixada aos canos como seriam seguindo o protocolo convencional. No entanto, ao invés de ter as bases ancoradas ao solo, a armadilha foi transportada por uma única pessoa, com a rede fechada e com os canos mantidos juntos até que o pesquisador localizasse um indivíduo-alvo. Quando isso aconteceu, um alto-falante sem fio foi colocado a cerca de 1 m atrás da rede de neblina. A rede foi esticada horizontalmente na altura da cintura (~1m acima do solo) e entre o alto-falante e o indivíduo alvo. Então, uma tentativa de captura começou com a emissão de um *playback* de território. Quando o indivíduo visado voou em direção ao alto-falante, ambos os operadores coordenaram uma elevação rápida da extremidade da rede mais próxima da ave, o que muitas vezes culminou em sua captura (Fig. 3.1).

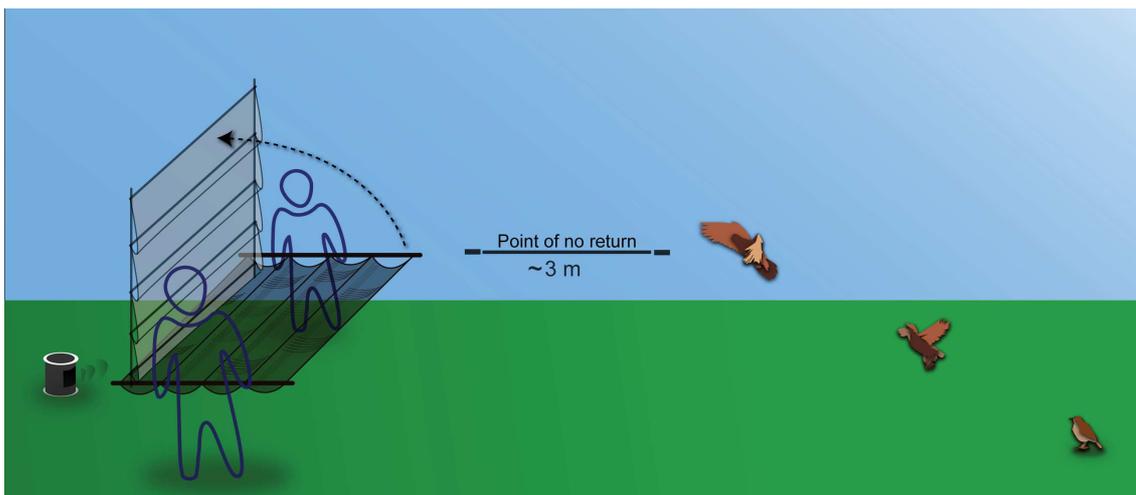


Figura 3.1 – Esquema do protocolo de rede de neblina de elevação (*rise-up mist-netting* - RUM) mostrando a rede de neblina de 6 m de comprimento entre um alto-falante sem fio e o indivíduo alvo enquanto é operada por um pesquisador e um único assistente. A extremidade da rede mais próxima da ave deve ser rápida e simultaneamente levantada na posição vertical por ambos os operadores somente após a ave atingir o ponto-sem-retorno (i.e., a distância em que a ave é incapaz de evitar a colisão com a armadilha), que foi estimado por tentativa e erro em ~3 m para o João-de-barro (*Furnarius rufus*).

A eficácia da captura através do RUM dependeu de um movimento sincronizado dos canos pelos operadores, além de fazê-lo apenas quando o indivíduo-alvo estava muito perto para realizar qualquer voo evasivo. Esta distância pode variar de acordo com a capacidade de voo da espécie-alvo e foi definida por tentativa e erro em ~3 m para o João-de-barro. Finalmente, quando a ave colidia com a rede, os operadores seguravam ambos os canos na vertical para garantir a retenção da ave dentro da bolsa da rede e até que um ou ambos os pesquisadores a alcançassem e removessem o indivíduo da rede, mantendo-a suavemente retraída. Para medir sua eficiência, executamos 28 dias de captura (esforço de campo) usando o protocolo RUM durante o período pré-reprodutivo do João-de-barro (n = 8 dias em julho de 2019), reprodutivo (n = 19 dias em agosto-novembro de 2019) e não-reprodutivo (n = 1 dia em março), durante a manhã (n = 6; das 8 h às 11 h) e tarde (n = 21; 13 h às 18 h).

