

## Mortalidade em ninhadas de *Guira guira* (Cuculidae): competição por recursos?

Celine Melo <sup>1,3</sup> e Regina Helena Ferraz Macedo <sup>2</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Ecologia, Instituto de Biologia, Universidade de Brasília, 70910-900, Brasília, DF

<sup>2</sup> Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, Universidade de Brasília, 70910-900, Brasília, DF

Recebido em 07 de maio de 1997; aceito em 27 de junho de 1997.

**ABSTRACT. Mortality in *Guira guira* (Cuculidae) broods: resource competition?** The Guira Cuckoo (*Guira guira*), is a communal breeder, with groups composed of both related and unrelated individuals. Previous evidence suggests that infanticide is an important factor contributing to high nestling mortality rates in the Guira Cuckoo. The objective was to evaluate if this behavior is associated with resource competition (space in the nest and food availability). Results suggest that neither brood size nor food availability are associated with nest-chamber space. Food available to nestlings is, however, proportional to the number of young present. It is probable that infanticidal behavior recorded for Guira Cuckoos has evolved within the context of sociality and, as an alternative reproductive strategy, may yield higher reproductive success for some individuals.

**KEY WORDS:** Guira Cuckoo, nestling mortality, resource competition, infanticide, reproductive success.

**RESUMO.** *Guira guira* (anu-branco) utiliza o sistema de reprodução comunitária, cujos grupos são compostos por indivíduos aparentados ou não. Evidências anteriores sugeriram que infanticídio fosse uma importante causa das elevadas taxas de mortalidade em ninhadas desta espécie. O objetivo deste foi avaliar se este comportamento estaria associado à competição por recursos (espaço no ninho e alimento). O tamanho das ninhadas não está aparentemente, condicionado ao espaço da câmara oológica e nem à disponibilidade de alimento, que é proporcional ao número de ninhos. É provável que o comportamento infanticida registrado em *G. guira* tenha evoluído no contexto da socialidade e, como uma estratégia que possa resultar em um aumento no sucesso reprodutivo de alguns indivíduos.

**PALAVRAS-CHAVE:** *Guira guira*, mortalidade da ninhada, competição por recursos, infanticídio, sucesso reprodutivo.

Viver em grupo aumenta as chances de sobrevivência e/ou sucesso reprodutivo individual comparado a indivíduos solitários (Hamilton 1971, Alexander 1974, Vehrencamp 1979). Muitas espécies que reproduzem em ninhos comunitários têm o sucesso reprodutivo positivamente correlacionado com o tamanho do grupo (Vanderwerf e Strahl 1990). O tamanho do grupo é incrementado por indivíduos que imigram e por membros da prole que não dispersam, que podem assumir uma condição de subordinados diante do potencial benefício que possam adquirir.

Para espécies que vivem em grupos, a probabilidade de um subordinado emigrar pode estar condicionada ao grau hierárquico potencial que irá ocupar no novo grupo (Vehrencamp 1983). A permanência de auxiliares no grupo representa um aumento direto no sucesso da ninhada em todos os estágios do ciclo reprodutivo (Vanderwerf e Strahl 1990, Innes e Johnston 1996), podendo estar associada a fatores como: aquisição de experiência, falta de oportunidade reprodutiva em outras áreas, territorialidade ou qualidade do habitat, densidade populacional, aptidão do potencial

migrante e variação espaço-temporal ambiental (Koenig *et al.* 1992). Em um habitat saturado, jovens podem optar em não dispersar dado à alta qualidade do habitat em que nasceram e ao forrageamento mais eficiente, levando-os a um maior sucesso reprodutivo (Komdeur 1992).

*Guira guira* (anu-branco) é uma espécie monomórfica e poligâmica que se reproduz aos pares ou em grupos, e frequentemente utiliza o sistema reprodutivo cooperativo-comunitário. Os grupos são compostos por indivíduos aparentados ou não, que cuidam do ninho de modo desigual (Macedo 1991, 1994; Quinn *et al.* 1994). Amplamente distribuída pelo Brasil, *G. guira* ocorre em áreas abertas (cerrados, campos, etc.) e com perturbações antrópicas. É comum, na região do Distrito Federal, encontrar seus ninhos nas copas de *Araucaria angustifolia*, Araucareacea (pinheiro-do-paraná), nativa no sul do Brasil. A degradação e a saturação de habitat são frequentemente citados como fatores que favorecem a reprodução em grupo, inclusive aumentando o tamanho dos grupos (Koenig *et al.* 1992, DeLay *et al.* 1996). Macedo e Bianchi (no prelo)

<sup>3</sup> Endereço atual: Rua Feliciano de Moraes, 2743, 38406-249, Uberlândia, MG

## MÉTODOS

testaram, em *G. guira*, a hipótese de saturação de habitat, na qual jovens, fisiologicamente capazes de reproduzir, permanecem no território onde nasceram porque não há um local com habitat favorável para reproduzirem. Verificaram que, na região do Distrito Federal, existem sítios de nidificação e alimento disponíveis para esta espécie, e o hábito de viver em grupo na região não estaria associado a um déficit de recursos.

