

UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA
CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA NATUREZA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
ÁREA DE CONCENTRAÇÃO ZOOLOGIA

DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL E ORGANIZAÇÃO SOCIAL DE ARENAS DE *Pipra rubrocapilla*
(PASSERIFORMES; PIPRIDAE) EM UM REMANESCENTE DE FLORESTA ATLÂNTICA DO
NORDESTE BRASILEIRO – AL

JOÃO PESSOA
ESTADO DA PARAÍBA – BRASIL
JANEIRO - 2003

DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL E ORGANIZAÇÃO SOCIAL DE ARENAS DE *Pipra rubrocapilla*
(PASSERIFORMES; PIPRIDAE) EM UM REMANESCENTE DE FLORESTA ATLÂNTICA DO
NORDESTE BRASILEIRO; ALAGOAS-AL

BRUNO DE FREITAS XAVIER

Dissertação apresentada, como requisito parcial à obtenção do título de mestre em ciências biológicas, ao curso de Pós-graduação em Ciências Biológicas (área de concentração - Zoologia) da Universidade Federal da Paraíba.

Prof. Dr. José Maria Cardoso da Silva.

Conservation International do Brasil

Orientador

Prof. Dr. David Conway Oren.

The Nature Conservancy do Brasil

Membro da Banca

Prof. Dr. Fernando César Vieira Zanella.

Departamento de Engenharia Florestal (UFCG)

Membro da Banca

Prof. Dr. Ademar Gomes Bandeira.

Departamento de Sistemática e Ecologia (UFPB)

Membro da Banca (Suplente)

À memória do meu Pai, que me ensinou a ter amor aos
passarinhos e às coisas da natureza.

À minha família, Ana Luisa e Pedro Henrique.

AGRADECIMENTOS

Às instituições e às pessoas que contribuíram de alguma forma para a elaboração desta dissertação, eu agradeço:

À CAPES, pela bolsa de auxílio financeiro.

À coordenação do curso de Pós-graduação em Ciências Biológicas da UFPB, por todo apoio.

Ao Prof. Dr. José Maria Cardoso da Silva (C.I.), pela orientação, credibilidade, pela visão acadêmica apresentada a mim e por ter me dado as "boas vindas à ornitologia".

Ao Prof. Dr. Marcelo Tabarelli (UFPE) por todo apoio prestado.

Aos Doutores Rodrigo Viana e Cleonice Camino pela inestimável ajuda.

À direção da Usina Serra Grande, pela sensibilidade e seriedade expressas no apoio às pesquisas desenvolvidas em sua propriedade.

Ao senhor Heleno Araújo, do Engenho Coimbra, pela presente simpatia e ajuda fundamental para a obtenção de informações sobre o local de estudo.

Ao amigo Lemuel Olívio Leite, por ter me confiado a tarefa de ajudante de campo e aberto as portas para o conhecimento das aves.

As pessoas que suaram e se preocuparam junto comigo na tarefa de concluir este trabalho, Cláudio Almeida, Ana Luisa Camino, Clarissa Prazin, Bruno de Souza Leão, Juliana Dias e Creusa Almeida.

Aos meus alunos do estágio de Docência, por me ensinarem muito.

Aos meus caríssimos amigos e colegas do Departamento de Sistemática e Ecologia, Cláudio Sampaio (Buia), Ana Aline Endres, Luis Coltro, Elaine Eloy, Eliana Gimenez.

Às pessoas que me são queridas e que guardo dentro do coração: Ana Cláudia (MillyGatti), Cristiane de Freitas, Aluisio Xavier (Papa-ferro Miserável!), Úrsula Resende, Úrsula Abelan, Amanda (mãe do André).

Ao meu amigo e ex-orientador Dr. Robert Antony Coler, pelos saudáveis "puxões de orelha" que me indicaram o rumo da pesquisa científica.

À minha mãe Júlia de Freitas, pelo apoio e carinho dispensados durante a realização deste.

SUMÁRIO

Resumo.....	8
Abstract.....	9
Introdução.....	10
Comportamento de acasalamento em arenas.....	10
A família Pipridae.....	12
O sistema de acasalamento nos piprídeos.....	13
A evolução do comportamento de acasalamento nos pipridae.....	14
<i>Pipra rubrocapilla</i> : uma lacuna de conhecimento entre os piprídeos.....	18
Objetivos.....	21
Material e Métodos.....	21
Local de estudo.....	21
Observações sobre a história natural e comportamento de corte de <i>P. rubrocapilla</i>	26
Distribuição espacial e abundância de arenas.....	27
Distribuição dos locais de corte.....	28
Resultados.....	32
História natural.....	32
Descrição de um ninho de <i>P. rubrocapilla</i>	32
Distribuição espacial das arenas.....	38
Distribuição espacial e utilização de habitats nas arenas.....	38
Discussão.....	44
História natural.....	44
Ninho.....	44
Comportamento Padrão.....	44
Comportamento de Corte e Social.....	47

Distribuição espacial de arenas.....	48
Características do habitat nos locais de corte.....	53
Conclusões.....	56
Bibliografia.....	57

RESUMO

Os Piprídeos são aves neotropicais essencialmente frugívoras, de colorido intenso e com rituais pré-nupciais elaborados. Estas características estão diretamente ligadas a um raro comportamento social que é o sistema de acasalamento em arenas poligâmicas. Tais arenas são pequenos territórios controlados por um grupo de machos, variando quanto à distribuição espacial e organização social. Estas variações são importantes para o estabelecimento das relações de parentesco entre as espécies de piprídeos. Com o objetivo de estudar estes caracteres nas arenas de *Pipra rubrocapilla*, bem como sua variação em função dos três tipos diferentes de habitat encontrados na área de estudo, foi delimitada uma área de 35 ha, onde foram encontrados 36 locais de corte, em 14 arenas. A maior densidade localizou-se na mata de baixada ($0,70 \text{ arenas.ha}^{-1}$), seguida pela mata de encosta ($0,57 \text{ arenas.ha}^{-1}$) e mata de borda ($0,24 \text{ arenas.ha}^{-1}$), com distâncias variando entre 50 e 200m (média = $74,8 \pm 56,5$; $n = 14$) entre arenas, 1 a 4 machos em cada arena. Houve diferenças significativas entre algumas variáveis vegetacionais dos locais de corte. Estes se mantiveram espacialmente estáveis durante todo o período de estudo.

ABSTRACT

Manakins are Neotropical birds essentially frugivorous, intensely colored, and with elaborate prenuptial rituals. These characteristics are directly connected with a rare social behavior that is the mating system in polygamous leks. Such leks are small territories controlled by males, varying in spacial distribution and social organization. The variations are important to establish manakin phylogenetic relationships. In order to study these characters in leks of *Pipra rubrocapilla* as well as their variations according to the three diverse kinds of habitat found in the area studied, a 35 ha area was delimited, where 36 courtship places were found, in 14 leks. The largest density was found in the mata de baixada (0.70 leks ha⁻¹), followed by mata de encosta (0.57 leks ha⁻¹) and mata de borda (0.24 leks ha⁻¹), varying from 50 to 200m in distance (average = 74.8 ± 56.5; n = 14), and with 1 to 4 males per lek. Significant differences were recorded in some vegetation variables of courtship places. The places themselves remained stable during all the study period.

1. INTRODUÇÃO

1.1 Comportamento de acasalamento em arenas

Uma das mais interessantes classes de comportamento social entre os animais é o comportamento de acasalamento em arenas (*leks*), que ocorre em animais que passam por uma seleção sexual extrema (Prum, 1994). Esse tipo de organização é bastante incomum na natureza, sendo registrada em espécies de sete famílias de aves e de sete espécies de mamíferos (Krebs & Davies, 1996). O termo ‘arena’ foi originalmente utilizado na descrição do comportamento de corte de duas espécies européias: *Philomachus pugnax* e *Tetrao tetrix* (Beehler & Foster, 1988). Segundo Bradbury (1977, 1981), arena é um sistema de acasalamento no qual os machos apresentam comportamento de corte, ou *displays*, em pequenos territórios. A arena, ou *lek*, seria o agrupamento desses territórios, possuindo um caráter estritamente reprodutivo, pois sua escolha não se baseia exclusivamente na questão de recursos alimentares ou outro benefícios materiais passados de machos a fêmeas ou a progene.

A organização social em arenas tem implicações ecológicas e comportamentais e evolutivas importantes, já que os machos, ao invés de competir, quer diretamente (defesa de fêmeas), quer indiretamente (defesa de recursos), agregam-se em grupos. Neste sistema, os machos contribuem somente com gametas para a reprodução e podem formar agregações territoriais onde eles se exibem para atrair parceiras em potencial. Segundo Bradbury (1977) e Emlen & Oring (1977), este tipo de organização social ocorre quando os machos são incapazes de defender as fêmeas ou os recursos necessários à procriação. Isso acontece quando a densidade de recursos é muito alta e as áreas de atuação das fêmeas são muito abrangentes, ao contrário da organização social em haréns, onde é economicamente mais viável para os machos defenderem territorialmente porções de recursos. Os agrupamentos em arenas são regidos pelo conflito entre vantagens e desvantagens inerentes a um modo de vida altamente social (Alexander, 1974). A função dessa organização é resolver o conflito através da atenuação dos efeitos desvantajosos da vida social, sendo a agressividade um desses efeitos.

O sistema de acasalamento em arenas, além de raro, é altamente variável. Bradbury (1977, 1981) usa o termo ‘arenas clássicas’ (*classical leks*), também chamado ‘arenas verdadeiras’ (true leks) por Oring (1982), quando os machos estão agrupados densamente de maneira a que os indivíduos possam ter contato visual entre si. O termo ‘leks explodidos’, ou ‘arenas explodidas’ (*exploded leks* ou *exploded arena*) (Gilliard, 1963; Snow, 1970; Bradbury, 1977; Foster, 1983; Prum, 1985), ou ainda ‘quase arenas’ (*quasi-leks*) (Oring, 1982), é usado quando os machos encontram-se mais separados do que nas arenas clássicas.

Nas arenas explodidas, os machos mantêm contato mais auditivo do que visual e apresentam um padrão definido de distribuição, havendo uma distância relativa entre eles (Bradbury, 1981; Oring, 1982; Bradbury & Gibson, 1983; Foster, 1983, Bradbury & Tsai, 1986; Beehler & Foster, 1988). Tanto nas arenas clássicas como nas explodidas, machos podem executar comportamentos de corte cooperativos com o objetivo de atrair fêmeas, apesar de apenas um indivíduo participar da dança pré-copulatória e, caso tenha sucesso, realizar a cópula (Foster, 1983).

Prum (1994) criticou o uso dos termos ‘arenas clássicas’ e ‘arenas explodidas’ – originados a partir das hipóteses de Gilliard (1959, 1963) –, pois eles dão uma idéia evolutiva equivocada, sugerindo que territórios de arenas maiores e mais dispersos são características derivadas em pássaros poligâmicos, o que não parece ser a verdade em vários grupos de aves, em que a condição ancestral é de arenas espacialmente dispersas. Desta forma, os termos ‘concentrados’ e ‘dispersos’ seriam mais indicados por não evocarem polarização evolutiva. Com base neste argumento, Prum (1994) definiu quatro classes principais de arenas: (1) arena concentrada – pequenos territórios com diâmetro medindo de um a cinco metros, normalmente com cinco ou mais machos por arena; (2) arena dispersa – territórios com dez a quarenta metros de diâmetro, com dois a sete territórios adjacentes de machos; (3) arena solitária – territórios com dez a trinta metros em diâmetro, que estão isolados de outros territórios e, portanto, fora da faixa de visão e de audição; (4) arena cooperativa – território em que um único macho dominante e par cooperativo associado exhibe-se.

Devido à adequação da terminologia de Prum (1994), além do fato de que ela é resultado de uma tentativa do autor de categorizar as arenas estritamente a partir de suas características físicas, ou

rigorosamente espaciais, ao invés de persistir em uma nomenclatura baseada em conceitos evolutivos equivocados, adotou-se, neste trabalho, a terminologia deste autor.

1.2 A família Pipridae

Entre as sete famílias de aves que apresentam o sistema de acasalamento em arenas está a família Pipridae, típica das florestas tropicais das florestas neotropicais. A família possui quarenta espécies distribuídas em catorze gêneros: *Antilophia*, *Chiroxiphia*, *Corapipo*, *Dixiphia*, *Heterocercus*, *Ilicura*, *Lepidothrix*, *Manacus*, *Masius*, *Machaeropterus*, *Pipra*, e *Xenopipo* (Mackey et. al, 2010). A família forma um grupo monofilético com as famílias Cotingidae e Tyrannidae, formando a superfamília Tyrannoidea (Prum, 1992; Sick, 1997).

Os piprídeos são aves de pequeno porte que possuem um dimorfismo sexual bastante pronunciado em quase todos os gêneros, sendo os machos geralmente policromos, de colorido intenso, quase sempre concentrado na cabeça, enquanto as fêmeas possuem coloração verde, discreta e críptica (Sick, 1997).

São pássaros principalmente frugívoros (Willis, 1984; Marini & Cavalcanti, 1992). Segundo Sick (1997), esta família evoluiu junto com os diferentes tipos de florestas neotropicais, adaptando-se ao consumo de diversos tipos de frutos pequenos, de diferentes famílias, tais como Melastomataceae, Rubiaceae, Cecropiaceae e Moraceae.