Análise de dados

Como medida de eficiência do RUM, assumimos a taxa de captura diária, controlada pelo esforço em cada período (e.g., ave capturada por hora em uma manhã de um determinado dia). Optamos por fazer isso porque esta é a única métrica comparável a um conjunto de dados existente sobre esta espécie (Adreani et al., 2018). Um teste Wilcoxon em R versão 4.0.0 (R Core Team, 2020) avaliou as diferenças nas taxas de captura entre manhãs e tardes. Para evitar vieses, excluimos da análise duas capturas conduzidas no período não-reprodutivo. Definimos o sexo dos indivíduos considerando em conjunto o código de cores de suas anilhas e o seu papel no canto em dueto do casal (Roper, 2005).

Resultados

Todas as tentativas de capturar do João-de-barro falharam ao usarmos a rede de neblina de modo convencional (10 horas.redes em 2 dias). As aves sempre responderam agressivamente aos *playbacks*, mas voaram a baixa altitude e em direção ao alto-falante apenas até que notassem a rede em sua rota, quando então evadiam realizando um voo de retorno em U.. Às vezes, os pássaros desviaram da rede ou passaram pelas laterais. Ao executar o protocolo RUM, capturamos com sucesso 38 João-de-barro, capturando uma média de 1.4 (DP=0.8) indivíduo por dia. Não encontramos diferenças na taxa de captura entre manhãs e tardes ($W = 74.5$; $p=0.5$).

O protocolo RUM foi o único método de captura que resultou em capturas bem-sucedidas do João-de-barro em nosso local de estudo. Usando este protocolo, capturamos com sucesso juvenis (n=2 fêmeas, 2 machos e 2 indivíduos de sexo desconhecido) e adultos (n=16 machos, 13 fêmeas e 3 indivíduos de sexo desconhecido). Entre todos os indivíduos estabelecidos em nossa área de estudo, alguns evitaram com sucesso a armadilha (n=3 fêmeas, 2 machos e 1 indivíduos de sexo desconhecido). Por outro lado, a mobilidade proporcionada pelo protocolo RUM nos permitiu capturar pelo menos um indivíduo de cada par dentro 30 min depois de vermos o indivíduo. Só não conseguimos capturar ao menos um indivíduo alvo em duas tentativas, o que somou um total de esforço de campo de apenas ~6 h durante o período reprodutivo (19 de setembro e 11 de outubro). O dia adicional de esforços de captura durante o período de não-reprodutivo (10 de março de 2020) resultou na captura de dois indivíduos em 2,5 h de esforço de campo. Nós percebemos que liberar o primeiro indivíduo capturado antes de capturar seu parceiro muitas vezes acabava estimulando a evitação da armadilha pelo indivíduo não capturado (n = 10). Portanto, descobrimos que sempre que seguramos o primeiro indivíduo capturado em uma bolsa de pano, e apenas

por até 30 min por questões éticas, o outro indivíduo manteve-se agressivo ao *playback*, o que garantiu também a sua captura (n =9).

Ao longo deste estudo, vários assistentes de campo (n = 7) auxiliaram o autor principal a executar o protocolo RUM, o que prova que o protocolo é de fácil treinamento, mesmo para os assistentes não familiarizados com redes de neblina (n = 5). Além disso, o protocolo RUM foi mais eficiente do que o protocolo de uso convencional da rede de neblina: nós preparamos todo o aparato para capturar um indivíduo localizado utilizando o RUM ~75% mais rápido do que pelo protocolo usual (~2 vs. ~8 min). Apesar do treinamento rápido, as tentativas de captura falhavam sempre que os dois operadores levantavam a rede de forma assíncrona ou faziam isso muito cedo, i.e., quando a ave estava além do ponto-sem-retorno. Além disso, apenas houve fugas (n = 3) quando os operadores não conseguiam segurar as hastes da rede na vertical, i.e., os inclinavam para trás. Assim, percebemos que é essencial colabar as guias das bolsas imediatamente após a colisão da ave contra a rede. Sempre que um indivíduo de João-de-barro conseguia evitar a armadilha ou escapar dela, uma nova tentativa de captura demandou levar o aparato para um novo local dentro do território, o que às vezes exigia um intervalo de > 30 minutos até que as aves voltassem à sua alimentação, empoleirassem no local ou até mesmo cessassem sua vigilância. Quando nenhuma dessas abordagens foi bem-sucedida, fizemos uma pausa de 24 h antes de uma nova tentativa.