Em ninhadas de *G. guira* foram registradas altas taxas de mortalidade, desde o estágio de postura até o período após a eclosão dos ovos (Macedo 1992, 1994). Dentre as causas atribuídas à mortalidade de ninhadas de aves, predação e infanticídio seriam as mais prováveis para esta espécie. Há registros de perda total ou parcial de ovos e filhotes, bem como filhotes encontrados mutilados, feridos ou mortos nas proximidades dos ninhos (Macedo e Bianchi 1997). Entretanto, a falta de sinais que caracterizassem uma predação óbvia, sugeriram que infanticídio provavelmente ocorreria em *G. guira*. A elevada taxa de abandono dos ninhos, o registro do ovicídio (Macedo 1991), e do infanticídio (Melo 1997), são indícios de que a mortalidade em ninhadas de *G. guira* esteja mais associada a uma expressão comportamental que predatória.

O fato dos adultos não reconhecerem os próprios filhotes, na ninhada, pode implicar na adoção de estratégias de investimento parental (fisiológicas e comportamentais) que visem um maior sucesso reprodutivo individual, evitando um gasto energético com uma prole não aparentada. Vehrencamp (1977) sugeriu que *Crotophaga sulcirostris* não reconhecia a própria prole em ninhadas mistas; assim, fêmeas utilizavam a estratégia de ejetar ovos até que fizessem a primeira oviposição e investiam no cuidado da prole, proporcionalmente, de acordo com o número individual de ovos postos. Posteriormente, verificou que os primeiros indivíduos depositavam uma maior quantidade de ovos, na tentativa de compensar a perda dos ovos ejetados (Vehrencamp *et al.* 1986). Semelhantemente, em *G. guira* há evidências do não reconhecimento da prole, pelos próprios pais (Macedo 1994). O esforço desigual no cuidado parental (Macedo 1994) pode indicar que nem todos os componentes do grupo têm o mesmo interesse na ninhada, refletindo, provavelmente, a falta de parentesco com os filhotes (Quinn *et al.* 1994). Tal fato poderia levar alguns indivíduos a praticarem infanticídio.

Diante da elevada taxa de mortalidade nas ninhadas de *G. guira*, através da ejeção de ovos e filhotes, os objetivos deste estudo foram: (1) analisar a capacidade da câmara oológica comportar toda a prole, e se (2) a oferta de recursos alimentares seria suficiente para suprir a demanda da ninhada; verificando, assim, a necessidade de redução da prole. Alternativamente, o infanticídio poderia ser considerado como estratégia de indivíduos do grupo, com o objetivo de reduzir a prole e/ou aumentar o sucesso reprodutivo individual.

*Área de estudo.* O projeto foi conduzido no Planalto Central, em uma região suburbana, de aproximadamente 3000 ha, nas proximidades de Brasília, Distrito Federal, Brasil (15°47'S, 47°56'W; altitude = 1158 m). A vegetação predominante é o cerrado (*latu sensu*), com evidente ação antrópica, formando um mosaico com áreas urbanizadas, cultivadas e de pastagens. O clima é sazonal, com estações chuvosas e secas bem marcadas. A coleta de dados foi realizada durante a estação reprodutiva de *G. guira*, entre setembro de 1995 e março de 1996.

*Censo dos ninhos.* Como os grupos de *G. guira* habitualmente reutilizam os mesmos ninhos por duas ou três estações reprodutivas, ninhos estudados anteriormente (Macedo 1991, 1992, 1994) foram avaliados neste período. Para o levantamento de novas tentativas de nidificação, foram feitos censos semanais. Identificados os grupos em reprodução ativa, estes foram visitados diariamente para coletar dados sobre postura de ovos, perdas destes e de ninhos, alimentação dos ninhos e número de adultos que compunham o grupo (número máximo de indivíduos em cada visita, segundo Dawson e Mannan 1989). No total foram monitoradas 286 árvores, presentes em 47 pontos (cada ponto correspondia a um lote residencial, cuja área é de tamanho variável), com potencial para sítios de nidificação, ou seja, árvores vivas e com presença de copa. A abundância variou entre 1 a 55 árvores por ponto.

*Avaliação do sítio de nidificação.* *Araucaria angustifolia* (pinheiro-do-paraná ou araucária) é nativa da América do Sul, sendo abundante no sul do Brasil. Na região do Distrito Federal é cultivada como ornamental, principalmente em jardins. Esta espécie tem sido utilizada na região como sítio de nidificação por várias espécies de aves, entre as quais: *Columba livia*, *Columbina talpacoti*, *Crotophaga ani*, *G. guira*, *Furnarius rufus*, *Pitangus sulphuratus* e *Euphonia chlorotica*. No Sul do Brasil é também utilizada por *Cyanocorax caeruleus* (Anjos 1991).

Na região do Distrito Federal, *G. guira* tem sido a espécie mais frequentemente registrada utilizando araucárias para nidificar (Macedo 1991, 1992, 1994). Outros registros apontam a utilização da araucária em outras regiões: Minas Gerais (obs. pess.); interior de São Paulo (F. L. Souza com. pess. 1996) e no Paraná (F. Straube com. pess. 1997).

O ninho de *G. guira* é construído em forma de tigela, sendo resistente às intempéries, o que possibilita a reutilização ano a ano. Para o cálculo do volume da câmara oológica (cm<sup>3</sup>), foram coletados dados morfométricos do ninho e utilizada a seguinte fórmula:

$$V = \frac{2 \cdot \pi \cdot R^3}{3}$$

onde: R<sup>3</sup> = profundidade . (diâmetro interno)<sup>2</sup>

4

**Monitoramento dos ovos e filhotes.** Os ovos foram numerados com caneta de tinta permanente (insolúvel em água e atóxica) à medida em que foram depositados nos ninhos. Os filhotes foram marcados com anilhas, no 2º dia após a eclosão.