Uma das características mais marcantes dos piprídeos é o seu comportamento social e reprodutivo, representando provavelmente fator central dentre as pressões seletivas envolvidas na evolução das características fenotípicas e ecológicas das espécies da família. A poligamia, que pode ser destacada como exemplo, está relacionada com a frugivoria, pois sendo as frutas recursos abundantes, as fêmeas prescindem, então da ajuda do macho, uma vez que elas podem facilmente fornecer alimento e proteção para os filhotes sozinhas (Sick, 1997). Desta forma, os machos, que não precisam então se dedicar ao processo de nidificação e que, assim como as fêmeas, também são beneficiadas pela abundância de alimentos, investem ou alocam energia somente na aquisição de parceiras reprodutivas, para elevar seu sucesso reprodutivo

através de seleção sexual realizado pelas fêmeas. Assim, essa seleção impõe condições responsáveis pela evolução do comportamento social e de outras características a ele relacionadas, tais como, coloração aberrante e ornamentação da plumagem, assim como de outras características morfológicas ligadas ao comportamento social (Sick, 1997; Prum, 1994).

1.3 O sistema de acasalamento nos píprídeos

Com algumas poucas exceções, todas as espécies de píprídeos apresentam comportamento social e reprodutivo baseados em um sistema de arena. Nesta família, cada arena pode ser composta por um ou mais locais de corte, onde machos executam suas danças (Gilliard, 1963; Foster, 1977). Dentro de uma arena, cada macho dominante ocupa seu próprio local de corte, onde permanece cerca de noventa por cento do tempo (Snow, 1962a). Os locais de corte são porções da mata reivindicadas por machos dominantes, ou territoriais, através de vocalizações repetidas a intervalos variados. Nestas áreas demarcadas são aceitos fêmeas e machos potencialmente cooperativos. As fêmeas não estabelecem relações duráveis com os machos territoriais e os machos periféricos ou subordinados servem para cooperar na composição dos rituais (Schwartz & Snow 1978, Sick 1997, Prum 1994).

Estudos realizados com anilhas coloridas indicam que existe uma hierarquia social nas arenas, onde os machos passam por um processo de ascensão social (Lill 1976, Foster 1977, 1983, Tello 2001). Segundo Tello (2001), há três categorias sociais de machos: (a) machos territoriais adultos – machos com plumagem definitiva, que passam a maior parte do tempo nas arenas, defendendo-a contra vizinhos, e que são os primeiros a realizar demonstrações para fêmeas visitantes; (b) machos não territoriais adultos – machos com plumagem definitiva, que restringem suas atividades a áreas periféricas das arenas e são subordinados aos machos territoriais; e (c) machos jovens – machos com plumagem imatura e, portanto muito semelhantes às fêmeas, que são geralmente tolerados pelos machos territoriais e podem realizar comportamentos de corte incompletos, ou completos, conforme se tornam mais maduros (aprendizado).

Estudos com indivíduos anilhados demonstram que existe uma fidelidade a esses locais de corte. Há machos que se apossam de certos locais de corte e permanecem em atividade durante vários anos, caso o ambiente não seja alterado. Por exemplo, um macho de *Manacus manacus* — um piprídeo comum em bordas de floresta na América do Sul — com mais de catorze anos de idade ocupou um determinado palco por mais de onze anos (Snow & Lill, 1974). Segundo Sick (1997), quando os machos dominantes desaparecem, eles são rapidamente substituídos por outros que estejam hierarquicamente em condições de se apossar do local.

Nas arenas, as fêmeas visitam vários machos antes de copular e parecem ser muito seletivas na escolha dos parceiros. Dessa forma, o sucesso de acasalamento é muito desigual para os machos, com a maioria das cópulas sendo realizadas por uma pequena parcela deles (Krebs & Davies, 1996). Com isso, muitos machos que não tenham ascendido na hierarquia - de machos “subordinados” ou não territoriais, para machos dominantes - da arena podem nunca ter a oportunidade de se acasalar.

1.4 A evolução do comportamento de acasalamento nos pipridae

Existe uma séria discordância entre os estudos relacionados à compreensão da evolução dos comportamentos sociais nos vertebrados. Há autores que defendem que os padrões comportamentais evoluem de acordo com as adaptações às pressões ecológicas, processo chamado de plasticidade adaptativa individual. Por outro lado, há um segmento menor que sustenta a ideia de que a evolução dos padrões comportamentais não pode ser explicada apenas através de investigações que correlacionam o comportamento e ecologia de espécies isoladas ou de um conjunto de espécies isoladas, simplesmente porque a plasticidade adaptativa individual a condições momentâneas não tem caráter histórico, pois não levam em conta padrões genéticos ou filogenéticos (Prum, 1994).

Prum (1994), autor que critica o paradigma predominante, da plasticidade adaptativa individual, faz uma reconstrução da evolução do comportamento social alternativo dos piprídeos, ou seja, da formação de arenas e demais comportamentos a elas associados, afirmando que as variações destes caracteres têm consequências históricas e que estes caracteres comportamentais evoluem bastante através da seleção natural

e sexual. Nos piprídeos, essas observações podem ser particularmente fortes, uma vez que a complexidade de seus comportamentos social contraria modelos ecológicos clássicos estabelecidos para aves (por exemplo, Lack, 1968; Crook, 1964 *apud* Krebs & Davies, 1996).

Segundo Prum (1994), a formação de arenas poligâmicas, com variações extensivas em sua organização social e espacial, bem como as demonstrações de corte (*displays*) e os elementos que as compõem, observados em espécies poligâmicas com extrema seleção sexual, fornecem elementos histórico-evolutivos importantes, uma vez que estes caracteres possuem padrões filogenéticos altamente conservados e que restrições filogenéticas seriam improváveis de ocorrer em comportamentos sociais que sejam determinados apenas pela plasticidade individual adaptativa.

Para Prum (1994), tanto a história filogenética da evolução do comportamento de formação de arenas, quanto as variações da organização espacial das arenas são pouco conhecidas. Em pássaros, o padrão predominante é que espécies formadoras de arenas pertencem a clados que também se reproduzem em sistema de arenas, o que indica um padrão histórico e decisivamente um componente filogenético para esta forma de comportamento. Deste modo, o autor analisa os padrões evolutivos do comportamento social alternativo dos piprídeos tratando as variações dos elementos das demonstrações, organização social e espacial de suas arenas como homologias de grupos de espécies ou gêneros. No mesmo estudo, a avaliação do padrão filogenético da presença ou ausência do comportamento de formação de arenas indica que este sistema desenvolveu-se apenas uma vez no ancestral comum de todos os piprídeos, e que a monogamia é o sistema primitivo de reprodução do clado Cotingidae-Pipridae. Interessantemente sabe-se agora de uma hipótese filogenética (Tello et al. 2009) em que os Cotingídeos são o grupo irmão de Tyrannidae e, que Pipridae é irmão deste clado. Assim, a poligamia e sistema de formação de arenas teriam aparecido em Tyrannoidea e perdidos em Tyrannidae.

Para suas análises, Prum (1994) utilizou-se do estudo da evolução de três classes de comportamento social alternativo dentro da família Pipridae: (1) formação de arenas, (2) o tamanho da arena e a organização espacial e (3) a demonstração coordenada e cooperativa.

Para a sedimentação de sua hipótese filogenética, o autor comparou os padrões filogenéticos de variações das três classes de comportamento social com dois estudos anteriores: um sobre padrões filogenéticos da evolução dos elementos de demonstração (Prum 1990), e outro baseado nas variações morfológicas da siringe (Prum 1992). Desta forma, este autor ilustrou quais os modelos que fornecem uma melhor explicação para a evolução do comportamento social dos piprídeos. Indicando, desta forma, que existe convergência quando o comportamento social é usado como caráter, e considerando a morfologia menos plástica, considerou que sistemas coordenados evoluem diversas vezes, existindo possivelmente uma associação com o hábitat ou disponibilidade de recursos, uma vez que em *A. galeata* o comportamento de leque e a poligamia foram, aparentemente, perdidos (Prum, 1994).

As tentativas de explicar a evolução do comportamento de formação de arenas levando em conta a plasticidade adaptativa individual produziram diversos estudos: Bradbury, (1981); Oring (1982); Bradbury & Gibson (1983); Arak (1984); Beehler & Foster (1988); Höglund & Robertson (1990). Algumas hipóteses propostas por Bradbury & Gibson (1983) para explicar o comportamento de formação de arenas são amplamente discutidas por diversos autores (por exemplo, Astor, 1997, e Tello, 2001) em seus estudos sobre o comportamento de formação de arenas dos piprídeos, sendo que os modelos mais discutidos são: (1) os machos agregam-se em locais importantes ou ‘pontos quentes’ (*hotspots*) – neste modelo, a agregação dos machos é determinada pela dispersão e movimentação das fêmeas, ou seja, as arenas seriam formadas onde a densidade das fêmeas fosse alta, ou onde houvesse maior probabilidade de encontrá-las; (2) ‘macho importante’ (*hotshot*) – neste modelo, é sugerido que certos machos, devido a atributos comportamentais ou morfológicos, teriam mais sucesso no acasalamento, e machos com menor sucesso tenderiam a permanecer mais próximos dos indivíduos com maior sucesso, agregando-se em arenas.

Outra hipótese, também de Bradbury & Gibson (1983), sugere que os machos agregam-se em arenas para elevar a atração das fêmeas. Neste sentido, o acúmulo de estímulos sonoros serviria para atrair as fêmeas e, conseqüentemente, mais machos aos locais de corte.

Segundo Prum (1994), estes modelos são incoerentes para explicar a grande estabilidade observada no comportamento de formação de arenas dentro de espécies de grande variação de gêneros, uma vez que esta estabilidade se mantém neste grupo diverso, por todas as classes de florestas neotropicais onde a família é encontrada e assim, o autor sugere a importância de fatores históricos na explicação de porque as espécies fazem leques.

O interessante, neste sentido, é que a grande diversidade de habitats onde a família ocorre parece não influenciar a estabilidade dos padrões comportamentais. No entanto, estudos recentes indicam que, mesmo com essa estabilidade, existe uma preferência por habitats, sendo que esta preferência pode variar dentro do grupo.

Apesar destes indícios, trabalhos mais recentes e mais completos sobre a escolha de áreas para a fixação de arenas e locais de corte em função do habitat, em píprídeos, são completamente inconclusivos (por ex. Astor, 1997; Tello, 2001). Estes trabalhos ainda procuram explicar esta escolha através dos modelos de plasticidade para a determinação da formação de arena em suas discussões. Isto pode se dever ao fato de que os estudos não estão levando em conta a real variável ambiental que determina a escolha dos habitats, ou seja, variáveis que se mantêm nos diversos habitats onde os píprídeos que apresentam comportamento de formação de arenas são encontrados.

Apesar de estudos que abordam importantes aspectos da evolução do comportamento social alternativo dos píprídeos, os fatores ecológicos e as variáveis ambientais que levam à formação das arenas, ou escolha de habitats para a instalação das áreas de corte, ainda não são bem compreendidos.

1.5 *Pipra rubrocapilla*: uma lacuna de conhecimento entre os píprídeos

A demonstração de que há um sinal filogenético na organização social e espacial de arenas dos píprídeos abre um amplo campo de investigação. Entretanto, estudos sobre as relações de parentesco ou estudos sobre padrões comportamentais, são dependentes de estudos descritivos que possam suprir a literatura com as informações básicas imprescindíveis. No caso do comportamento social dos píprídeos, que

inclui formação, estrutura e distribuição espacial de arenas, demonstrações e todos os comportamentos a elas associados, os trabalhos descritivos têm tido uma contundente importância para a compreensão da família e suas relações de parentesco. Segundo Prum (1994), o comportamento social reprodutivo dos vertebrados assume este papel de importância porque possui um caráter histórico-evolutivo, não sendo exclusivamente determinado por plasticidade adaptativa individual a condições de momento.

Segundo Prum (1994), o comportamento de formação de arenas é conhecido a partir de estudos de campo e observações em vinte e sete das quarenta espécies de piprídeos, sendo doze muito pouco conhecidas para categorizar. Em função da importância do assunto para o estudo desta família, vários trabalhos têm sido produzidos (Chapman, 1935; Wagner, 1945; Davies, 1949a, b; Niethammer, 1956; Slud, 1957; Darnton, 1958; Haverschmidt, 1958; Gilliard, 1959; Sick, 1959; Snow, 1961; Snow, 1962a, b; Snow, 1963a, b, c; Willis, 1966; Sick, 1967; Snow, 1971; Lill, 1974a, b; Lill, 1976; Snow, 1977a, b; Schwartz & Snow, 1978; Foster, 1981; Davis, 1982; Foster, 1983; Robbins, 1983; Robbins, 1985; Prum, 1985; Snow & Snow, 1985; Prum, 1986; Prum & Johnson, 1987; Théry, 1990; Snow & Snow, 1992; Astor, 1997; Silva *et al*, 2000; Tello, 2001).

Uma das espécies de piprídeos pouco conhecida em termos de ecologia e comportamento é *Pipra rubrocapilla*, também conhecida popularmente como “Cabeça encarnada”, “Uirapuru”, “Maria Lenço”, entre outros. Como a maioria dos piprídeos, *P. rubrocapilla* apresenta um forte dimorfismo sexual. O macho é todo preto com a cabeça vermelha, incluindo frente, coroa, nuca e pescoço. As coxas são brancas com algumas penas vermelhas na parte externa. As coberteiras inferiores das asas são esbranquiçadas (fig. 1a).

A fêmea é verde oliva uniforme no dorso, tem ventre cinza esverdeado e a barriga amarelada (fig. 1b); ambos os sexos têm íris marrom (Astor, 1997). A distribuição geográfica da espécie inclui: leste do Peru (ocorre localmente, registrada somente no sul de Loreto em áreas drenadas na porção baixa dos rios Ucayali e Huallaga; em Madre de Dios, na porção amazônica da província de Cuzco e na reserva de Tambopata); norte da Bolívia (Pando, norte de Beni e nordeste de Santa Cruz); sul da Amazônia brasileira (ao sul até Mato Grosso e Norte de Goiás e a leste até a região norte do Maranhão); leste do Brasil (do sul de

Pernambuco até o norte do estado do Rio de Janeiro). Sua distribuição altitudinal vai do nível do mar até quinhentos metros de altitude (Ridgely & Tudor, 1994).