Discussão

Neste estudo, mostramos os resultados bem-sucedidos da captura de indivíduos de João-de-barro usando o novo protocolo de rede de neblina de elevação (*Rise-up mist-netting* - RUM). Desenvolvemos o protocolo RUM para melhorar a capturabilidade desta e de outras aves que evitam ativamente as redes de neblina passivas, mas que são habituadas

a humanos, especialmente em áreas urbanas. Em nossos testes de campo, capturamos com sucesso 40 indivíduos João-de-barro usando o protocolo RUM durante os períodos de pré-reprodução, reprodutivo e não reprodutivo em <10 h de esforços.

Nossas tentativas iniciais de capturar o João-de-barro confirmaram que essa espécie é dificilmente capturada (Bobato, 2012, Braga, 2012, Sabino, 2015). Sucessos anteriores na captura do João-de-barro usando redes de neblina de modo convencional e, com o auxílio de *playbacks* (Massoni et al., 2012) ou associada a um chafariz taxidermizado (Adreani et al., 2018), resultaram em uma taxa de captura de $\sim 1.7 \pm 0.8$ indivíduos.dia⁻¹ (Adreani et al., 2018). Outros pesquisadores tiveram que desenvolver ou usar métodos alternativos de captura para a espécie, incluindo um puçá modificado para capturar adultos diretamente no ninho durante o período de incubação dos ovos (Braga et al., 2014) e uma armadilha de alçapão com comida de cachorro ou isca de pão para capturar indivíduos enquanto forrageavam (Bobato, 2012, Braga, 2012).

Ainda que úteis, todas essas alternativas têm desvantagens. Primeiro, esperar que um adulto cauteloso entre em uma armadilha de alçapão com isca pode ser entediante e demorado (Braga et al., 2014). Em segundo lugar, em áreas urbanas, o João-de-barro muitas vezes constrói seus ninhos perto ou em postes de energia elétrica (Efe & Filippini, 2006). Este cenário descreve quase metade ($n = 10$) dos territórios encontrados em nosso local de estudo, sendo assim, impraticável e potencialmente arriscadas as capturas nos ninhos. Terceiro, as armadilhas nos ninhos sempre têm o risco, embora baixo, de danificar permanentemente o ninho ou até mesmo causar o abandono do ninho (Marvelde et al., 2011). Quarto, os adultos usam seus ninhos apenas durante a procriação. Portanto, não havia atualmente nenhuma armadilha disponível para capturar ativamente indivíduos adultos e jovens dessa cautelosa ave territorial durante o período reprodutivo e não-reprodutivo.

O protocolo RUM contrasta com todos os protocolos existentes, uma vez que nos permitiu capturar o João-de-barro em uma taxa semelhante ao protocolo convencional para uso de rede de neblina aplicado em áreas rurais. No entanto, (i) é um método de captura ativo e direcionado, provavelmente viável para capturar outras espécies forrageiras de solo e territoriais acostumadas a humanos e até mesmo em áreas pavimentadas e pequenas, mesmo com tráfego de pedestres e carros (ii) é de rápida preparação (~2 min); (iii) permite mobilidade aos pesquisadores; (iv) é adequado para ambientes urbanos; e (v) é especialmente valiosa quando os pesquisadores desejam evitar possíveis percepções negativas dos cidadãos que possam testemunhar suas atividades de captura de aves (e.g. Daily Mail, 2012, Shalders, 2018).

O treinamento de assistentes de campo para a execução do protocolo RUM revelou-se rápido e fácil, portanto um aspecto positivo adicional deste protocolo. O principal esforço neste aspecto foi sincronizar o movimento de levantamento por ambos os operadores no momento exato em que a ave alcançou o ponto-sem-retorno. Além disso, e apesar de ir além dos objetivos deste estudo, obtivemos sucesso na recaptura acidental de um indivíduo de João-de-barro, sugerindo que o RUM pode contornar a usual evitação da armadilha, comportamento comum em aves após sua primeira captura (MacArthur & MacArthur, 1974, Lövei et al., 2001). A captura de um casal de João-de-barro durante o período não-reprodutivo também sugere a efetividade do RUM ao longo do ano para a captura desta espécie. Em particular, o protocolo RUM deve auxiliar no fomento de estudos de outras aves forrageadoras de solo e/ou de espécies territoriais acostumadas à presença humana e que reagem a *playbacks* com voo direcionado, como o Bem-te-vi (*Pitangus sulphuratus*), a Tesourinha (*Tyrannus savana*) e o Quero-quero (*Vanellus chilensis*).