A vistoria diária consistia da contagem dos ovos, verificando presença de novos ou ausência dos marcados anteriormente. Quando constatada a ausência de ovos na ninhada, eram feitas buscas no interior do ninho e no chão na tentativa de encontrar vestígios que possibilitassem a identificação das causas de sua perda e/ou dano (ejeção, destruição dentro do ninho, ou desaparecimento). Após a eclosão, as visitas aos ninhos foram feitas até o 8º dia após a eclosão, quando os filhotes começam a sair do ninho, ou até o desaparecimento total da ninhada. Nestas visitas, pesavam-se os filhotes com pesola 100 g e registrava-se a

presença de ectoparasitas.

**Observações comportamentais.** O acompanhamento diário dos ninhos, que chegaram ao estágio de eclosão dos ovos, foi feito do 1º ao 4º dia após a eclosão, quando a perda de filhotes é mais acentuada (Macedo e Bianchi 1997). Os grupos foram observados a uma distância mínima de 10 m do ninho, com auxílio de binóculos (10 x 35 mm), em períodos que variaram de 1 a 9 horas diárias, entre 7:00 e 18:00. Foram coletados dados sobre alimentação da prole pelos adultos: (1) horário da visita de alimentação; (2) tipo de item alimentar levado (invertebrados, anfíbios, répteis, aves, mamíferos e indeterminados); e (3) tamanho do item (estimado em cm).

Para a determinação do tamanho do item foi seguida a classificação utilizada por Macedo (1991), na qual o tamanho do bico de *G. guira* ( $\cong 3,08$  cm), foi utilizado

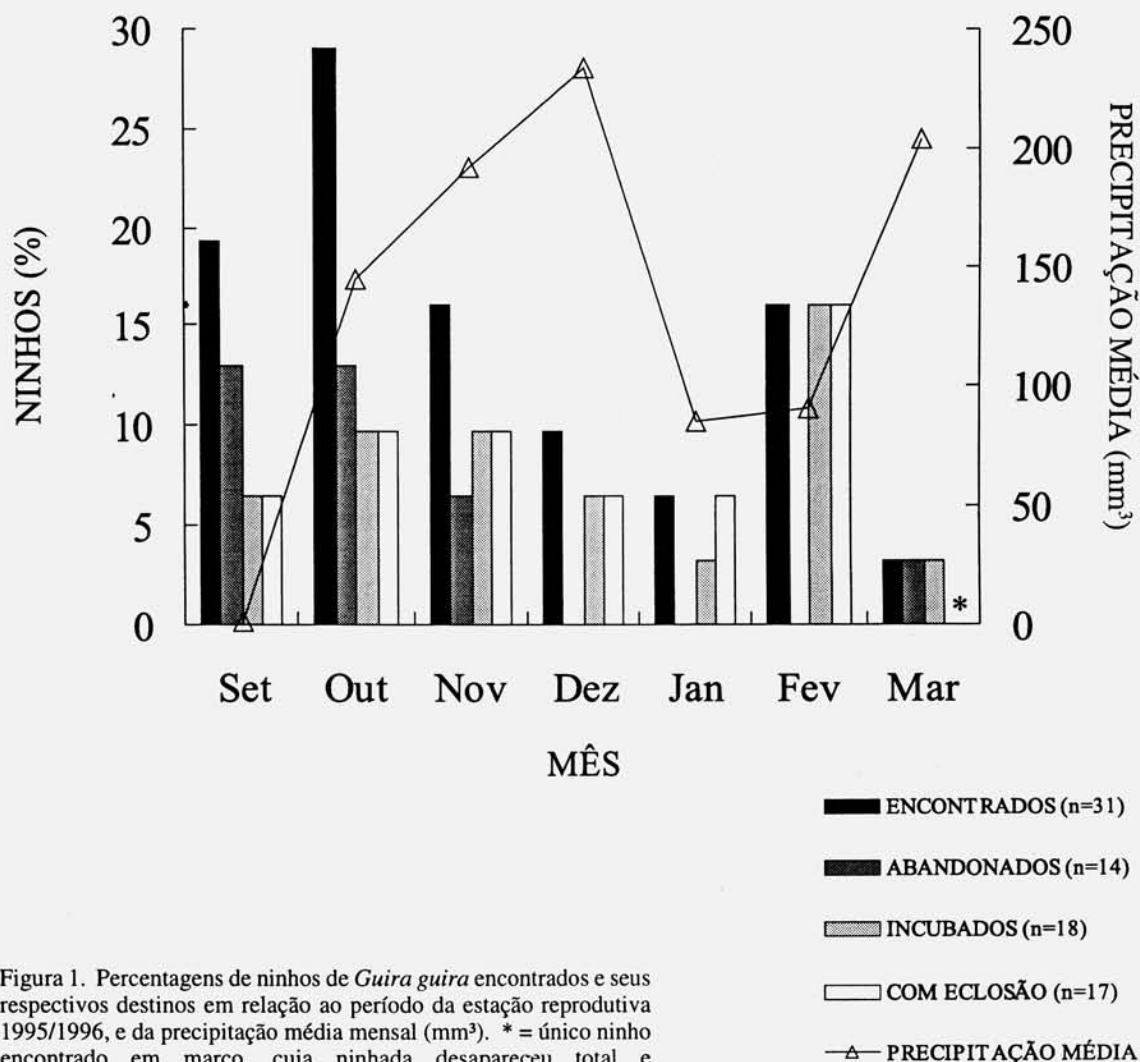


Figura 1. Percentagens de ninhadas de *Guira guira* encontradas e seus respectivos destinos em relação ao período da estação reprodutiva 1995/1996, e da precipitação média mensal (mm³). \* = único ninho encontrado em março, cuja ninhada desapareceu total e simultaneamente no final da incubação.