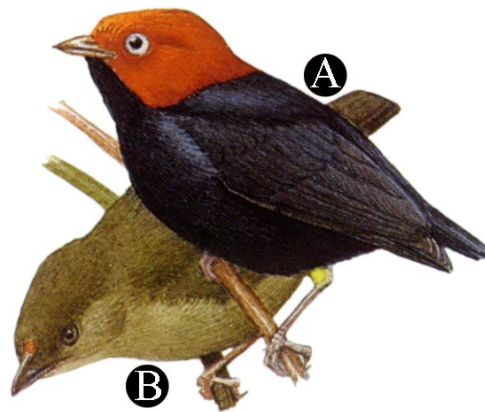


Figura 1. *Pipra rubrocapilla* macho (a) e fêmea (b) – Retirado de Sick, 1997.

Segundo Prum (1994), a posição filogenética de *P. rubrocapilla* encontra-se no clado de *P. erythrocephala*, formado por *P. cornuta*, *P. mentalis*, *P. chloromeros*, *P. rubrocapilla* e *P. erythrocephala*. Sendo os caracteres usados na composição desta filogenia baseado nas homologias dos padrões de organização social e distribuição espacial das arenas destas espécies.

Apesar de sua ampla distribuição geográfica, trabalhos abordando aspectos da ecologia e comportamentos desta espécie são raros. As informações disponíveis sobre *P. rubrocapilla* são as de Sick (1959, 1967), coletadas nas baixadas do Rio Doce, no Estado do Espírito Santo. Em seu trabalho, o autor descreve os principais elementos que compõem o comportamento desta espécie e cita alguns tipos de vocalização.

Mais recentemente, Astor (1997) faz um estudo sobre distribuição espacial de arenas e caracterização da vegetação nos locais de corte e descrição dos comportamentos de formação de arenas e demais comportamentos a ele associados, na reserva de Poço das Antas – Rio de Janeiro. Apesar dessa abordagem mais completa, estudos semelhantes realizados no nordeste, em suas matas residuais, com qualquer outro piprídeo, são inéditos. Desta forma, existe carência de conhecimento sobre a espécie, agravada quando se leva em conta seu habitat no nordeste do Brasil, que corre o risco de desaparecer levando à extirpação da

espécie na região. Bem como, estudos que focalizam a questão da escolha de diferentes habitats pela espécie, para a fixação de suas arenas, distribuição espacial e organização social das mesmas, que praticamente não foram estudadas e que têm papel especial no estudo sistemático da família como um todo.

2. OBJETIVOS

O objetivo deste trabalho é analisar a distribuição espacial das arenas e dos locais de corte de *Pipra rubrocapilla* em um remanescente de Floresta Atlântica no nordeste brasileiro e fazer um relato geral sobre alguns aspectos da história natural desta espécie. Especificamente, pretende-se investigar se a variação no tipo de vegetação ao longo deste remanescente influencia na distribuição das arenas e nas características dos locais de corte (número de locais por arena, número de machos por local de corte, distância entre locais de corte de uma arena, diâmetro dos locais de corte, altura do poleiro principal). Por fim, avaliar se há diferenças na estrutura do hábitat entre os locais de corte e outros setores da floresta.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Local de estudo

Os estudos foram realizados no maior remanescente de Floresta Atlântica ao norte do rio São Francisco, denominada Serra Grande (08°59'5 S e 35°50' O). Esta área é uma reserva particular, pertencente à Usina Serra Grande, localizada no Estado de Alagoas (fig. 2). A Usina possui uma área de aproximadamente 24.000 ha, dividida em vários engenhos, sendo o de Coimbra o mais próximo da área de estudo. A cidade de Iateguara é a cidade mais próxima e está a 14 km do Engenho Coimbra. A sede da Usina Serra Grande fica no município de São José da Lage, cerca de 60 km de Maceió, bem próxima à divisa com o Estado de Pernambuco.

A propriedade da Usina possui vários fragmentos florestais entremeados por plantações de cana-de-açúcar, sendo a área de estudo localizada no maior deles (cerca de 5.000 ha). Trata-se de um dos últimos remanescentes de Floresta Atlântica do Nordeste, sendo a vegetação classificada como Ombrófila aberta (RADAMBRASIL, 1981). A denominação de floresta Ombrófila aberta é antiga, sendo que, para a região neotropical nordestina, foi empregada pela primeira vez pela divisão de vegetação do projeto

RADAMBRASIL. Esse tipo de floresta era conhecido até recentemente por floresta pluvial, situada na Zona Florestal do Nordeste.

Esta vegetação, segundo o conceito ecológico, é uma feição florestal composta por árvores esparsas, muitas palmeiras e sinúsia arbustiva rala com poucas lianas e epífitas, sendo comuns, nesta formação, densos agrupamentos de palmeiras individualizadas ora pela *Orbignia* sp. (Arecaceae), ora pela *Atalea* sp. (Arecaceae), além de ser bem caracterizada pelos gêneros *Acromia* sp (Arecaceae) *Hymenae* sp. (Caesalpinaceae) e *Cecropia* (Cecropiaceae) (RADAMBRASIL,1981).



Figura 2. Localização da região estudada, no detalhe a área da Usina Serra Grande. Em baixo foto d o local de estudo, próximo ao Engenho Coimbra.

O local de estudo fica a, aproximadamente, 1,5 km do Engenho Coimbra. A vegetação é predominantemente secundária, relativamente perturbada, com sub-bosque denso, com presença de gramíneas e palmeiras, principalmente do gênero *Atalea* sp.. O fragmento é cortado por uma pequena estrada de barro, além de várias trilhas que cruzam o interior da mata. A área é relativamente acidentada com vários afloramentos rochosos, além de apresentar, ainda, vários córregos perenes, alguns córregos temporários, nascentes e clareiras naturais.

A região é caracterizada pelo fito-clima superúmido, tendo a curva térmica sempre positiva, com temperatura média do mês mais frio superior a 20° C, com precipitações abundantes, geralmente de dezembro a setembro, com máxima de julho a setembro.

A área fica a aproximadamente 500 metros de altitude e recebe precipitações elevadas em torno de 1460 mm/ano, sendo a estação seca curta; O mês de maior estiagem recebe cerca de 30 mm, compensado pela ocorrência de orvalho e nevoeiro (RADAMBRASIL, 1981).

Segundo Tabarelli (com. pess.), a área de estudos apresenta três variações básicas de habitat, de acordo com a sua estrutura vegetacional:

- Mata de Borda – vegetação com características de floresta secundária, com pressões do efeito de borda, sub-bosque denso com poucas espécies de subdossel, emergentes e espécies de nicho de regeneração tolerantes à sombra. A espécie mais abundante é *Byrsonima sericea* (Malpighiaceae) (fig. 3a).

- Mata de Topo de Morro – vegetação com características de floresta primária, mas que, por limitações edáficas, pode apresentar porte e diâmetro mais reduzidos do que os apresentados pelas mesmas espécies em áreas onde a vegetação é mais preservada, mas com solo mais profundo e melhor disponibilidade de água. Em tais áreas há ampla dominância de *Mabea occidentalis* (Euphorbiaceae), espécie de síndrome de dispersão autocórica (padrão da família), tolerante à sombra, mas que provavelmente tolera quantidades mais altas de luminosidade, já que se estabelece em áreas de topo onde o dossel é mais aberto. Existe uma relativa abundância de espécies tipicamente pioneiras e generalistas, principalmente em sítios onde são nítidos uma maior dessecação e um dossel mais aberto (fig. 3b).

- Mata de Baixada ou de Vale – vegetação localizada em áreas com boa disponibilidade de água e de solo mais profundo. Possui mais espécies de subdossel, emergentes e espécies de nicho de regeneração tolerante à sombra do que as matas de topo de morro e de borda. Nestas áreas predominam espécies zoocóricas produtoras de frutos e sementes de maior porte, associadas a dispersores vertebrados de maior porte, geralmente especialistas ou generalistas de espectro de dispersão menos amplo do que aqueles observados em áreas de borda (fig. 3c).

As áreas de vale e topo apresentam grupos taxonômicos de árvores bastante semelhantes, sendo que a diferença recai sobre a abundância de espécies pioneiras e generalistas, mais abundantes nas áreas de topo, bem como aquelas espécies típicas de mata madura, com padrões regenerativos tolerantes à sombra e produtoras de grandes frutos e sementes, mais abundantes em áreas de vale. A espécie mais abundante nestas áreas foi, também, *Mabea occidentalis* (Euphorbiaceae).

No presente trabalho, será considerada para termos de estudo, um outro tipo de vegetação, aqui denominada de mata de encosta. A vegetação encontrada nas áreas com essa característica pode ser considerada uma transição entre a mata de topo e a de vale. Com características de floresta mais primária, com sub-bosque de média e baixa densidade, com média de copa entre 12 e 20 metros, com poucas emergentes (22 a 35 m). Durante o estudo, estes locais encontravam-se em aclives moderadamente íngremes, bastante drenados, com menor disponibilidade de água em relação à vegetação do vale. No entanto, a estrutura fito-sociológica está diretamente ligada à vegetação caracterizada como mata de vale (fig. 3d).



Figura 3. Tipos de habitats encontrados no local de estudo: Mata de Borda (a), Mata de Topo de Morro (b), Mata de baixada ou de Vale (c) e Mata de Encosta (d).

3.2 Observações sobre a história natural e comportamento de corte de *P. rubrocapilla*

Foram realizadas 392 horas de observação, sendo 80 horas sobre o comportamento de corte e 312 horas sobre demais comportamentos. As observações foram realizadas durante todas as temporadas de campo, sendo feitas geralmente durante a realização dos censos.

Procurou-se observar aspectos relevantes relacionados ao comportamento de forrageio, incluindo dietas, táticas de forrageio — Categorizadas segundo Remsen & Robinson (1990) —, uso de poleiros verticais, tipo de alimento ingerido, frequência de observações, bem como número de indivíduos seguindo marchas de formigas de correição.

As espécies vegetais consideradas pelas aves, como parte da dieta dos indivíduos, elas foram identificadas pela equipe do professor Marcelo Tabarelli do Laboratório de Ecologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco.

Em relação ao comportamento de corte de *P. rubrocapilla* foram observados os tipos de exibições dos machos, os diferentes tipos de vocalizações em diferentes locais de corte.

As observações foram feitas com o auxílio de um binóculo Pentax 16x50 e os relatos das observações, bem como as vocalizações, foram gravados em um gravador portátil Sony TCM 5.000, para posterior análise.

Para as observações sobre o comportamento de corte foram feitas observações utilizando o método focal (Altmann, 1974). Para isso, foram destinados períodos de observação fixas com horários variando entre 05:30 h e 16:00 .

Para as observações sobre os demais tipos de comportamento, foi utilizado o método *ad libitum* (Martin & Bateson, 1993). Que consiste em anotar todos os comportamentos visíveis em determinado período de tempo.

Estas observações eram realizadas circunstancialmente e duravam enquanto os comportamentos estivessem sendo realizados.

3.3 Distribuição espacial e abundância de arenas

Foi demarcada uma área de 500 por 700 metros (35 ha), onde foram abertos transectos, marcados com fitas coloridas a cada 25 metros. Estes transectos foram subdivididos em quadrantes de 25 por 25 metros, formando uma grade de pontos ou *grid* (fig. 4).

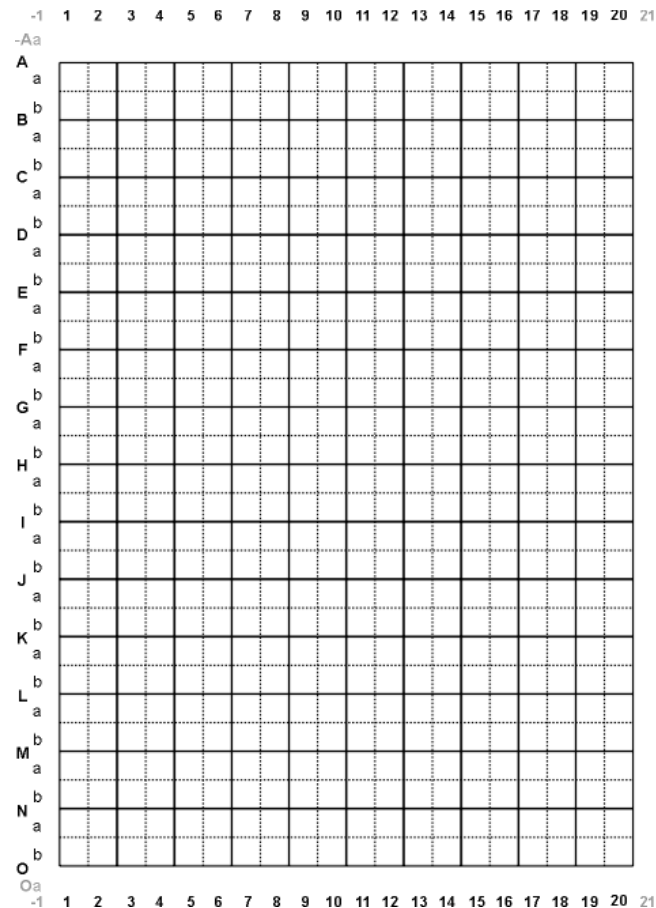


Figura 4. Reprodução da grade de pontos (*grid*) utilizada nos estudos.

Nesta área foram conduzidos 22 censos, ao longo dos transectos do *grid*, nos meses de novembro (sete censos) e dezembro (seis censos) de 2000, fevereiro e março de 2001 (nove censos). Estes censos foram realizados diariamente, na parte da manhã, das 05:00 h às 12:00 h, e, pela tarde, das 14:00 h às 16:00 h, de forma a abranger os diferentes habitats encontrados na área de estudo.