Ao executar o protocolo RUM, nós capturamos e marcamos tantos indivíduos de João-de-barro quanto necessário para desenvolver um estudo em andamento sobre a territorialidade dos indivíduos. Assim, nosso foco residiu em marcar a população de estudo, não em quantificar o esforço ou taxa de captura. No entanto, reconhecemos que estudos específicos podem exigir um limite máximo de tempo até a captura, como aqueles que envolvem alguma análise do nível de hormônio (Adreani et al., 2018). Em tais cenários, amostragens piloto são obrigatórias para avaliar se o protocolo RUM é viável, advertência aplicável a quaisquer outros métodos ou protocolos, haja vista que a efetividade de captura está sujeita a variações naturais da resposta das aves e das espécies. Ao adicionar o protocolo RUM à caixa de ferramentas dos ornitólogos de campo, esperamos estimular mais estudos sobre as muitas espécies neotropicais pouco estudadas que evitam ativamente o protocolo tradicional de captura por rede de neblina e para as quais nós ainda carecemos de dados comportamentais em nível individual, especialmente em áreas urbanas.

Agradecimentos

Os autores agradecem ao ICMBio e ao CEMAVE pelas licenças de captura e marcação e o comitê de ética e cuidado animal local (CEUA-UFJF), que aprovou todos os procedimentos de campo. Este estudo foi financiado em parte pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código Financeiro 001 e a *Association of Field Ornithologists* pelo *E. Alexander Bergstrom Memorial Research Award*. Os autores estão em dívida com Lilian Manica e Miguel Marini pelo fornecimento de alguns dos equipamentos e aos voluntários Fábio Palacio, Daniel Oliveira, Mariana Oliveira, Polônia Nunes, Lucas Morgado, Juliana Oliveira, and Clarissa Vidal pelo auxílio em campo. Agradecemos também ao Pedro Diniz, Raphael

Igor Dias e vários revisores anônimos que forneceram comentários nas primeiras versões deste manuscrito.

Referências

- Adams, H.; Murray, M. H.; Welch, C.; Kidd-Weaver, A.; Ellison, T.; Curry, S.; Hepinstall-Cymerman, J.; Hernandez, S. M. 2019. Capturing American White Ibises in urban South Florida using two novel techniques. *Journal of Field Ornithology*, 90(4): 373-381.
- Adreani, N. M.; Goymann, W.; Montesana, L. 2018. Not one hormone or another: Aggression differentially affects progesterone and testosterone in a South American ovenbird. *Hormones and Behavior*, 105: 104-109.
- Alza, L.; Bautista, E.; Smith, M.; Gutierrez-Pinto, N.; Astie, A.; Mccracken, K. G. 2017. Capture efficiency of torrent ducks by the active mist-net method. *Wildlife Society Bulletin*, 41(2): 370-375.
- Bamford, A. J.; Monadjem, A.; Diekmann, M.; Hardy, I. C. W. 2009. Development of Non-Explosive-Based Methods for Mass Capture of Vultures. *South African Journal of Wildlife Research*, 39(2): 202-208.
- Bobato, R. 2012. Cuidado parental pós saída do ninho em João-de-barro (*Furnarius rufus*). (B.Sc. dissertation). Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Braga, T. V. 2012. O investimento em cuidado parental é igual entre os sexos em uma espécie monogâmica - *Furnarius rufus*? (Masters Dissertation). Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Braga, T. V.; Shibuya, F. L.; Cerboncini, R. A.; Roper, J. J. 2014. An improved method for capturing cavity-nesting birds tested with the Rufous Hornero (*Furnarius rufus*). *Ornitologia Neotropical*, 25: 389-396.
- Breault, A. M.; Cheng, K. M. 1990. Use of submerged mist nets to capture diving birds. *Journal of Field Ornithology*, 61(3): 328-330.
- Bush, K. L. 2008. A pressure-operated drop net for capturing Greater Sage-Grouse. *Journal of Field Ornithology*, 79(1): 64-70.
- Caudill, D.; Caudill, G.; Meyer, K. D.; Kent, G. M.; Tarwater, J.; Butler, E. 2014. A pneumatic net gun method for capture of Great Egrets (*Ardea alba*). *Waterbirds*, 37(4): 457-461.