como parâmetro. Deste modo a referência ao tamanho do bico foi feita nas seguintes categorias: (1) item < 1 bico (< 3 cm); (2) 1 bico < item < 2 bicos (3 cm < item < 6 cm); (3) 2 bicos < item < 3 bicos (6 cm < item < 9,5 cm); (4) 3 bicos < item < 4 bicos (9,5 cm < item < 12,5 cm); e (5) 4 bicos ou mais (item > 12,5 cm).

Nas análises estatísticas foi utilizado o programa Biostat I. Foram feitas Correlações de Pearson, para normalizar os dados brutos, estes foram convertidos em logaritmos.

## RESULTADOS

Foram encontrados 31 ninhos ativos, havendo um pico no início da estação (outubro), porém ninhos que chegaram ao estágio de eclosão, foram mais frequentes em fevereiro, final da estação reprodutiva (figura 1). A maioria dos ninhos (61,3%; N = 19) foi encontrada em estágio de postura, e a eclosão foi registrada em 17 ninhos (54,5%), dos quais foram feitas observações diretas em dez. Em apenas sete (22,58%) os filhotes sobreviveram pelo menos até o 8º dia após a eclosão. Para os 19 ninhos monitorados desde a postura, houve ejeção em todos, porém a perda total-simultânea ocorreu em apenas um ninho (tabela 1).

O volume interno da câmara oológica variou entre 119,13 e 2211,22 cm<sup>3</sup> ( $\bar{x}$  = 1259 ± 702,93). Não houve correlação entre volume interno da câmara oológica e nenhuma das variáveis da ninhada: número total de ovos postos (N = 11 ninhos; r = 0,28; p = 0,58), eclodidos (N = 8 ninhos; r = 0,28; p = 0,50), filhotes sobreviventes ao 8º dia (N = 7 ninhos; r = - 0,118; p = 0,79) e taxa de sobrevivência (N = 6 ninhos; r = 0,32; p = 0,54).

O maior índice de mortalidade, nas ninhadas monitoradas (N = 25 ninhos e 155 ovos), concentrou-se nos períodos de postura e incubação, atingindo um nível de 65,81% (N = 102 ovos). A principal causa de perda de ovos foi ejeção, e de filhotes foi desaparecimento até do 8º dia (tabela 2). Foram registrados cinco infanticídios (9,43%) (Melo 1997). Foram monitorados 19 filhotes, dos quais seis (31,58%) apresentavam ectoparasitas. Dentre os quatro filhotes monitorados que desapareceram (21,05%) apenas um estava infestado (5,26%). Somente 25 filhotes (16,13% do total do ovos postos) atingiram a idade de 8 dias. Como eles permanecem no ninho, em média, 12 dias, mortes em decorrência de fatores sócio-comportamentais e predação podem ter ocorrido no intervalo entre o 8º e 12º dias após a eclosão, acarretando um sucesso reprodutivo inferior ao registrado neste estudo (aproximadamente 16%).

Tabela 1. Ninhos de *Guira guira* que apresentaram mortalidade de ovos ou filhotes (N = 19 ninhos).

Mortalidade	Nº ninhos (%)			
	Postura	Incubação	Filhotes	Total
Ausente	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
Parcial	4 (21,53)	3 (15,78)	2 (10,53)	9 (47,37)
Total	8 (42,10)	2 (10,53)	0 (0)	10 (52,63)

Tabela 2. Potenciais causas de mortalidade em ninhadas de *Guira guira* e seus respectivos graus (%) de importância, para 155 ovos postos, dos quais eclodiram 53 filhotes.

Causas de mortalidade	Nº de ovos (%)	Nº de filhotes (%)
Deserção	13 (8,39)	0 (0)
Ejeção de ovos	75 (48,39)	-
Infanticídio *	-	5 (9,43)
Predação	9 (5,81)	0 (0)
Desaparecimento	3 (1,94)	23 (43,40)
Inférteis	2 (1,29)	-
Total de ovos e filhotes mortos	102 (65,81)	28 (52,83)

\* Considerando somente os diretamente observados ou evidências incontestáveis.