Os registros visuais e sonoros detectados foram assinalados em planilhas individuais representando a área do *grid*, para cada dia do censo. Os registros de mapeamento de censos sucessivos ao longo dos

transectos do *grid* produziram um agrupamento de pontos que se pressupôs representarem as localizações de territórios de corte ou agrupamento de machos. Posteriormente, estes locais foram visitados para a constatação ou não da presença de arenas. Com os dados sobrepostos de cada censo, foi possível obter um mapa de densidade (fig.5), no qual podem ser visualizados os registros de detecção de aves encontradas em cada censo (por exemplo, o nº 1 corresponde às aves observadas no censo nº 1).

Os locais de corte e as arenas — Identificados através do mapa de densidade — foram visitados para a sua precisa localização a partir de dezembro de 2000. Esta localização foi feita durante a realização dos censos, onde se utilizou o método de amostragem *ad libitum*, (Martin & Bateson, 1993). Este método permitiu a identificação precisa dos locais de corte e arenas através do comportamento dos machos territoriais. Desta forma, as árvores onde estavam localizados os palcos principais utilizados para a realização de exibições foram marcadas com fitas coloridas. A densidade de arenas em cada tipo diferente de habitat foi determinada dividindo-se o número de arenas pela área estimada do tipo de vegetação localizada na área do *grid*.

3.4 Distribuição dos locais de corte

Uma vez identificados os locais de corte, eles receberam visitas diárias para a obtenção dos dados sobre a organização social de tais sítios. Para isso foi utilizada a observação direta. Tais observações foram realizadas em períodos variando entre 05:30 e 16:00 h, durante todas as temporadas no campo a partir de fevereiro de 2001 até maio de 2003.

Em cada dia de observação, cinco áreas de corte eram visitadas em cada período de dia (manhã e tarde). As observações duravam cerca de trinta minutos, e cada área de corte recebeu o mesmo número de visitas para cada período do dia.

Os dados obtidos sobre a organização social das arenas foram:

- Número de locais de corte por arena – o primeiro passo para a determinação desta variável foi a identificação das árvores onde estavam localizadas os palcos principais de demonstrações. Tais palcos foram

identificados pela frequência de utilização dos machos territoriais adultos para as atividades de exibições. A árvore, que podia ter um ou mais palcos principais de demonstrações, era considerada como local de corte. Estes locais de corte podiam ter um ou mais machos territoriais, isso era considerado se esses machos utilizassem os mesmos palcos para as suas atividades de exibição.

As arenas podiam ter um ou mais locais de corte, sendo isso definido quando machos territoriais utilizavam palcos em locais de corte diferentes, mas que estivessem mantendo contato visual ou auditivo (acuidade auditiva humana) entre machos situados em diferentes locais de corte.

- Número de machos por local de corte e por arena – foi determinado por observação direta do comportamento de dominação dos machos territoriais, levando-se em conta os critérios de utilização dos palcos principais pelos machos territoriais.

As observações constantes destes sítios, durante todas as temporadas de campo, tiveram o objetivo de verificar se havia mudanças relacionadas ao número de machos, bem como às possíveis alterações em seus locais de corte.

- Distância entre os locais de corte – foram medidas diretamente no campo, determinadas através do método descrito por Astor (1997), utilizando-se trena e bússola. As medidas foram feitas em linha reta, do centro do local de corte (palcos principais de demonstrações), até o centro do local de corte do vizinho mais próximo.

- Diâmetro dos locais de corte – uma vez determinada a árvore com os palcos principais de cada local de corte, assumindo-se que esta árvore seria o centro do local de corte, foi feito um mapeamento das árvores com seus respectivos palcos secundários. Estes palcos secundários foram determinados por observação direta, identificada pela frequência menor de uso pelos machos territoriais, em comparação com os palcos principais. Estes poleiros, ou palcos secundários, eram utilizados para marcação do território, através de vocalizações repetidas, bem como para atividades de exibições menos frequentes.

Determinados estes palcos secundários, foi medida a distância, através de trena, entre o palco principal até os poleiros secundários mais distantes. As áreas dos locais de corte foram calculadas pela

fórmula da área da circunferência ($a = \pi r^2$, onde r é o raio), em função da semelhança entre o espaço ocupado pelos machos nos locais de corte e essas figuras geométricas.

Ainda com relação aos poleiros ou palcos, foram verificados, nos locais de corte, o número de palcos principais de exibição, o número de palcos secundários de exibição, poleiros de marcação (utilizados principalmente para vocalização de marcação de território). Além disso, foram verificadas as características destes poleiros, como diâmetro, altura da copa mais próxima acima dos palcos principais, inclinação em relação à horizontal e altura das árvores onde eram localizados os palcos principais.

- Características do habitat nos locais de corte – As características dos locais de corte e áreas controle, foram divididas em: cobertura vegetal relativa do dossel e densidade vegetacional. Estas variáveis foram quantificadas em todos os locais de corte identificados e em áreas controles (duas áreas controle para cada local de corte, escolhidas prioritariamente em áreas contíguas aos locais de corte, com o mesmo tipo de vegetação, mas sem registro de utilização pelos piprídeos) para a comparação das amostras obtidas nos locais de corte.

As amostras foram coletadas da seguinte forma: no centro de cada local de corte e nas áreas controles, foram delimitadas parcelas de 20 por 20 metros (400 m^2). Dois transectos de 20 metros de comprimento, nas direções Norte-Sul e Leste-Oeste, foram estabelecidos dentro de cada parcela. Nestes transectos, 10 pontos (05 em cada transecto) foram usados para estimar a copa relativa da vegetação. Foi usado um cano de papelão com dois fios cruzados em uma das aberturas. Estes fios dividiam o campo em quatro células, a cada ponto o número de células cobertas por vegetação era registrado olhando-se diretamente acima – para o dossel. Os resultados desta variável foram expressos em porcentagem. Com relação à densidade vegetacional, foi registrado o número de indivíduos jovens ($\leq 1,5 \text{ m}$ de altura).

O número de árvores com $\text{DAP} \geq 7,5 \text{ cm}$, incluindo grandes palmeiras, foi registrado para toda a área das parcelas. Às árvores foram atribuídas categorias por dimensão (7,5 – 10 cm; 10,1 – 12,5 cm; 12,6 – 15 cm; 15,1 – 20 cm; 20,1 – 25 cm; 25,1 – 55 cm e $> 55 \text{ cm}$). Posteriormente, estas categorias foram classificadas como pequena (7,5 – 15 cm); média (15,1 – 25 cm); grande (25,1 - $> 55 \text{ cm}$).

3.5 Comparação entre variáveis ambientais e da organização espacial dos locais de corte de *P. rubrocapilla*

Todas as comparações entre as variações ambientais (densidade da vegetação e cobertura vegetal relativa das copas) e as variáveis dos locais de corte e arenas (número de machos por locais de corte e arenas; dimensões dos locais de corte, distância entre os locais de corte, número, tipo, diâmetro, inclinação e altura dos poleiros) foram feitas em função dos tipos diferentes de habitats, onde as áreas de corte foram plotadas. Para estas comparações foram usadas análises de variância com testes *a posteriori*, para comparar as médias, no caso de diferenças significativas: teste U de Mann-Whitney, análises uni e multivariadas e análises discriminantes, teste Kruskal Wallis.

4. RESULTADOS

4.1 História natural

Durante as observações entre os censos foi encontrado um ninho cuja descrição será feita a seguir.

*4.1.1 Descrição de um ninho de *P. rubrocapilla**

O ninho foi encontrado no dia 15 de novembro de 2000, com dois filhotes ainda bem jovens. O ninho encontrava-se aproximadamente a vinte metros de uma estrada carroçável que cortava a área de estudo e a cerca de dez metros de um córrego temporário, sendo a área sujeita a alagamentos em períodos de chuva. Neste mesmo dia não foi possível a identificação da espécie, pois os filhotes eram muito novos — ainda se encontravam com os olhos fechados — e não foi percebida a presença do adulto.

No dia dezessete do mesmo mês, em uma nova visita, os filhotes estavam começando a emplumar. A fêmea encontrava-se no ninho e permitiu a aproximação em cerca de quatro metros, posteriormente voando a uns quinze metros de distância e vocalizando, o que facilitou a identificação. No dia 21, os filhotes já estavam mais desenvolvidos e encontravam-se encanhoados. O ninho não pôde ser acompanhado posteriormente, sendo coletado no dia 12 de dezembro.

O ninho, em forma de taça, encontrava-se a um metro e meio em relação ao solo. Era formado por folhas secas e raques foliares, amarrados com filamentos de hifas do fungo *Marasmius* sp (Basidiomycetes; Agaricales) e teias de aranha. O ninho encontrava-se em uma forquilha cujos galhos mediam 2,6 mm e 4,4 mm de diâmetro externo; 55,7 mm de diâmetro interno; 30,7 mm de altura e se encontrava em um arbusto de uma planta da família Euphorbiaceae. O exemplar foi depositado na coleção da Universidade Federal da Paraíba.

Observações de comportamentos não relacionados ao comportamento reprodutivo tornaram-se bastante difíceis, pois fora das arenas e sem vocalizar – e, geralmente as aves vocalizam nos locais de corte para marcar seus territórios e para suas demonstrações – é quase impossível avistá-las mesmo em locais

extremamente iluminados. Desta forma, foi obtido um número relativamente pequeno de observações para um razoável número de comportamentos observados. Os comportamentos observados foram;

4.1.2 *Comportamento de manutenção* (n = 503 observações).

Comportamento mais comum apresentado por essas aves consistiu basicamente nas aves arrumarem as plumas com o bico. Este comportamento foi observado nos machos territoriais em seus palcos principais de seus locais de corte. Nestes palcos, as aves permaneceram 90% do tempo de observação, sendo que em 70% desse tempo, dependendo do horário, da observação, as aves permaneceram imóveis e sem vocalizar.

4.4 Comportamento de marcação do território (n = 326 observações). Consiste nos machos, principalmente os machos territoriais, emitirem uma vocalização curta com o objetivo de marcar o território e estabelecer contato. Esse chamado era emitido a intervalos, variando entre 8 a 4 segundos, dependendo do horário de maior atividade das aves.

4.1.3 *Comportamento agonístico* (n = 32 observações).

Foram registrados comportamentos agonísticos interespecíficos (1) e intra-específicos (2).

1) Comportamentos agonísticos interespecíficos (n = 7)

Foram observados machos territoriais afugentando algumas espécies de seus locais de corte; *Manacus manacus* (n = 3 observações); *Euphonia violacea* (n = 1 observação); *Euphonia pectoralis* (n = 1 observação); *Chiroxiphia pareola* (n = 2 observações).

2) Comportamentos agonísticos intraespecíficos (n = 30) – observados em machos territoriais nas fronteiras de suas áreas de corte (machos adultos) (n = 19).

Outros comportamentos intraespecíficos registrados foram:

Fêmeas para fêmeas (n = 2)

Macho adulto para macho jovem (n = 3)

Macho jovem para macho jovem (n = 4)

Comportamentos agonísticos entre indivíduos verdes (não foi possível a identificação do sexo) (n = 2 observações).

4.1.4 Comportamento de forrageio

Este comportamento consistiu na procura de alimento pelas aves, tática utilizada para apanhar alimentos, que foram divididos em três situações diferentes: (1) forrageio de frutos; (2) captura de insetos sobre marchas de formigas de correição; (3) captura de insetos, sem que as aves estivessem sobre marchas de correição;

1) Forrageio de frutos (n = 56 observações)

Em duas ocasiões diferentes, foi observado um grupo de quatro aves (dois machos adultos e dois indivíduos verdes) forrageando os frutos de *Henrietta succosa* (Melastomataceae). Nestas ocasiões, foram registradas como tática de forrageio “sally” – voar, pegar o item alimentar e retornar ao poleiro de origem (Remsen & Robinson, 1990) (n = 32 observações).

Em uma ocasião, foi observado um indivíduo adulto forrageando os frutos de *Miconia prasina* (Melastomataceae). A tática do forrageio foi *sally* (n = 14 observações). Em outra ocasião foram observados dois indivíduos adultos forrageando os frutos de *Psychotria sessilis* (Rubiaceae). As táticas de forrageio observadas foram pegar (*glean*): pegar o item alimentar de um poleiro próximo sem qualquer movimento mais elaborado (n = 6 observações); e voar (*sally*) (n = 4 observações).

2) Captura de insetos sobre marchas de formigas de correição (n = 16)

Foram observadas 27 correições de *Eciton burchelli* (Westwood, 1842) e 16 correições de *Eciton hamatum* (Fabricius, 1781). Todas as observações realizadas foram feitas sobre as correições de *E. burchelli* e nenhuma em *E. hamatum*.

O uso de poleiros verticais foi registrado em todas as observações. Em duas delas, foi observado o pouso em troncos, com 51,0 e 55,4 cm de diâmetro, respectivamente. Estas duas observações foram feitas no dia 20 de dezembro de 2000, por dois indivíduos adultos, na mesma correição. Os outros poleiros

horizontais, utilizados durante o forrageio sobre as correições (n = 103), possuíam diâmetro variando entre 0,5 e 2,0 cm de diâmetro.

Durante as observações, foram registradas três táticas de forrageio (n = 95 observações):

- Voar (*sally*): voar para alcançar a presa, retornando em seguida ao poleiro de origem (n = 49);
- Pegar (*glean*): captura da presa em um substrato próximo, que pôde ser alcançado sem qualquer movimento mais elaborado (n = 41 observações);
- Saltar (*leap*): lançar-se de um poleiro ao chão para capturar a presa, utilizando principalmente as pernas para a impulsão (n = 5 observações).

Os itens alimentares capturados e identificados durante as observações sobre o forrageio nas marchas de correições foram insetos das ordens *Orthoptera* (n = 2) e *Dermaptera* (n = 1).