- Cerboncini, R. A.; Braga, T. V.; Roper, J. J.; Passos, F. C. 2015. How to capture breeding Southern Lapwing *Vanellus chilensis*. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 23(1): 1-4.
- Covert-Bratland, K. A.; Theimer, T. C.; Block, W. M. 2007. Hairy Woodpecker winter roost characteristics in burned ponderosa pine forest. *The Wilson Journal of Ornithology*, 119(1): 43-52.
- Daily Mail. 2012. Not so free as a bird: Provocative pictures show species tangled up in ornithologists' mist nets. Daily Mail Online. Available at: <https://www.dailymail.co.uk/news/article-2181827/Provocative-pictures-species-tangled-ornithologists-mist-nets.html>. Accessed: 10/08/2020.
- Dill, H. H.; Thornsberry, W. H. 1950. A cannon-projected net trap for capturing waterfowl. *The Journal of Wildlife Management*, 14(2): 132-137.
- Diniz, P.; Macedo, R. H.; Webster, M. S. 2019. Duetting correlates with territory quality and reproductive success in a suboscine bird with low extra-pair paternity. *The Auk: Ornithological Advances*, 136(1): uky004.
- Dunn, E. H.; Ralph, C. J. 2004. The use of mist nets as a tool for bird population monitoring. *Studies in Avian Biology*, 29(1-6):
- Efe, M. A.; Filippini, A. 2006. Nidificação do joão-de-barro, *Furnarius rufus* (Passeriformes, Furnariidae) em estruturas de distribuição de energia elétrica em Santa Catarina. *Ornithologia*, 1(2): 121-124.
- Fraga, R. M. 1980. The breeding of the rufous hornero (*Furnarius rufus*). *Condor*, 82: 58-68.
- Gill, S. A.; Alfson, E. D.; Hau, M. 2007. Context matters: female aggression and testosterone in a year-round territorial neotropical songbird (*Thryothorus leucotis*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1622): 2187-2194.
- Heath, J. A.; Frederick, P. C. 2003. Trapping White Ibises with rocket nets and mist nets in the Florida Everglades. *Journal of Field Ornithology*, 74(2): 187-192.
- Herring, G.; Gawlik, D. E.; Beerens, J. M. 2008. Evaluating two new methods for capturing large wetland birds. *Journal of Field Ornithology*, 79(1): 102-110.
- Keyes, B.; Grue, C. 1982. Capturing birds with mist nets: a review. *North American Bird Bander*, 7(1): 2-14.
- Koopman, K.; Hulscher, J. 1979. Catching waders with a 'wilsternet'. *Wader Study Group Bulletin*, 26: 10-12.

- Lövei, G.; Csörgö, T.; Miklay, G. 2001. Capture efficiency of small birds by mist nets. *Ornis Hungarica*, 11: 19-25.
- MacArthur, R. H.; MacArthur, A. T. 1974. On the use of mist nets for population studies of birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 71(8): 3230-3233.
- Marreis, I. T.; Sander, M. 2006. Preferência ocupacional de ninhos de João-de-barro (*Furnarius rufus*, Gmelin) entre área urbanizada e natural. *Biodiversidade Pampeana*, 4: 29-31.
- Martins, R. C.; Catry, T.; Granadeiro, J. P. 2014. Crossbow-netting: a new method for capturing shorebirds. *Journal of Field Ornithology*, 85(1): 84-90.
- Marvelde, L. t.; Webber, S. L.; van den Burg, A. B.; Visser, M. E. 2011. A new method for catching cavity-nesting birds during egg laying and incubation. *Journal of Field Ornithology*, 82(3): 320-324.
- Massoni, V.; Reboreda, J. C.; López, G. C.; Aldatz, M. F. 2012. High coordination and equitable parental effort in the Rufous Hornero. *The Condor*, 114(3): 564-570.
- Pagen, R. W.; Thompson III, F. R.; Burhans, D. E. 2002. A comparison of point-count and mist-net detections of songbirds by habitat and time-of-season. *Journal of Field Ornithology*, 73(1): 53-59.
- Pardieck, K.; Waide, R. B. 1992. Mesh size as a factor in avian community studies using mist nets. *Journal of Field Ornithology*, 63(3): 250-255.
- Piratelli, A. 2003. Mesh size and bird capture rates in Mato Grosso do Sul State, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 63(1): 105-111.
- Pollock, M. G.; Paxton, E. H. 2006. Floating mist nets: a technique for capturing birds in flooded habitat. *Journal of Field Ornithology*, 77(3): 335-338.
- Prestes, T. V.; Manica, L. T.; Guaraldo, A. C. 2018. Behavioral responses of urban birds to human disturbance in urban parks at Curitiba, Paraná (Brazil). *Revista Brasileira de Ornitologia*, 26(2): 77-81.
- Roper, J. J. 2005. Sexually distinct songs in the duet of the sexually monomorphic Rufous Hornero. *Journal of Field Ornithology*: 234-236.
- Ruschi, P. A. 2009. A new hummingbird trap. *Bol. Mus. Bio. Mello Leitão*, 25:67-75.
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. Retrieved from <https://www.r-project.org/>