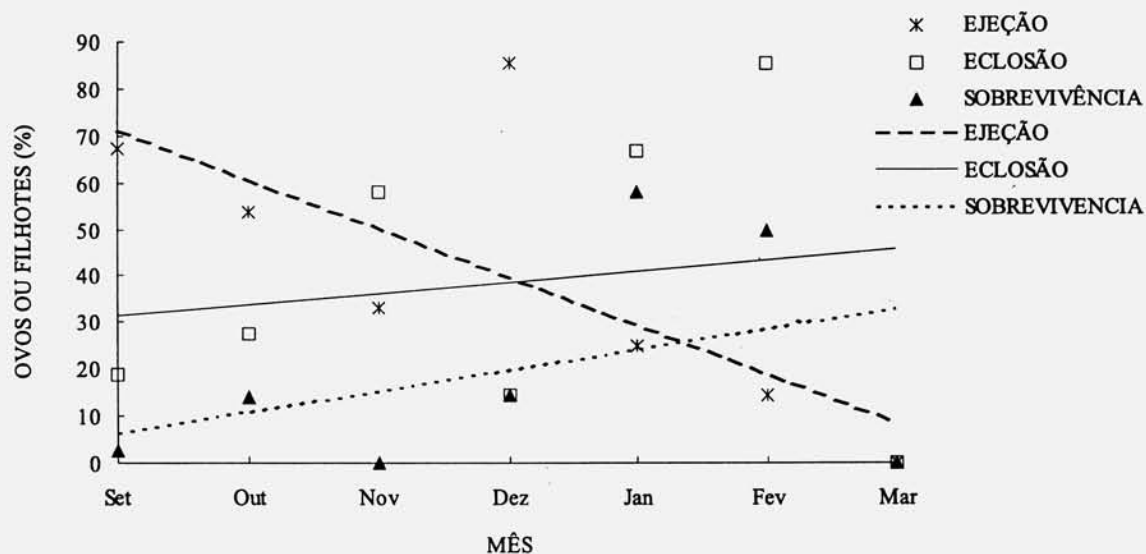


Figura 2. Produção de ninhadas bem sucedidas em função do período da estação reprodutiva.

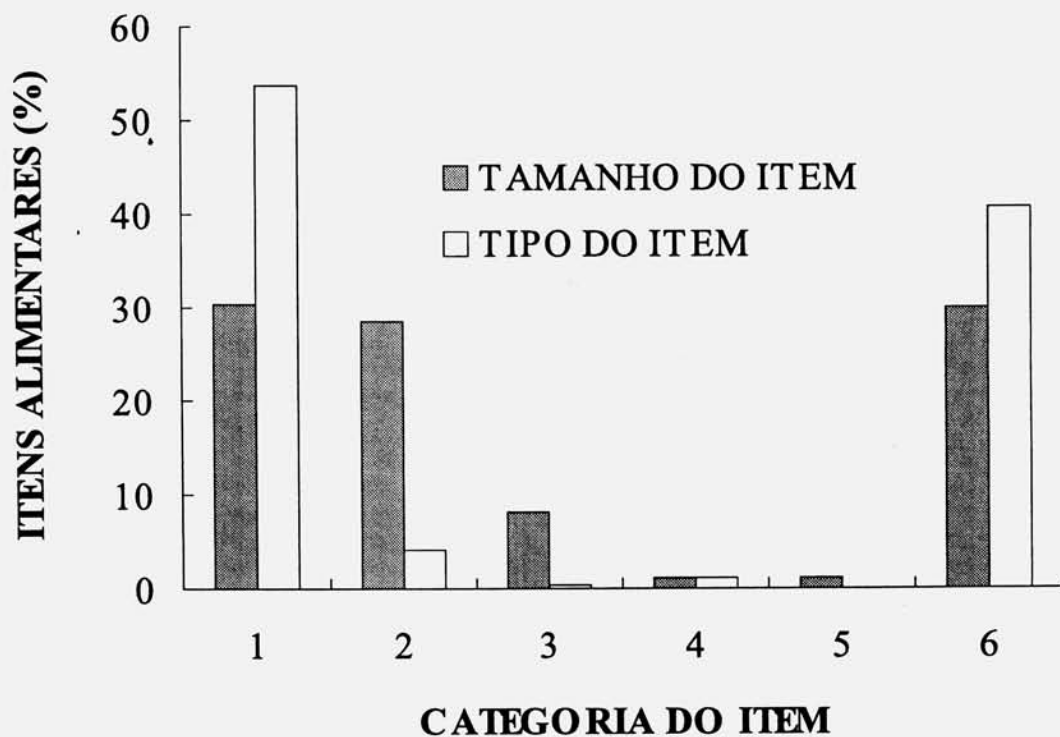


Figura 3. Percentagens de itens alimentares (N = 936) oferecidos às ninhadas em função do tipo e tamanho do alimento. Tipo de alimento: (1) invertebrados (N = 501); (2) lagartos (N = 38); (3) anfíbios (N = 3); (4) aves (N = 10); (5) rato (N = 1); e (6) indeterminados (N = 383). Tamanho do item alimentar: (1) item < 3 cm (N = 287); (2) item entre 3 e 6 cm (N = 268); (3) item entre 6 e 9,5 cm (N = 75); (4) item entre 9,5 e 12,5 cm (N = 12); (5) item > 12,5 cm (N = 12); e (6) tamanho indeterminado (N = 282).



O tamanho dos grupos variou de dois a oito adultos, sendo mais frequentes, os compostos por quatro. As tentativas de nidificações por grupo variaram de uma a cinco dentro da estação e não foram significativamente correlacionadas ao tamanho do grupo ( $N = 6$ ;  $r = -0,43$ ;  $p = 0,60$ ). No início da estação reprodutiva, a tendência dos ovos serem ejetados é, em média, maior do que ao final, apesar de não significativa ( $N = 6$ ;  $r = -0,74$ ;  $p = 0,09$ ). Para a probabilidade de eclosão ( $N = 6$ ;  $r = 0,64$ ;  $p = 0,16$ ) e sobrevivência dos filhotes ( $N = 5$ ;  $r = 0,90$ ;  $p = 0,03$ ) foi encontrada uma tendência a aumentar com a aproximação do final da estação (figura 2). O número de ovos postos foi significativamente correlacionado ao tamanho do grupo ( $N = 11$ ;  $r = 0,79$ ;  $p = 0,003$ ). Embora *G. guira* divida o cuidado parental, o sucesso reprodutivo individual não aumentou em relação ao número de componentes do grupo ( $N = 6$  grupos;  $r = 0,75$ ;  $p = 0,08$ ).