3) Captura de insetos sem que as aves estivessem sobre marchas de formigas de correição

Foi feita uma observação no dia 24/2/02. Nesta ocasião, durante a execução de um censo, foram observadas quatro aves (dois machos adultos e dois verdes), todos juntos, capturando insetos. Foi registrada a tática de forrageio voar (*sally*) (n = 7 observações), sendo endo que nenhum dos itens capturados, foi identificado, nessa ocasião.

4.1.5 Comportamento social (*demonstrações, vocalizações e outros sons*)

Foram identificados seis tipos de demonstrações ou exibições

- Exibição solitária;
- Exibição de macho adulto para macho adulto;
- Exibição de macho adulto para macho imaturo;
- Exibição de fêmea para fêmea;
- Exibição de macho adulto para fêmea;
- Exibição de macho imaturo para fêmea.

Foram identificados seis tipos de vocalizações, utilizadas tanto nos rituais de demonstrações, como em atividades de marcação do território. Para facilitar comparações, foi adotado a terminologia adotada por Tello (2001), Robbins (1983) e Prum (1990).

- Estalido – Som curto e metalizado, emitido quando machos retornam ao poleiro após deslocamentos.
- Chamado de anúncio – chamado multi-silábico emitido para anunciar a presença ou obter contato. É proferido por machos e fêmeas.
- Chamado de exibição tipo 1 – vocalização composta de duas notas. É proferido por machos e fêmeas ao se obter respostas aos chamados do anúncio.
- Chamado de exibição tipo 2 – vocalização multi-silábica parece ser uma progressão da anterior. No entanto, existe um aumento considerável na intensidade de elementos sonoros que a compõem. É o sinal sonoro proferido entre machos no mesmo palco, ou em palcos próximos, na iminência do comportamento de exibição.
- Chamado de exibição de voo – vocalização composta por dois longos assobios (um ascendente e outro descendente). É parte dos elementos que compõe a exibição de voo, sendo que, nesta situação, a ave voa emitindo o assobio ascendente e retorna ao poleiro de exibição emitindo o outro assobio (descendente); ao pousar emite sempre uma vocalização monossilábica semelhante ao chamado de exibição.
- Chamado do conflito – som prolongado composto por duas notas, está associado a exibição *about face*, descrita no próximo tópico.
- Batida de asas dupla – som metálico produzido pelas asas. Os machos realizam este som ao pousarem, ou antes, de alguns tipos de exibições, geralmente para enfatizar a chegada do macho que realizou a demonstração ao palco.

4.1.6 Comportamento de corte

Foram identificados sete elementos de exibição, muitos deles homólogos a outras espécies do gênero *Pipra*, tanto do clado de *P. aureola* (*P. aureola*, *P. fasciicauda* e *P. filicauda*), quanto do clado de *P. erythrocephala*, do qual *P. rubrocapilla* faz parte.

Vale ressaltar que as atividades de exibição tiveram maior frequência nos horários de observação compreendidos entre 10:00 h e 12:30 h, sendo que as atividades de marcação dos territórios, através de vocalizações, nunca foram registradas antes das seis horas da manhã.

Os elementos de exibição identificados foram:

- Postura vertical – O macho assume uma postura em que a cabeça fica levantada quase verticalmente com o bico apontando para cima. Postura comum a machos e tomada antes de qualquer tipo de demonstração.
- Ida e volta rápida (*'Darting back and forth'*) voos rápidos dos machos territoriais entre o palco principal e palcos secundários.
- Vira em direção oposta (*'About face'*) – macho muda de direção rapidamente em direção posta à outro macho pousado no mesmo palco. O macho assume uma postura corporal inclinada, baixando a cabeça e levantando o uropígio, as asas se abrem mostrando as nódoas da parte inferior. Neste momento, indivíduos presentes executam os mesmos movimentos com as asas abertas. Tal movimento de abrir e fechar as asas pode se repetir várias vezes em meio a vocalizações (chamado de conflito).
- Agachamento (*'Squat'*) – o macho agacha-se transversalmente em seu poleiro com as pernas curvadas. As aves abanam a cauda e estremecem freneticamente as asas semi-abertas. Este tipo de demonstração pode ser seguido de um voo rasante.
- Pula para frente e desliza para trás (*'Forward – jump and backward-slide'*) – o macho dá pulos para frente e para trás, com a cauda voltada para o parceiro, formando ângulos de 45° graus em relação ao poleiro. Na sequência, pula para frente e desliza para trás em direção ao parceiro que se afasta (fig. 5).
- Voo rasante (*'Display-flight'*) – parece ser o auge da demonstração. O macho realiza um voo rasante até um poleiro distante aproximadamente 30 metros do palco principal. Ao retornar ao palco principal, descreve

um “e” antes de pousar quase em cima do parceiro, que se afasta. Durante esta demonstração, o macho emite o chamado de exibição do vôo.

- Bate as asas (*‘Wing-flick’*) – esse *display* foi observado, tanto em sequencia do *display* de vôo rasante, quanto nas chegadas dos deslocamentos, ao poleiro da exibição. O macho pode realizar esses movimentos com muita intensidade e repeti-los várias vezes, emitindo o som metálico.



Figura 5. Dupla de machos territoriais, em um palco principal (local de corte nº 1, ver figura 6). O macho localizado à esquerda realiza o movimento ‘pula para frente, desliza para trás’.

4.2 Distribuição espacial e utilização de habitat nas arenas

As arenas de *P. rubrocapilla* foram encontradas na borda (n = 3), encosta (n = 3) e baixadas (n = 8). Nenhuma arena foi encontrada em topos de morros. A distância entre as arenas variou de 50 a 200 m (média = $74,8 \pm 56,5$; n = 14). A densidade das arenas foi maior na baixada ($0.70 \text{ arenas ha}^{-1}$) do que na encosta ($0.57 \text{ arenas ha}^{-1}$) ou borda ($0.24 \text{ arenas ha}^{-1}$) (fig.6). Na área de estudo, há duas outras espécies de piprídeos (*Manacus manacus* e *Chiroxiphia pareola*), também bastante abundantes e que ocupam todos os tipos de vegetação (observação pessoal).

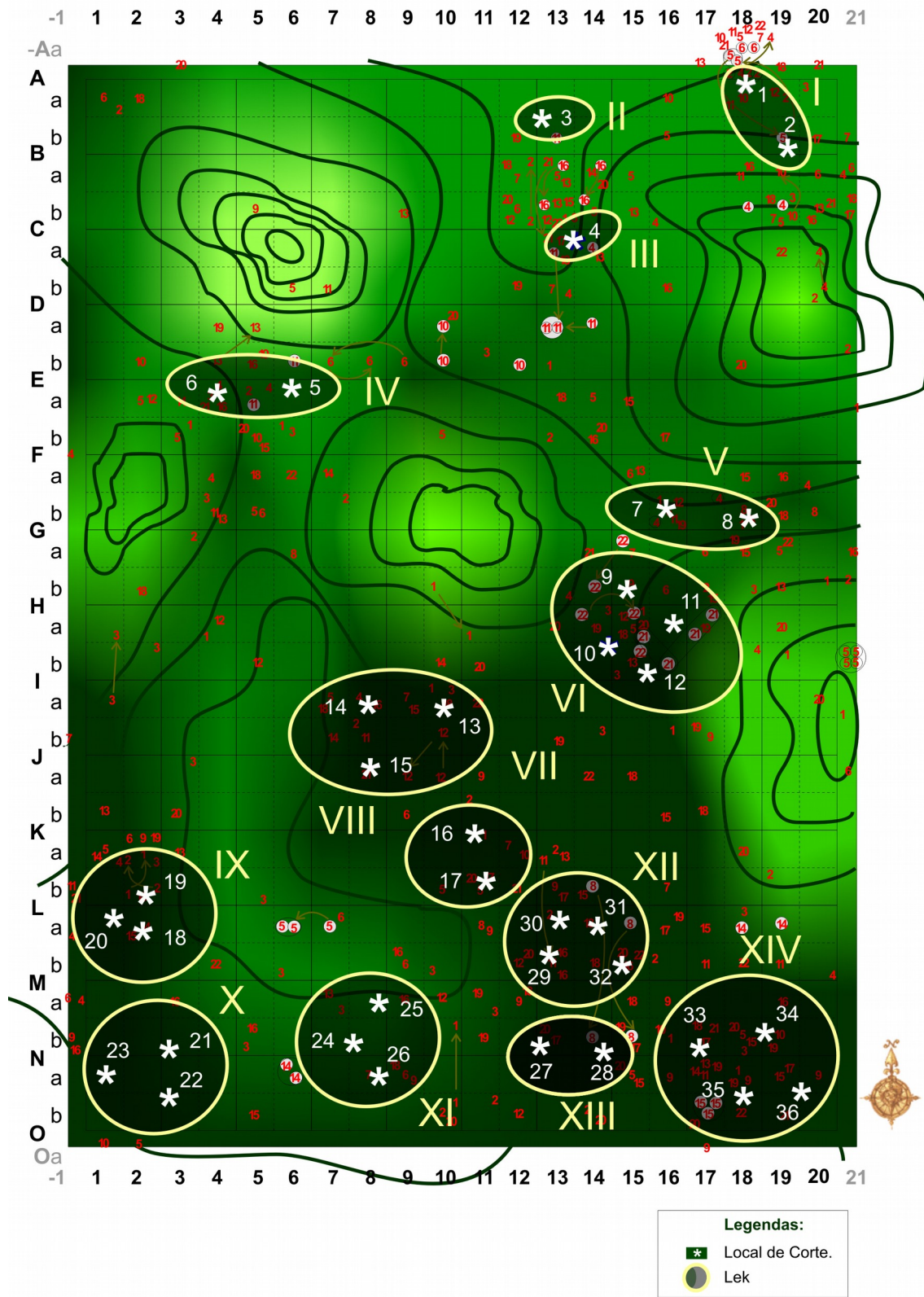


Figura 6. Mapa de densidade, com *grid*, registros dos censos, locais de corte e arenas de *P. rubrocapilla*.

As arenas de *P. rubrocapilla* são persistentes, pois as arenas identificadas na primeira temporada de estudo (dezembro de 2000) mantiveram-se nos mesmos locais até maio de 2002.

4.2.1 Distribuição dos locais de corte

Dentro de cada arena, foram detectados de 1 a 4 locais de corte (fig.6) de *Pipra rubrocapilla* (média = $2,6 \pm 0,2$; $n=36$). Há diferença no número de locais de corte por arena entre os três habitats ($H=6,8$; $gl=2$; $p < 0,001$). Há significativamente mais locais de corte nas arenas localizadas na baixada do que na borda (teste *a posteriori*; $p < 0,01$), mas não há diferenças entre baixada e encosta e nem entre encosta e borda (Tabela 1).

Cada local de corte é ocupado por 1 a 3 machos adultos (média = $1,5 \pm 0,1$; $n = 36$). Não há diferença significativa entre os tipos de vegetação quando se compara o número de machos por local de corte ($H = 1,38$; $gl = 2$; $p = 0,4$). A distância entre os locais de corte dentro de cada arena variou de 30 a 60 m. Esta distância aumenta no sentido borda, encosta e baixada (Tabela 1), mas o n reduzido desta variável na borda não permite uma comparação estatística entre os três tipos de vegetação. Entretanto, quando se compara encosta e baixada, nenhuma diferença significativa foi encontrada em relação a esta variável (Teste de Mann-Whitney; $U = 21$, $p = 0,24$).

O diâmetro dos locais de corte variou de 12,0 a 27,0 m (média = $18,7 \pm 0,6$; $n = 36$). O diâmetro dos locais de corte variou significativamente entre os tipos de vegetação ($H = 13$, $gl = 2$; $p < 0,01$). O diâmetro dos locais de corte é significativamente maior na borda do que na baixada (teste *a posteriori*; $p < 0,01$), mas não há nenhuma diferença entre borda e encosta e nem entre encosta e baixada.

Vegetação	Locais de corte por arena	Distância entre os locais de corte em uma arena (m)	Número de machos ocupando um local de exibição	Diâmetro dos locais de corte (m)	Altura média do poleiro principal (m)	Distância do poleiro principal para a copa mais próxima (m)
Borda	1,3 ± 0,3 (3)	50,0 (1)	1,75 ± 20,4 (4)	25,5 ± 0,5 (4)	10,5 ± 0,4 (4)	2,25 ± 0,25 (4)
Encosta	2,3 ± 0,3 (3)	50,5 ± 4,6 (4)	1,43 ± 0,3 (7)	19,7 ± 0,5 (7)	10,6 ± 0,9 (7)	2,14 ± 0,4 (7)
Baixada	3,1 ± 0,3 (8)	43,4 ± 1,7 (17)	1,48 ± 0,13 (25)	17,4 ± 0,6 (25)	12,2 ± 0,8 (25)	2,78 ± 0,24 (25)

Tabela 1. Características das arenas e dos locais de corte (média ± erro padrão e n entre parênteses) de *Pipra rubrocapilla* nos três tipos de vegetação ocupadas pela espécie na área de estudo.

Em cada local de exibição, os machos territoriais usam entre 5 e 17 palcos diferentes em suas cortes. As características dos poleiros pouco variam. Eles são, sobretudo, horizontais com diâmetro variando de 0,5 a 1,5 cm de diâmetro, sempre desprovidos de ramos e folhagens por pelo menos 2 m, o que deixa passagens livres tanto à frente como atrás do poleiro. Apesar dos locais de corte e, conseqüentemente, dos palcos (poleiros) estarem localizados sob boa iluminação, havia sempre um estrato com folhagem mais densa acima de tais poleiros. Cada local de exibição incluía: (a) um ou dois palcos principais de demonstrações (sendo estes localizados na mesma árvore); (b) três a seis poleiros secundários de demonstração (localizados entre 2 a 4 árvores em torno da árvore onde se localizam os palcos principais); (c) três a sete poleiros de marcação usados principalmente para a atividade de marcação de território, através de vocalizações. A altura do poleiro principal variou de 7 a 21 m (média = 11,6±0,6; n = 36). Não há diferença nesta medida (Tabela 1) quando os três tipos de vegetação são comparados ($H = 1,36$; $gl = 2$; $p = 0,50$). A distância do poleiro principal à copa mais próxima varia de 1 a 5 m (média = 2,6±0,2; n = 36) e não há diferença nesta medida quando os três tipos de vegetação são comparados ($H = 1,76$; $gl = 2$; $p = 0,41$).