- Sabino, U. 2015. Área de vida e comportamento de cuidado parental do *Furnarius rufus* (João-de-barro). (Masters Dissertation). Universidade Federal do Mato Grosso, Cuiabá, MT.
- Shalders, A. 2018. Ativistas destroem experimento científico para libertar pássaros na Ilha Grande. BBC News Brasil. Available at: <https://www.bbc.com/portuguese/brasil-44556296>. Accessed: 10/08/2020.
- Shibuya, F. L. S. 2015. O ninho de João-de-barro (*Furnarius rufus*) é uma câmara de incubação. (Masters Dissertation). Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Smith, C. M.; Trimper, P. G.; Bate, L. J.; Brodeur, S.; Hansen, W. K.; Robert, M. 2015. A mist-net method for capturing Harlequin ducks on rivers. *Wildlife Society Bulletin*, 39(2): 373-377.
- Sogge, M. K.; Owen, J.; Paxton, E. H.; Langridge, S. 2001. A targeted mist-net capture technique for the willow flycatcher. *Western Birds*, 32: 167-172.
- Sousa, B. F.; Stewart, S. L. 2011. Design and effectiveness of a novel trap for capturing nesting songbirds. *Journal of Field Ornithology*, 82(4): 425-429.
- Stutchbury, B. J.; Morton, E. S.; Woolfenden, B. 2007. Comparison of the mating systems and breeding behavior of a resident and a migratory tropical flycatcher. *Journal of Field Ornithology*, 78(1): 40-49.
- Wang, Y.; Finch, D. M. 2002. Consistency of mist netting and point counts in assessing landbird species richness and relative abundance during migration. *The Condor*, 104(1): 59-72.
- Ware, L. L.; Naumann, B. T.; Wilson, P. L.; Petrie, S. A.; Schummer, M. L. 2013. A lift-net method for capturing diving and sea ducks. *Wildlife Society Bulletin*, 37(4): 877-880.

Conclusão

Nosso estudo revela pela primeira vez em uma espécie Suboscine que canta em dueto capacidade de discriminação vizinho e estranho, aspecto esse até então conhecido em espécies Oscines, alguns Non-passeriformes e apenas duas espécies Suboscines de canto solo. Além de revelarmos a ocorrência deste fenômeno, nossos resultados sugerem que essa discriminação ocorre com base no nível de familiaridade deste com o dueto emitido pelos competidores, sendo o dueto de casais estranhos estimuladores de respostas agressivas mais intensas do que vizinhos ao longo de todo o ano. Em adição, nossos resultados evidenciam ainda que população rural e urbana deste Suboscine utilizaram o habitat de forma distinta, fato esse que deve ser testado no futuro mas que pode estar relacionado com a oferta local de recursos. Adicionalmente, esperamos que os dados de movimentação dispersiva dos jovens apresentados neste estudo, ainda que limitados, motivem pesquisadores à condução de investigações experimentais mais elaboradas, incluindo o rastreio com radio telemetria de jovens em ambientes rurais e urbanos. Os comportamentos de divórcio reportados neste estudo, além de sugerirem que machos e fêmeas do João-de-barro usam estratégias reprodutivas distintas à tomada de decisão da renovação das alianças, nos fazem questionar se benefícios obtidos pela monogamia de longo prazo da espécie (e.g., querido inimigo) são deprimidos com eventos de divórcio. Futuros estudos poderão avaliar o efeito destes comportamentos no nível de agressividade direcionado pela espécie para vizinhos e estranhos. Por fim, esperamos que os resultados apresentados nesta dissertação estimulem pesquisadores a testarem novas hipóteses em reconhecimento social e aprendizado em aves Suboscines na região neotropical, aspectos esse que pode agora ser melhor explorado em espécies territoriais que evitam armadilha e que habitam áreas urbanas, dado o desenvolvimento do protocolo *rise-up mist-netting* – RUM para a captura de aves cautelosas.