A frequência de alimentação apresentou dois picos de horários: entre 10:00 e 12:00 e às 15:00. Apesar dos horários não terem sido marcados, a participação de vários membros do grupo na alimentação dos ninhos foi detectada quando alguns destes chegavam simultaneamente para alimentar a prole. Houve uma tendência da frequência de alimentação média aumentar com o tamanho do grupo, embora não tenha sido encontrada uma correlação significativa ( $N = 9$ ;  $r = 0,66$ ;  $p = 0,07$ ). A frequência de alimentação diária foi significativamente correlacionada ao número de ninhos presentes no ninho a cada dia ( $N = 30$ ;  $r = 0,51$  e  $p = 0,004$ ). A oferta de alimento pode estar associada à idade da prole, pois, a correlação é quase significativa ( $N = 30$ ;  $r = 0,32$ ;  $p = 0,06$ ) em *G. guira*.

Foram registradas 936 visitas de alimentação (figura 3). A maioria dos tipos de itens identificados levados à prole era invertebrados (90,6%;  $N = 501$ ); houve também, oferta de vertebrados (répteis, aves e mamíferos). A quantidade de invertebrados foi subestimada em função dos itens que não foram identificados ( $N = 383$ ). A maioria dos itens invertebrados 59,3 % ( $N = 555$ ) pertencia às categorias de tamanho 1 e 2, ou seja até 6 cm. A não identificação do tipo e a indeterminação do tamanho dos itens devem-se ao pequeno tamanho e, eventualmente, à forma da visita de alimentação: rápida e/ou em grupos de até quatro adultos simultaneamente. A elevada taxa de itens invertebrados/pequenos pode estar associada a abundância de insetos na estação chuvosa e ao menor custo do voo e da manipulação do item antes de oferecê-lo à prole.

## DISCUSSÃO

O tamanho da ninhada em *G. guira* é proporcional ao número de componentes do grupo somente no estágio de postura. O índice de abandono das ninhadas é alto e o sucesso reprodutivo naquelas que chegam à eclosão é baixo. Os dados apontam que fatores como predação e limitação de recursos, talvez não sejam os principais causadores da mortalidade das ninhadas desta espécie.

A seleção de habitats com densa vegetação e a proxi-

midade do ninho à folhagem podem reduzir a probabilidade de predação pela ocultação do ninho (Martin 1993). A estratégia de *G. guira* utilizar regularmente *A. angustifolia* como sítio de nidificação, mesmo em locais onde não é nativa, pode estar relacionada à pressão de predação, pois a própria estrutura da árvore constitui um obstáculo à maioria dos predadores, principalmente os de maior porte. O ninho dentro da copa torna-se críptico, dificultando a visualização por predadores, inclusive os voadores. Entretanto, a eficiência desta camuflagem pode ser reduzida pelo comportamento de "sentinela" dos membros do grupo. Tal comportamento protege o ninho e, simultaneamente, o expõe à predação. Aves que se especializam em nidificar em uma espécie de planta podem ser desfavorecidas porque o predador procuraria somente um tipo de substrato que representasse o potencial sítio para encontrar a presa (Martin 1993). Por outro lado, aves como *Gymnorhinus cyanocephalus* acumulam experiência com predadores e, posteriormente, a utilizam na escolha de um novo sítio de nidificação menos exposto (Marzuluff 1988). Para *G. guira*, a escolha de árvores com copas mais densas poderia refletir um aprendizado.

O volume da câmara oológica não teve relação significativa com nenhuma das variáveis reprodutivas avaliadas (número de ovos postos, eclodidos, e filhotes sobreviventes), sugerindo que entre o período de postura e eclosão, e sucessivamente, entre eclosão e o número de filhotes sobreviventes, não houve um ajuste do tamanho da ninhada em função do espaço no ninho.

A probabilidade de predação aparentemente, é reduzida. Em relação ao número de ovos, houve poucas evidências. Embora alguns ninhos tenham tido perdas totais, estas ocorreram de modo gradual, somente um ninho teve a perda total-simultânea, inferida como evidência de predação (Vehrencamp 1976). Estas informações confirmam registros anteriores (Macedo e Bianchi no prelo).

Em *C. sulcirostris*, a evolução da reprodução comunitária parece estar associada ao aumento da sobrevivência das fêmeas e de machos subordinados (Vehrencamp 1978), este sistema reprodutivo exhibe, também, características que apontam para uma possível ausência de territórios adequados (Koford *et. al.* 1986). Komdeur (1992) demonstrou que, em *Acrocephalus sechellensis*, a qualidade do território e a saturação do habitat estão ambos envolvidos na evolução da reprodução cooperativa. No entanto, a hipótese de saturação do habitat, testada por Macedo e Bianchi (no prelo) para *G. guira*, não explicou a reprodução cooperativa-comunitária da espécie como resultado de escassez de habitat adequado para a reprodução. A permanência de *G. guira* no território e as sucessivas reutilizações dos ninhos são evidências de que o sítio de nidificação ótimo é previsível e isto viabiliza a reutilização ano a ano.