4.2.2 Características do habitat nos locais de corte

Não foi detectada nenhuma diferença entre os locais de corte e os locais de controle dentro da borda da floresta, tanto utilizando análise univariada (Tabela 2) como análise multivariada (Wilk's Lambda = 0,42; $p = 0.91$). Na encosta, os locais de corte apresentaram significativamente menor número de palmeiras (< 7,5 cm dbh) e maior densidade de árvores grandes (Tabela 2) do que os locais de controle. Utilizando estas duas variáveis em uma análise discriminante, é possível classificar 75% dos poleiros corretamente. Na baixada, os poleiros de exibição possuem menor cobertura média de copa e menor número de árvores (<7,5 cm dbh) do que os locais controle. Uma análise discriminante com estas duas variáveis classifica corretamente 83% dos poleiros.

Variáveis	Locais de corte	Controle
Borda (n=4)		
% cobertura média	62,5 ± 4,3	63,7 ± 5,2
Árvores (<7,5 cm dhb)	32,2 ± 4,0	33,2 ± 3,0
Palmeiras (<7,5 cm dhb)	16,5 ± 10,3	15,5 ± 4,8
Lianas (<7,5 cm dhb)	10,7 ± 2,9	14,2 ± 4,1
Densidade árvores (>7,5 cm dhb)		
Pequenas	0,07 ± 0,01	0,08 ± 0,02
Médias	0,04 ± 0,01	0,05 ± 0,01
Grandes	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,0
Encosta (n= 7)		
% cobertura média	80,9 ± 1,7	73,6 ± 3,4
Árvores (<7,5 cm dhb)	20,6 ± 2,2	21,6 ± 4,2
Palmeiras (<7,5 cm dhb)	6,21 ± 1,3*	10,4 ± 1,7
Lianas (<7,5 cm dhb)	9,36 ± 1,0	7,71 ± 1,3
Densidade arvores (>7,5 cm dhb)		
Pequenas	0,07 ± 0,0	0,08 ± 0,01
Médias	0,03 ± 0,0	0,03 ± 0,01
Grandes	0,02 ± 0,0*	0,01 ± 0,00
Baixada (n = 25)		
% cobertura média	75,2 ± 0,2*	82,1 ± 1,3
Árvores (<7,5 cm dhb)	9,2 ± 0,8*	17,8 ± 1,8
Palmeiras (<7,5 cm dhb)	10,2 ± 6,9	4,9 ± 0,8
Lianas (<7,5 cm dhb)	11,2 ± 4,2	7,2 ± 0,7
Densidade árvores (>7,5 cm dhb)		
Pequenas	0,07 ± 0,01	0,05 ± 0,00
Médias	0,03 ± 0,01	0,03 ± 0,00
Grandes	0,01 ± 0,00	0,02 ± 0,00

Tabela 2. Média ± erro padrão da proporção média de cobertura (%) da copa da floresta, números de árvores, palmeiras e lianas abaixo de 7,5 cm e densidade (por 400 m²) registradas para os locais de corte e locais de controle em três tipos de florestas em um remanescente de Floresta Atlântica na Usina Serra Grande, Alagoas, Brasil. * $P < 0,05$ (Teste de Mann-Whitney).

5 DISCUSSÃO

5.1 História natural

5.1.1 Ninho

A biologia da nidificação das espécies neotropicais ainda é muito pouco conhecida. No que diz respeito a *P. rubrocapilla*, este é o primeiro registro de ninho feito para a região nordeste. Outra descrição de ninho para esta espécie é feita por Sick (1997). Tostain (1988a, b) fez a descrição de ninhos de cinco espécies de piprídeos, sendo elas *Corapipo guturalis* e quatro espécies de gênero *Pipra* — *P. pipra*, *P. serena*, *P. aureola* e *P. erythrocephala* —, esta última considerada por Prum (1994) como espécie irmã de *P. rubrocapilla*. Apesar deste tipo de descrição ser importante para estudos da biologia da nidificação destas espécies, o número reduzido não permite maiores comparações sobre as características principais dos ninhos, como tamanho e demais medidas. No entanto, algumas características comuns aos ninhos podem ser observadas.

A descrição feita no presente trabalho evidencia a semelhança, em relação aos materiais utilizados, com os ninhos de *P. pipra* e *P. erythrocephala*, ou seja, utilização de raques foliares, folhas mortas, e uso de hifas do fungo do gênero *Marasmius*. Sick (1997) também menciona a utilização destes materiais em sua descrição. A propósito da forma dos ninhos, a composição em taça parece ser um padrão comum para as espécies descritas.

5.1.2 Comportamento Padrão

Em relação ao padrão comportamental registrado para *P. rubrocapilla*, apesar do número pequeno de observações documentadas, alguns comentários devem ser feitos. Com relação aos comportamentos de manutenção e marcação do território, observa-se que estes dois comportamentos estão de acordo com as observações feitas por autores como Sick (1997), Astor (1997) e Tello (2001). Estes autores observaram a

permanência dos machos territoriais em seus locais de corte em espécies como *P. rubrocapilla* e *P. chloromeros* variando em torno de 58 a 90% do tempo de observação.

5.1.2.1 Comportamento de Manutenção

O comportamento de manutenção é sempre constante em horários onde as atividades de corte não são tão intensas e se evidencia toda vez que as aves não estão empenhadas em qualquer outro tipo de comportamento, independentemente de horário.

5.1.2.2 Comportamento de marcação de Território

Já o comportamento de marcação de território, realizado através de vocalizações descritas como ‘chamado de anúncio’, está relacionado ao horário, uma vez que a marcação do território e a vocalização relacionada a esta atividade são o prenúncio das atividades de exibição, que se tornam intensas entre 10:00 e 12:30 h. Nestes horários os machos passam a vocalizar com mais intensidade com intervalos menores entre os chamados, a fim de obterem respostas de vizinhos, bem como de fêmeas, para a realização de demonstrações e possíveis cópulas.

5.1.2.3 Comportamentos Agonísticos

Com relação aos comportamentos agonísticos interespecíficos, *P. rubrocapilla* apresentou um certo grau de territorialidade. Segundo Tello (2001), *P. chloromeros*, que pertence ao mesmo clado de *P. rubrocapilla*, também apresenta este grau de agressividade territorial em relação a outras espécies, sendo que as mais excluídas de seus locais de corte foram *P. coronata* e *P. fasciicauda*, bem como *Euphonia xanthogaster*.

A territorialidade intra-específica pode englobar comportamentos agonísticos ritualizados em forma de demonstrações. Segundo Tello (2001), estas com disputas, geralmente conflitos de fronteiras entre locais de corte, raramente terminam em lutas. No presente trabalho, foram desconsiderados os conflitos ritualizados e registrados os comportamentos agonísticos com lutas, o que pode explicar o número pequeno de observações. Segundo Tello (2001), os combates fronteiros servem para a determinação de ‘zonas neutras’, onde não existe dominação completa entre machos territoriais com locais de corte vizinhos.

O registro interessante que se fez durante as observações deste trabalho foi o comportamento agonístico entre fêmeas. Em duas ocasiões — dias 18/02/00 e 23/02/01 — foi observado um par de fêmeas lutando, tendo como consequência a exclusão de uma delas. Estas observações foram realizadas no local de corte nº 1. As visitas a locais de corte por pares de fêmeas a um único macho parecem ser muito comuns; registros semelhantes foram feitos por Tello (2001) para *P. chloromeros* e por Lill (1976) para *P. erythrocephala*, ambas as espécies incluídas no mesmo clado de *P. rubrocapilla*.

Quanto ao comportamento de forrageio, tanto de frutos como sobre marchas de formigas de correição, a espécie é quase desconhecida. Astor (1997) observou uma dieta predominantemente frugívora para a espécie, e cita como itens alimentares frutos de *Myconia prazina* (Melastomataceae), *M. albicans* (Melastomataceae), *Aegiphyla sellowiana*, (Lamiaceae) *Rapanea ferruginea* (Myrcinaceae) *Faramea multiflora* (Rubiaceae), *Psychotria deflexa* (Rubiaceae), *P. racemosa* (Rubiaceae), além de várias espécies do gênero *Psychotria* (Rubiaceae). No entanto, o autor não menciona táticas de forrageio para a espécie.

Marini (1992), em revisão da literatura sobre itens alimentares e táticas de forrageio dos piprídeos, menciona como itens alimentares da espécie frutos e artrópodes. No entanto, não faz menção a táticas de forrageio.

Com relação ao forrageio sobre marchas de formigas de correição, os principais registros sobre a espécie são os de Leite (2001), que observou, na mesma área de estudo do presente trabalho, um total de sete registros da espécie sobre 15 marchas de correição, com um número total de nove indivíduos, onde *P. rubrocapilla* obteve 33,3% de frequência das observações, sendo a quinta ave mais registrada em suas observações.

O outro autor que menciona *P. rubrocapilla* como seguidora de formigas de correição é Willis (1984). Este autor observou a espécie em dez marchas de correição, com um total de catorze aves avistadas. Tanto Leite (2001), quanto Willis (1984) só fizeram observações da espécie seguindo marchas de *Eciton burchelli*, de modo semelhante ao presente trabalho.

O presente estudo reforça os resultados obtidos pelos dois autores, que classificam *P. rubrocapilla* como seguidora ocasional de formigas de correição. Quanto às táticas de forrageio e itens alimentares capturados, os resultados apresentados no presente estudo parecem ser inéditos.

5.1.3 Comportamento de corte e contexto social

Com relação aos tipos de demonstrações, o presente estudo está de acordo com as observações feitas por Astor (1997) para a mesma espécie. No entanto, este autor categorizou apenas dois dos comportamentos observados no presente estudo, comportamento entre machos adultos e comportamento entre machos sub-adultos e indeterminados. Isso pode ter ocorrido devido à dificuldade de identificação dos indivíduos verdes (plumagem de fêmeas).

No presente estudo, os comportamentos só foram registrados quando havia identificação segura dos machos imaturos, que apresentavam uma plumagem que os diferencia das fêmeas. As fêmeas foram identificadas pelo comportamento de cortejo dos machos próximos.

5.1.3.1 Comportamento de exibição e/ou de corte

Os registros dos movimentos relacionados ao comportamento de corte aqui, relacionados parecem ser interessantes, pois são importantes nos estudos filogenéticos da família. Alguns elementos de exibição aqui registrados não foram observados por Astor (1997) para a mesma espécie. Tais elementos foram ‘postura vertical’ e ‘agachamento’. O primeiro é um tipo de exibição relacionado por Prum (1990) como um elemento apenas presente no clado de *P. erythrocephala*. O agachamento foi registrado em *P. chloromeros* — que faz parte do clado de *P. erythrocephala* — por Tello (2001) como um elemento só presente em espécies que produzem sons mecânicos (*P. cornuta*, *P. mentalis*, *P. chloromeros*). No entanto, neste estudo foram registrados tanto sons mecânicos, quanto elementos de exibição relacionados por Tello (2001) ao uso das asas para a produção desse tipo de som, dentre eles a exibição de agachamento.

Os demais tipos de demonstrações observados no presente estudo também foram encontrados por Astor (1997). Estes elementos fazem parte do repertório de várias espécies do gênero *Pipra*, incluindo o

clado de *P. erythrocephala*. São eles: ‘ida e volta rápida’, compartilhado por *P. aureola*, *P. fasciicauda* e *P. mentalis*; ‘vira em direção oposta’, presente no clado de *P. erythrocephala*, registrado para *P. chloromeros*; ‘pula para a frente e desliza para trás’, também registrado por Astor (1997), guarda semelhança com o ‘desliza para trás’, presente em *P. mentalis*, *P. cornuta*, *P. chloromeros*; ‘voo rasante’, presente em *P. cornuta*, que pode ser a exibição de voo do tipo dois descrito por Tello (2001) para *P. chloromeros*. Neste caso este tipo de demonstração incluiria *P. mentalis* e *P. erythrocephala*; ‘bate as asas’, segundo Tello (2001), seria um dos comportamentos mais comuns descrito para o clado de *P. erythrocephala*, e estaria presente em *P. cornuta*, *P. mentalis* e *P. chloromeros*.

5.2 Distribuição espacial de arenas

Com relação à distribuição espacial de arenas, os resultados obtidos demonstram que existe uma maior densidade em áreas com características de floresta primária (mata de baixada e encosta). Estes resultados são semelhantes aos encontrados por Tello (2001) para *P. chloromeros* e por Snow (1962a) para *P. erythrocephala*, ambas as espécies pertencentes ao mesmo clado de *P. rubrocapilla*. Estes resultados, no entanto, não estão de acordo com os encontrados por Astor (1997) para a mesma espécie, que encontrou uma maior densidade de arenas em área com características florestais mais secundárias.

Isso pode se dever ao fato de que este autor não realizou um estudo comparativo mais completo sobre a preferência da espécie para a fixação de suas arenas. Outra explicação para esta diferença pode ser a de que a área de estudo onde o autor realizou suas observações (reserva de Poço das Antas) pode não apresentar uma grande área com características florestais mais preservadas. Desta forma, as aves podem estar obrigadas a ocupar as áreas disponíveis, mas que possuam características fixas, tanto em áreas secundárias, quanto em áreas com características mais primárias, como por exemplo, altura média de palcos principais de exibição, que parece se manter constante, independentemente do habitat.

Outra observação constatada no presente estudo, com relação à distribuição espacial das arenas, é que nenhuma arena foi identificada em áreas com vegetação caracterizada como topo de morro. No entanto,

foram identificados vários locais de corte de dois outros piprídeos abundantes em áreas de topo de morro: *Chiroxiphia pareola* e *Manacus manacus*. Estas espécies parecem ter uma distribuição espacial mais homogênea de suas arenas no local de estudo, o que demonstra que existem exigências diferentes com relação ao ambiente requerido para a fixação de arenas. Por exemplo, todas as demonstrações observadas, feitas para *C. pareola*, foram realizadas no chão ou em troncos caídos na mata a poucos centímetros do chão.

Assim como em outras espécies de aves com comportamento de formação de arenas, os locais de corte de *P. rubrocapilla* foram constantes durante o período, resultados semelhantes aos de Lill (1976), Foster (1981), MacDonald (1989) e Tello (2001). Locais de corte identificados ainda na primeira temporada de campo, em dezembro de 2000, mantiveram-se inalterados até o fim das observações em maio de 2002, com exceção do local de corte nº 1 da arena I (ver fig. 5), cujo palco principal foi mudado — o poleiro foi possivelmente quebrado pela queda de um galho maior.

Quanto à distribuição de locais de corte, os resultados do presente estudo permitem duas discussões. A primeira pode ser feita observando os dados da tabela 1 referentes à organização social das arenas. Essa organização leva em conta os seguintes critérios adotados por Prum (1994):

- 1 – Diâmetro das áreas de corte
- 2 – Número de machos por arena
- 3 – Distância entre as áreas de corte

Com base nestes resultados, as arenas de *P. rubrocapilla* são semelhantes àsquelas de *P. chloromeros* (Tello, 2001) e *P. cornuta* (Snow, 1977), e diferentes das arenas de *P. erythrocephala* (Snow, 1962; Lill, 1976). Usando a classificação de Prum (1994) para a organização espacial de arenas, as duas primeiras espécies estão dentro da categoria de arenas dispersas, enquanto *P. mentalis* e *P. erythrocephala* concentram suas arenas. Desta forma, os resultados são interessantes, uma vez que esses critérios são considerados como caracteres que demonstram relações de parentesco da família, juntamente com os elementos de exibição.

Segundo Prum (1992), no clado de *P. erythrocephala* (*P. cornuta*, *P. mentalis*, *P. erythrocephala* e *P. rubrocapilla*), as duas últimas espécies são consideradas espécies filogenéticas muito próximas (ver tabela

1 em Prum 1994), com cerimônias pré-nupciais semelhantes e distribuições geográficas complementares, sendo às vezes consideradas como subespécies (Sick, 1997).

O caráter que sustenta a relação filogenética entre as duas espécies, segundo Prum (1994), é a formação de arenas concentradas. O problema é que os dados usados pelo autor para estabelecer esse padrão de organização social e estabelecer esse parentesco, ou seja, Snow (1962b) e Lill (1976) para *P. erythrocephala* e Sick (1959 e 1967) para *P. rubrocapilla*, não trazem informações precisas ou suficientes para formar tal hipótese. Tanto Snow (1962b) quanto Lill (1976) mencionam apenas o número de indivíduos por arena e distância entre locais de corte mais próximos, com um número amostral muito baixo ($n = 1$) para cada variável. Sick (1959, 1967) apenas descreve os rituais pré-nupciais de *P. rubrocapilla*.

Os resultados aqui apresentados são semelhantes aos encontrados por Astor (1997). Tanto o presente estudo quanto o trabalho do autor supracitado indicam um padrão de arenas dispersas para *P. rubrocapilla*. Astor (1997), no entanto, esperava encontrar resultados semelhantes aos de Snow (1962b) com *P. erythrocephala* com relação ao padrão de distribuição espacial de arenas, ou seja, arenas concentradas. Para explicar a disparidade entre os seus resultados e os encontrados por Snow (1962a), Astor (1997) usa argumentos ligados à plasticidade adaptativa. Segundo o autor, as explicações para justificar as divergências são as diferenças de abundância entre as duas espécies e a disparidade de estrutura vegetacional nas áreas de estudo. Astor (1997) acredita que seus resultados diferem dos de Snow (1962a) porque *P. erythrocephala*, nas florestas de Trinidad, era a espécie mais abundante, concentrando assim suas arenas. Essas florestas eram pouco alteradas, afetando pouco a disponibilidade de recursos. Ao contrário da situação encontrada em seu estudo, onde *P. rubrocapilla* não seria a espécie mais abundante (a mais abundante seria *Manacus manacus*) e o estado de conservação do seu local de estudo não é bom, o que afetaria a disponibilidade de recursos. Desta forma, Astor (1997) considera a abundância da espécie e a disponibilidade de recursos como fator limitante para a fixação e distribuição espacial de arenas.

Segundo Prum (1992), este tipo de explicação feita por Astor (1997) não parece coerente com a sua hipótese para o padrão filogenético da evolução do comportamento de formação de arenas nos piprídeos. A

questão colocada por Prum (1994) é disposta num contexto histórico-evolutivo e não em modelos de plasticidade adaptativa, insuficientes para explicar a variação filogenética nestes comportamentos.

O argumento de Astor (1997) parece frágil, inclusive porque sua explicação para a concentração de arenas da espécie mais abundante (*M. manacus*) em áreas de grande disponibilidade de recursos (grande densidade de árvores do gênero *Myconia*; Melastomataceae) não é consistente, pois se os recursos estão disponíveis para *M. manacus*, permitindo a concentração de suas arenas, deveriam também estar para *P. rubrocapilla*. No presente estudo, *P. rubrocapilla* foi a espécie mais abundantemente observada no local de estudo, e sua escolha para a fixação de arena recaiu sobre áreas com florestas mais bem preservadas e sombreadas, situação apontada por Astor (1997) para explicar a concentração de arenas de *P. erythrocephala* observada por Snow (1962a). No entanto, o presente estudo não corrobora a hipótese de Astor (1997), uma vez que foram observadas também arenas dispersas.

Além disso, várias arenas de *Chiroxiphia pareola* e *M. manacus*, piprídeos também abundantes, foram localizados em áreas com vegetação classificada como topo de morro. Tais áreas possuíam uma grande disponibilidade de recursos (plantas gênero *Faramea*; Rubiaceae). No entanto, nestas áreas não foi sequer registrada a presença de *P. rubrocapilla*, o que reforça a indicação de que os recursos alimentares não são, pelo menos na espécie em questão, a explicação para a fixação de arenas, nem de sua distribuição espacial.

Ainda com relação à distribuição espacial de arenas, os resultados permitem algumas reflexões quando se comparam as variáveis desta distribuição entre os diferentes habitats onde foram encontrados locais de corte. Os resultados encontrados na tabela 1 indicam resumidamente que: (1) existe um maior número de locais de corte em áreas de floresta mais bem preservadas e mais sombrias, desconsiderando-se a vegetação de topo de morro, também bem preservada, no entanto, menos sombreadas indicando, mais uma vez, que existe preferência por áreas com características de floresta mais primária e densa; (2) as arenas localizadas em áreas de floresta de baixada ou fundo de vale possuem mais machos que as áreas com características de floresta de borda com características mais secundária, indicando que algum fator do

ambiente, que não os recursos, podem influenciar esta preferência; (3) nas áreas de floresta com características mais primárias, o diâmetro dos locais de corte com maior número de machos é menor do que o daquelas com menos machos em área de floresta secundária. Isso pode ser explicado porque se existe uma preferência, a densidade de indivíduos parece restringir o tamanho dos locais de corte fixados nestas arenas. Variáveis relacionadas aos palcos ou poleiros — como número de palcos principais por locais de corte, diâmetro dos poleiros, número de poleiros por local de corte e altura dos poleiros principais mantidos nos três tipos de habitats — indicam que estas variáveis são mantidas apesar da preferência pelas áreas da floresta com características primárias.

A questão do comportamento de formação de arenas e sua origem se mantêm quando se considera as explicações sobre a agregação das arenas, ou a escolha de locais pra fixação de tais sítios. A maioria dos autores tem várias explicações, algumas baseadas na plasticidade adaptativa (por exemplo, Astor, 1997), e outros rejeitando tais explicações através de evidências bastante coerentes.

Tello (2001), por exemplo, observou em seu trabalho sobre distribuição espacial por arenas de *P. chloromeros*, que a hipótese do *hotspots*, sugerida por Bradbury & Gibson (1983), segundo a qual as arenas seriam formadas aonde a densidade de fêmeas fosse alta ou onde houvesse maior probabilidade de encontrá-las — hipótese que é usada amplamente em discussões sobre este tipo de estudo — não se aplica aos resultados encontrados em seu estudo. No presente estudo buscou-se avaliar características estruturais dos locais de corte.

Para Tello (2001), seria improvável que a abundância de fêmeas influenciasse no tamanho e distribuição das arenas de *P. chloromeros*. Seu argumento baseia-se no fato de que as distâncias entre as arenas observadas em seu estudo estão dentro do tamanho das áreas de uso das fêmeas estimadas para outras espécies do gênero *Pipra*. Desta forma, uma mesma fêmea poderia frequentar várias arenas diferentes, desde que essas estivessem dentro de sua área de uso, não importando se essas áreas fossem bem preservadas ou não. Ainda segundo Tello (2001), a explicação para este tipo de questão poderia ser resolvida com estudos comportamentais mais completos (como taxa da visitação de fêmeas às arenas e sobre a distribuição dos

recursos usados pelas fêmeas). Já Astor (1997) acredita que tais explicações poderiam surgir de estudos mais completos sobre os diferentes habitats escolhidos para a fixação de arenas e locais de corte.

5.3 Características do habitat nos locais de corte

Com relação às comparações entre as áreas escolhidas para a fixação de locais de corte e suas respectivas áreas controle, os resultados são interessantes porque indicam diferenças significativas de algumas variáveis apenas nas áreas mais bem preservadas (encosta e baixada), sendo que nas áreas com menor densidade de arenas (mata de borda) não houve diferenças significativas entre nenhuma de suas variáveis. Com relação às áreas de mata mais bem preservadas, as variáveis que apresentaram diferenças significativas entre os locais de corte e as áreas controle podem indicar que existem condições sutis para a escolha das aves para fixar suas arenas.

Para Prum (1994), a grande variabilidade de habitats utilizados por toda a família, incluindo espécies e gêneros com grandes distribuições geográficas, não seriam capazes de alterar a estabilidade do comportamento social das aves, o que torna os modelos evolutivos baseados na plasticidade devido a fatores ecológicos imprecisos para a determinação de certos aspectos do comportamento de formação de arenas.

No entanto, uma visão menos geral da variabilidade de habitats pode indicar que, alguns aspectos comportamentais não variam apesar da grande variabilidade nos ambientes florestais neotropicais, como, por exemplo, diâmetros semelhantes de poleiros para a escolha dos palcos principais de demonstração, podem influenciar na escolha para a fixação de locais de corte, bem como determinar toda a organização social e distribuição espacial das arenas.

Essas pequenas variações podem assumir um caráter evolutivo significativo, até mesmo se for considerado o comportamento de formação de arenas e as condições ecológicas requisitadas para a fixação de cortes. Uma dessas variações pode ser a variação de luminosidade das florestas.

Estudos recentes realizados por Heindl & Winkler (2003) indicam que padrões de luminosidade relacionados ao padrão de coloração das aves podem ser uma explicação razoável para a escolha de certas áreas para a fixação de locais de corte e arenas.

Estes autores utilizaram métodos espectro-radiométricos para comparar a forma com que a luminosidade do habitat afeta a conspicuidade do padrão de colorido das penas dos machos adultos de *P. filicauda* e seus locais de corte. Foram considerados aspectos de visibilidade, incluindo propriedades do padrão completo das cores das aves, o contraste visual destas cores no próprio indivíduo e o contraste dos pássaros em relação à cor do ambiente que os circunda.

O estudo de Heindl & Winkler (2003) foi gerado por um paradigma de ordem evolutiva que afeta diretamente os píprideos e seu comportamento social. Segundo os autores, aves com padrão aberrante de cor na plumagem e movimentos elaborados — objetivando a atração de fêmeas — deveriam também atrair mais predadores.

O resultado do estudo destes autores indica que as condições de luminosidade nos locais de corte, relacionadas com os padrões de contrastes das cores das aves e do meio circundante, podem deixar a ave conspícua a uma distância muito próxima (no mesmo poleiro, por exemplo) e torná-la invisível para observadores de longa distância (no caso, possíveis predadores).

No caso de *P. filicauda*, os autores observaram que a preferência para fixação de locais de corte recaiu sobre áreas sombreadas (possivelmente áreas mais bem preservadas). Nestes sítios sombreados, sob certas condições de luminosidade — onde estão incluídos os horários, com relação à intensidade da atividade solar, e a nebulosidade — as aves obtêm um equilíbrio entre a conspicuidade de seu colorido (para o comportamento de corte) e o contraste com o ambiente circundante (que as torna camufladas para predadores e observadores a distâncias maiores).

Heindl & Winkler (2003) afirmam ainda que, o fato de ser a sombra, e não diretamente a luz, o fator a influenciar a escolha na fixação dos locais de corte pode contrariar observações de diversos autores sobre a questão (como, por exemplo, Schwartz & Snow, 1978), uma vez que a maioria dos autores acreditava que os

piprídeos com comportamento de formação de arenas preferiam sítios bem iluminados das florestas para suas demonstrações. Estas áreas bem iluminadas estariam sempre próximas a clareiras naturais ou em áreas de florestas secundárias.