No contexto atual, o sistema reprodutivo cooperativo-comunitário em *G. guira* pode estar sugerindo um custo maior que o benefício. Possivelmente, tal sistema tenha evoluído no passado, quando as savanas eram mais restritas e portanto, o habitat era saturado, tal comportamento

teria então se fixado geneticamente nesta espécie. Outra possibilidade seria que, o benefício da utilização de eficientes sistemas de vigilância e de forrageamento em grupo, seja superior ao custo da mortalidade nas ninhadas e do forrageamento deficiente.

É possível que, a maior quantidade de ninhos de *G. guira* bem sucedidos no final da estação resulte de vários fatores: aquisição de experiência pelos pais investindo em uma ninhada com maior probabilidade de sucesso; o estabelecimento de uma hierarquia reprodutiva entre as fêmeas do grupo, na qual as dominantes ejetariam ovos das subordinadas antes de iniciarem a própria postura, semelhante a *C. sulcirostris* (Vehrencamp 1977); e a probabilidade de aumentar o sucesso individual ao investir em uma nova prole. O aumento do sucesso nas ninhadas também está associado ao período da estação, sendo maior no final da mesma. Este fenômeno pode refletir uma estratégia de indivíduos que, durante a estação tentam aumentar o seu sucesso reprodutivo realizando comportamentos competitivos. Diante da chance de uma nova oportunidade reprodutiva, estes ejetariam a prole atual, se a mesma representasse um incremento nulo ou reduzido na aptidão. Entretanto, quando a estação reprodutiva está finalizando, torna-se arriscado eliminar a prole atual, pois uma tentativa reprodutiva é incerta. Apesar de *G. guira* reproduzir continuamente, a abundância de recursos deve ser considerada. Se reduzida em alguns períodos, como na estação seca, pode ser um fator limitante no investimento parental.

O cuidado parental, em reproduções cooperativas, é dirigido primariamente, à alimentação dos jovens, sendo que as vantagens para a prole podem depender mais do tempo de dedicação e esforço individual do que do número de componentes do grupo (Vehrencamp 1979). Em aves com reprodução cooperativa, a proximidade física e o acesso ao estímulo por cuidado parental, provido pelos ninhegos, podem induzir a permanência de indivíduos não-reprodutores no território e o comportamento de auxílio na alimentação dos mais jovens. A alimentação dos ninhegos, por vários membros do grupo, reduziria o esforço parental individual permitindo uma oferta contínua de itens. Entretanto, indivíduos com maior prole investiriam mais, semelhante a *Hirundo rustica* (Møller 1988) e *C. sulcirostris* (Vehrencamp 1977), nos quais, o cuidado parental dos indivíduos é proporcional ao número de cópulas que estes efetuam. Em *G. guira*, os indivíduos contribuem ao investimento parental (alimentação e guarda do ninho) de forma heterogênea (Macedo 1994), porém ainda não se sabe se seguem o modelo acima, ou se tendem a ajustar sua contribuição proporcionalmente à participação dos demais membros do grupo.

Em *G. guira*, a frequência de alimentação da prole foi relacionada somente ao número diário de filhotes presentes no ninho, demonstrando a capacidade de ajuste do grupo à demanda da ninhada. Resultado similar foi encontrado em *C. sulcirostris* (Vehrencamp 1978). A quantidade de alimento liberada aos jovens pode ser devida à capacidade e/ou experiência dos pais (Vanderwerf e Strahl

1990).

A capacidade de capturar e manipular uma presa está relacionada à disponibilidade e ao tempo necessário para manuseá-la, podendo o predador rejeitá-la caso encontre dificuldade no manuseio (Sherry e McDade 1982). A alta proporção de presas pequenas oferecidas à prole em *G. guira* estaria associada a algumas vantagens: menor custo na captura dado à abundância, à baixa mobilidade da presa (foi muito comum o registro de itens no estágio larval), e à estratégia de *G. guira* forragear em grupos e subgrupos (Souza 1995). Os benefícios para o adulto são: menor gasto energético no vôo, no tempo de procura e manipulação da presa, e maior aceitação do item pela prole.

Os resultados deste trabalho sugerem que a alta mortalidade de ninhegos não se deve à competição por recursos tais como espaço dentro do ninho para a acomodação dos ninhegos ou alimentação. O espaço disponível da câmara oológica é suficiente para abrigar as ninhadas, não mostrando qualquer associação com as variáveis reprodutivas. Portanto, as dimensões da câmara oológica não podem ser consideradas fatores limitantes ou indutores da alta mortalidade de ninhegos registrada neste e em outros trabalhos (Macedo 1991, Macedo e Bianchi no prelo). A oferta de alimento às ninhadas é dinâmica e ajusta-se ao número de filhotes presentes no ninho, sendo possível que a disponibilidade de recursos alimentares não esteja limitada na área estudada. Conclui-se, portanto que o infanticídio, nesta espécie, insere-se em um contexto de seleção sexual, podendo ser considerado como uma estratégia que aumenta o sucesso reprodutivo do executor.

#### AGRADECIMENTOS

Agradecemos a: R. S. Oliveira e M. F. Simon pela colaboração no trabalho de campo; a J. S. Marinho-Filho, G. R. Colli e M. Â. Marini pelas pertinentes sugestões; aos revisores anônimos pelas críticas; a F. L. Souza e F. Straube pela concessão de informações; e aos proprietários dos locais utilizados na área de estudo. Agradecemos ao CNPq pela bolsa de mestrado concedida a C. Melo e pelas bolsas de Iniciação Científica concedidas a R. S. Oliveira e M. F. Simon; ao FAP-DF pelo apoio de pesquisa concedido a R. H. Macedo. Este trabalho foi dedicado ao biólogo André G. Zayat (*in memoriam*).

#### REFERÊNCIAS

- Alexander, R. D. (1974) The evolution of social behavior. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5:325-383.
- Anjos, L. (1991) O ciclo anual de *Cyanocorax caeruleus* em floresta de araucária (Passeriformes: Corvidae). *Ararajuba* 2:19-23.
- Dawson, J. W. e R. W. Mannan (1989) A comparison of two methods of estimating breeding group size in Harris' Hawks. *Auk* 106:480-483.

- DeLay, L. S., J. Faaborg; J. Naranjo, S. M. Paz; T. De Vries e P. G. Parker (1996) Paternal care in the cooperatively polyandrous Galapagos Hawk. *Condor* 98:300-311.
- Hamilton, W. D. (1971) Geometry of the selfish herd. *J. Theor. Biol.* 31:295-311.
- Innes, K. E. e R. E. Johnston (1996) Cooperative breeding in the White-Throated Magpie-Jay. How do auxiliaries influence nesting success? *Anim. Behav.* 51:519-533.
- Koenig, W. D., F. A. Pitelka, W. J. Carmen, R. L. Mumme e M. T. Stanback (1992) The evolution of delayed dispersal in cooperative breeders. *Quart. Rev. Biol.* 67:111-150.
- Koford, R. R., B. S. Bowen e S. L. Vehrencamp (1986) Habitat saturation in Groove-billed Anis (*Crotophaga sulcirostris*). *Am. Nat.* 127:317-337.
- Komdeur, J. (1992) Importance of habitat saturation and territory quality for evolution of cooperative breeding in the Seycehelles warbler. *Nature* 358:493-495.
- Macedo, R. H. (1991) *Communal breeding and social organization of the Guira Cuckoo (Guira guira) in central Brazil*. Ph. D. Thesis. Norman: Univ. Oklahoma.
- (1992) Reproductive patterns and social organization of the communal Guira Cuckoo (*Guira guira*) in central Brazil. *Auk* 109:786-799.
- (1994) Inequities in parental effort and costs of communal breeding in the Guira Cuckoo. *Orn. Neotrop.* 5:79-90.
- e C. A. Bianchi (1997) When birds go bad: circumstantial evidence for infanticide in the communal South-American Guira Cuckoo. *Ethol. Ecol. Evol.* 9:45-54.
- e — (no prelo). Communal breeding in tropical Guira Cuckoos (*Guira guira*): sociality in the absence of a saturated habitat. *J. Avian Biol.*
- Martin, T. E. (1993) Evolutionary determinants of clutch size in cavity-nesting birds: nest predation or limited breeding opportunities? *Am. Nat.* 142:937-946.
- Marzuluff, J. M. (1988) Do Pinyon Jays alter nest placement based on prior experience? *Anim. Behav.* 36:1-10.
- Melo, C. (1997) *Reprodução comunitária em Guira guira Gemlin 1788 (Cuculidae, Aves): aspectos etoecológicos*. Tese de mestrado. Brasília: Univ. Brasília.
- Møller, A. P. (1988) Paternity and paternal care in the swallow, *Hirundo rustica*. *Anim. Behav.* 36:996-1005.
- Quinn, J. S, R. H. Macedo e B. N. White (1994) Genetic relatedness of communally breeding Guira Cuckoos. *Anim. Behav.* 47:515-52.
- Sherry, T. W. e L. A. McDade (1982) Prey selection and handling in two neotropical hover-gleaning birds. *Ecology* 63:1016-1028.
- Souza, F. L. (1995) A study of group structure and home range size of *Crotophaga ani* and *Guira guira* in São Paulo, Brazil (Cuculiformes: Cuculidae). *Ararajuba* 3:72-74.
- VanderWerf, E. A. e S. D. Strahl (1990) Effects of unit size and territory defense on communal nest care in Hoatzin (*Opisthocomus hoazin*). *Auk* 107:626-628.
- Vehrencamp, S. L. (1976) *The evolution of communal nesting in Groove-billed Anis*. Ph.D. Thesis. New York: Cornell Univ. Ithaca.
- (1977) Relative fecundity and parental effort in communally nesting anis (*Crotophaga sulcirostris*). *Science* 197:403-405.
- (1978) The adaptative significance of communal nesting in Groove-billed Anis (*Crotophaga sulcirostris*). *Behav. Ecol. Sociol.* 4:1-33.
- (1979) The roles of individual, kin, and group selection in the evolution of sociality, Pp: 351-394. In: P. Marler e J. G. Vanderbergh (eds). *Handbook of behavioral neurobiology*. New York: Plenum Press.
- (1983) A model for the evolution of despotic versus egalitarian societies. *Anim. Behav.* 31:667-682.
- , B. S. Bowen e R. R. Koford (1986) Breeding roles and pairing patterns within communal groups of Groove-billed Anis. *Anim. Behav.* 34:347-366.