Desta forma, os resultados apresentados por Heindl & Winkler (2003) parecem apoiar indiretamente os resultados do presente estudo com relação à escolha de *P. rubrocapilla* por áreas de floresta com características mais bem preservadas, mais especificamente, apoia a idéia de que os piprídeos não precisam procurar áreas ensolaradas necessariamente, mas o estrato utilizado pode ser diferente, além da geografia macro e micro das espécies. Neste caso, o ponto chave para esta escolha seria o padrão de luminosidade de tais sítios, ao passo que o equilíbrio entre a conspicuidade das cores das aves e seu contraste com o ambiente também está relacionada com horários. Para Heindl & Winkler (2003), o momento ideal para este equilíbrio coincide com os horários de maior atividades de demonstrações de *P. filicauda* em suas arenas de corte, das 10:00 h às 12:00 h.

Desta forma, pode-se tentar uma extrapolação para explicar os horários de maior intensidade das demonstrações de *P. rubrocapilla* no presente estudo — das 10:00 h às 12:30 h — bem como os observados por Tello (2001), 10:00 h – 14:30 h, porque, segundo Heindl & Winkler (2003), nos horários onde o sol é mais intenso e encontra-se em ângulo reto (ou próximo a esta angulação) em relação à floresta, o padrão de luminosidade produz um efeito ideal entre sombra e luz para a realização de demonstrações. Desta forma, é razoável que aves com padrões diferentes de colorido possam apresentar variações nos horários de maior intensidade de demonstrações.

A indicação de que fatores ecológicos podem não interferir na estabilidade dos padrões comportamentais das espécies de piprídeos com comportamento de formação de arenas presente não exclui o fato de que certas variações ambientais podem ser fundamentais na escolha para a fixação de locais de corte por certas espécies, como no caso de *P. rubrocapilla* no presente estudo, existindo a possibilidade de tais variações influenciarem aspectos mais gerais do comportamento de formação de arenas como organização social das arenas.

6 CONCLUSÕES

- 1 - As arenas de *P. rubrocapilla* estudadas são consideradas persistentes porque se mantiveram em seus locais sem alterações por um período de um ano e meio.
- 2 - A distribuição espacial das arenas de *P. rubrocapilla*, de acordo com a categorização de Prum (1994), apresentou-se como arenas dispersas.
- 3 - Houve uma preferência das espécies para a fixação de seus locais de corte em áreas de florestas com características mais bem preservadas e sombreadas (mata de encosta e de baixada) em relação a áreas com características de floresta secundária (mata de borda).
- 4 - A chave para a escolha da espécie para a fixação de locais de corte pode estar ligada ao padrão de luminosidade de tais locais. Este padrão de luminosidade atrairia, em áreas mais primárias e sombreadas, as aves por influenciar a qualidade de suas demonstrações.

7. BIBLIOGRAFIA

- Arak, A. 1984. Sneaky & breeders. **In:** Producers and scroungers. Barnard, C. J. (edit.). London: Croom Helm, p. 181–210.
- Astor, I. N. C. 1997. **Distribuição espacial de arenas e comportamento de exibição e corte de duas espécies simpátricas, *Pipra rubrocapilla* e *P. pipra*, em Área de Mata Atlântica na Reserva Biológica de Poço das Antas, RJ.** 78 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia) – Curso de Pós-graduação em Ecologia, Universidade de Brasília, DF.
- Alexander, R. D. 1974. The evolution of social behavior. **In:** Annual Preview of Ecology and Systematics, n.5, p. 325-383.
- Altmann, J. 1974. Observation study of behavior: sampling methods. **Behavior**, n. 49, p. 227-265.
- Beehler, B. M. & Foster, M. S. 1988. Hotshots, hotspots, and female preference in the organization of lek mating systems. **American Naturalist**, n. 131, p. 203-219.
- Bradbury, J. W. 1977. Lek mating behavior in the Hammer-headed Bat. **Z Tierpsychol**, n. 45, p. 225-255.
- Bradbury, J. W. 1981. The evolution of leks. **In:** Alexander, R. D.; Tinkle, D. Evolution of Social Behavior: Hypotheses and Empirical Tests. New York: Chiron Press, p. 138-169.
- Bradbury, J. W.; Gibson, R. M. Leks and mate choice. **In:** Bateson, P. Mate Choice. Cambridge: Cambridge Press, 1983. p. 109-138.
- Bradbury, J. W. & Tsai, I. M. 1986. Hotspots and the dispersion of leks. **Anim. Behav.**, n. 34, p. 1694 –1709.
- Ministério das Minas e Energia. 1981. Secretaria-Geral. **Projeto RADAMBRASIL**, Folhas SB. 24/25 Jaguaribe / Natal: geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro.
- Chapman, F. M. 1935. The courtship of Gould's Manakin (*Manacus vitellinus vitellinus*) on Barro Colorado Island, Canal Zone. **Bull. Amer Mus. Nat. Hist.**, n. 68, p. 471-525.
- Darton, I. 1958. The display of the manakin *Manacus manacus*. **Ibis**, n.100, p. 52-58.

- Davis, T. A. W. 1949. Field notes on the Orange-crested Manakin *Neopelma chrysocephalum* (Pelz.). **Ibis**, n. 91, p. 349-350.
- Davis, T. A. W. 1949. Display of White-throated Manakin *Corapipo gutturalis*. **Ibis**, n. 91, p. 146-147.
- Emlen, S. T.; Oring, L. W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. **Science**, n. 197, p. 215-223.
- Foster, M. S. 1977. Odd, couples in Manakins: a study of social organization and cooperative breeding in *Chiroxiphia linearis*. **American Naturalist**, n. 111, p. 285-37.
- Foster, M. S. 1983. Disruption, dispersion, and dominance in lek-breeding birds. **American Naturalist**, n. 122, p. 53-72.
- Gilliard, E.T. 1959. Notes on the courtship behavior of the Blue-backed Manakin (*Chiroxiphia pareola*). **Am. Museum Novitates**, n. 1942, p. 1-19.
- Gilliard, E.T. 1963. The evolution of bowerbirds. **Sci. Amer.**, n. 209, p. 38-46.
- Haverschmidt, F. 1958. Display of *Manacus manacus*. **Ibis**, n. 100, p. 626.
- Heindl, M.; Winkler, H. 2003. Interacting effects of ambient light and plumage color patterns in displaying Wire-tailed Manakins (Aves, Pipridae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, n.53, p.153-162.
- Höglund, J.; Robertson, J. G. M. 1990. Female preferences, male decision rules and the evolution of leks in the Great snipe *Gallinago media*. **Anim. Behavior**, n. 40, p. 15-22.
- Krebs, J. R.; Davies, N. B. 1996. **Introdução à ecologia comportamental**. São Paulo: Atheneu, 420 p.
- Lack, D. 1968. Ecological adaptations for breeding birds. Methuen, London.
- Leite, L. O. 2001. **Ecologia e Comportamento de *Pyriglena leuconota pernambucensis* Zimmer (Aves, Thamnophilidae): um Táxon Endêmico da Floresta Atlântica do Nordeste Brasileiro**. 52f. Dissertação (Mestrado em Zoologia) – Curso de Pós-graduação em Ciências Biológicas, Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa.
- Lill, A. 1974. Sexual behavior in the lek-forming White-bearded Manakin, *M. manacus trinitatis*. **Z. Tierspsychol**, n. 36, p. 1-36.

- Lill, A. 1974. Social organization and space utilization in the lek-forming White-bearded Manakin, *M. manacus trinitatis*. **Z. Tierspsychol**, n. 36, p. 513-530.
- Lill, A. 1976. Lek behavior in the Golden-headed Manakin, *Pipra erythrocephala*, in Trinidad (West Indies). **Advances in Ethology**, n. 18, p. 1-84.
- Macdonald, D. B. 1998. Cooperation under sexual selection: age-graded changes in a lekking bird. **American Nature**, n. 134, p. 709-730.
- Marini, M. A. 1992. Foraging behavior and diet of the Helmeted Manakin. **The Condor**, n. 94, p. 151-158.
- Marini, M. A.; Cavalcanti, R.B. 1992. Foraging behavior, diet, and possible monogamy of a sexually dichromatic Manakin, *Antilophia galeata*. **Auk**, n. 109, p. 911-913
- Martin, P.; Bateson, P. 1993. **Measuring Behavior: an Introduction Guide**. 2. ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- Oring, L. M. 1982. Avian mating systems. **In:** Farner, D. S.; King, J. R.; Parkes, K. Avian Biology. New York: Academic Press, v.6, p. 1-92.
- Prum, R. O.; Johnson, A. E. 1987. Display behavior, foraging ecology, and systematics of the golden-winged manakin (*Masius chrysopterus*). **Wilson Bulletin**, n. 87, p. 521-539
- Prum, R. O. 1985. Observations of the White-throated manakin (*Pipra serena*) in Suriname. **Auk**, n. 102, p. 384-387.
- Prum, R. O. 1986. The display of the White-throated Manakin, *Corapipo gutturalis* in Suriname. **Ibis**, n. 128, p. 91-102.
- Prum, R. O. 1990. Phylogenetic analysis of the evolution of display behavior in the neotropical manakins (Aves: Pipridae). **Ethology**, n. 84, p. 202-231.
- Prum, R. O. 1992. Syringeal morphology, phylogeny, and evolution of the Neotropical manakins (Aves; Pipridae). **American Museum Novitates**, p. 3043.
- Prum, R. O. 1994. Phylogenetic analysis of the evolution of alternative behavior in the manakins (Aves: Pipridae). **Evolution**, n. 48, p. 1657-1675.

- Remsen, J. V. Jr; Robinson, S. K. 1990. A classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitats. **Studies in Avian Biology**, n. 13, p. 144-160.
- Ridgely, R. S.; Tudor, G. 1994. **The Birds of South America: the suboscine passerines**. Austin: University of Texas Press.
- Robbins, M. B. 1983. The display repertoire of the hand-tailed manakin (*Pipra fasciicauda*). **Wilson Bulletin**, n. 95, p. 321-342.
- Robbins, M. B. 1985. Social organization of the Band-tailed Manakin (*Pipra fasciicauda*). **Condor**, n. 87, p. 449-456.
- Schwartz, P.; Snow, D. W. 1978. Display and related behavior on the Wire-tailed manakin. **Living bird**, n. 17, p. 51-78.
- Sick, H. 1959. Estudo comparativo das cerimônias pré-nupciais de Piprídios brasileiros (Pipridae, Aves). **Boletim do Museu Nacional**, n. 213, p. 1-17.
- Sick, H. 1967. Courtship behavior in manakins (Pipridae): a review. **Living bird**, n. 6, p. 5-22.
- Sick, H. 1997. **Ornitologia brasileira: Uma introdução**. 3. ed. Rio de Janeiro: Nova Fronteira.
- Silva, M. L.; Baudet, G.; Sigrist, T.; Vielliard, J. 2002. Descrição do comportamento de corte do dançarino-de-coroa-vermelha, *Machaeropterus regulus* (Aves, Pipridae). **Bol. Mus. Biol. Mello Leitão**, n. 11/12, p. 171-188.
- Snow, D. W. 1961. The displays of the manakins *Pipra pipra* and *Tyrannetes virescens*. **Ibis**, n. 103, p. 110-113.
- Snow, D. W. 1962. A field study of the Black and White Manakin, *Manacus manacus*, in Trinidad. **Zoologica**, n. 47, p. 65-104.
- Snow, D. W. 1962. A field study of the Golden-headed Manakin, *Pipra erythrocephala*, in Trinidad. **Zoologica**, n. 47, p. 183-198.
- Snow, D. W. 1963. The evolution of manakin display. **In**: Proc. XIII Intern. Ornithol. Congr., p. 553-561.
- Snow, D. W. 1963. The display of the Orange-headed Manakin. **Condor**, n. 65, p. 44-65.

- Snow, D.W. 1963. The display of the Blue-backed Manakin, *Chiroxiphia pareola*, in Tobago. **Zoologica**, n. 48, p. 167-176.
- Snow, B. K.1970. A field study of the Bearded Bellbird in Trinidad. **Ibis**, n. 112, p. 299-329.
- Snow, D. W.1977. Duetting and other synchronized displays of the Blue-backed Manakins. **In**: Stonehouse, B.; Perrins, C. M. **Evolutionary Ecology**. Baltimore: University Park Press. p. 239-251.
- Snow, D. W. 1977.The display of the Scarlet-horned Manakin *Pipra cornuta*. **Bull. Brit. Ornithol. Club**, n. 97, p. 23-27.
- Snow, D. W.; Lill, A. 1974.Longevity records for some neotropical land birds. **Condor**, n. 16, p. 262-267.
- Snow, B. K.; Snow, D. W.1985. Display and related behavior of male Pin-tailed Manakins. **Wilson Bulletin**, n. 97, p. 273-282.
- Snow, D. W.; Snow, B. K.1992. Display of the golden-winged manakin *Massius chrysopterus*. **Bull. Brit. Ornithol. Club**, n. 112, p. 265-271.
- Tello, J. G. 2001. Lekking Behavior of the round-tailed manakin. **The Condor**, n. 103, p. 298-321.
- Théry, M. 1990. Display repertoire and social organization of the White-fronted and White-throated Manakins. **Wilson Bull**, n. 102, p. 123-130.
- Tostain, O. 1988. Nouvelles données sur la nidification de quatre Manakins (Pipridae) de Guyane Française: *Pipra pipra*, *P. serena*, *P. aureola*, et *P. erythrocephala*. **Alauda**, n. 56 (2), p. 159-170.
- Tostain, O. 1988. Description du nid et de la ponte du Manakin à gorge blanche, *Corapipo gutturalis*, Pipridae. **Alauda**, n. 56 (2).
- Wagner, H. O. 1945. Observaciones sobre el comportamiento de *Chiroxiphia linearis* durante su propagacion. **In**: AN. INST. BIOL. UNIV.NAC. AUT. MEX, 16, p. 539-546.
- Willis, E. O. 1966. Notes on a display and nest of the Club-winged Manakin. **Auk**, n. 83, p. 475-476.
- Willis, E. O.1984. Manakins (Aves, Pipridae) as army ant followers. **Ciência e cultura**, n. 36 (5), p. 817-823.