

Ingrid Pinheiro Paschoaletto

Coordenação parental em uma ave (*Prunella modularis*, Prunellidae, Passeriformes) com sistema variável de acasalamento

Parental coordination in a bird (*Prunella modularis*, Prunellidae, Passeriformes) with variable mating system



São Paulo

2022

Ingrid Pinheiro Paschoaletto

**Coordenação parental em uma ave (*Prunella modularis*,
Prunellidae, Passeriformes) com sistema variável de
acasalamento**

**Parental coordination in a bird (*Prunella modularis*,
Prunellidae, Passeriformes) with variable mating system**

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biotecnologia da Universidade de São Paulo
como parte dos requisitos para obtenção do
título de Mestre em Zoologia, na área de
Ecologia Comportamental.

Orientador: Prof. Dr. Eduardo S. A. Santos

São Paulo

2022

Ficha Catalográfica

Paschoaletto, Ingrid Pinheiro
Coordenação parental em uma ave (*Prunella modularis*, Prunellidae, Passeriformes) com sistema variável de acasalamento / Ingrid Pinheiro Paschoaletto ; orientador Eduardo S. A. Santos -- São Paulo, 2022.
35 p.

Dissertação (Mestrado) -- Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

1. Coordenação parental. 2. Cuidado parental. 3. Alternância. 4. *Prunella modularis*. I. Santos, Eduardo S. A., orient. II. Título.

Comissão Julgadora:

Prof. Dr.

Dr(a).

Prof. Dr. Eduardo S. A. Santos

Orientador

Dedicatória

Dedico este trabalho a minha mãe, Inês, que me apoiou nesta loucura desde o começo e me deu o suporte necessário para chegar até aqui. Mãinha, te amo muito mais do que consigo expressar!

Agradecimentos

Agradeço ao Edu, por aceitar orientar esta criatura que ele mal conhecia e pela compreensão sem fim durante todo o processo. Obrigada por ser tão humano e preocupado com a saúde mental de seus orientados e amigos. Você é incrível!

Agradeço imensamente também ao Teusinho, meu grande amigo, por toda a torcida, apoio, carinho e suporte. Eu amo você.

Agradeço ao Guilherme, que entrou na minha vida quando eu já estava estudando para este mestrado e apoiou incondicionalmente, cuidou de mim e sempre fez muito mais do que precisava para me ajudar, especialmente quando tudo parecia tão difícil em uma nova cidade. Espero que saiba o quanto é querido e admirado por mim, mesmo a distância.

Agradeço de todo o meu coração ao André e a Vanessa, pela ajuda desde a seleção, pelo companheirismo, as longas conversas regadas a café, a companhia nos protestos e por se manterem presentes mesmo em tempos difíceis. Eu amo vocês.

Agradeço também a Erika, Paulo, Lua, Bruninha, Natcho, Andrés, Soly, Dieguito, John, João e a todos os amigos da LAGE, que me receberam tão bem e sempre foram tão carinhosos, especialmente pelo Halloween. Vocês não fazem ideia do quanto aquele dia mudou minha vida e o quanto eu sou grata. Vocês são incríveis!

Agradeço muitíssimo a Camila, por ser a melhor prima do mundo e pela arte incrível da capa deste trabalho!

Agradeço ao meu irmão, Alex, por todas as discussões, apoio e por aguentar meus desabafos desesperados de ansiedade. Amo tu!

Por último, mas não menos importante, agradeço a Marcela e a Aída por cuidarem da minha saúde mental nestes últimos anos, pois sem elas eu não estaria aqui hoje. Muito obrigada!

Índice

Introdução geral	1
Objetivos	4
Capítulo Único	6
Abstract	6
Introduction.....	6
Material & Methods.....	9
Data collection	9
Calculating alternation and synchrony	10
Null models.....	11
Data analyses	14
Results.....	15
Discussion	16
Author's contributions	19
Acknowledgments	19
Funding	19
Supplementary material	19
Conclusão geral.....	20
Resumo.....	25
Abstract	25
Referências Bibliográficas	26
Material suplementar.....	29

Introdução geral

Há muito tempo atrás¹, numa terra distante, longe da civilização (nem tão longe assim), existia uma jovem criatura, chamada Amora de Jardins Azuis. Esta é a sua história²...

Hoje é a terceira quinta-feira do mês e Amora está agitada, como ela sempre está, e não para de checar o horizonte e pensar:

— Será que o Gael sumiu de vez? Já faz tempo que ele saiu para buscar o jantar e nada de voltar, eu tô com fome e os meninos não param de piar no meu ouvido!

Piar? Como assim? Ah é, que falha a minha! Esqueci de contextualizar para vocês! Amora, Gael, seus filhos e amigos, que aparecerão já, são pequenos passarinhos de uma espécie que pesquisadores decidiram chamar de *Prunella modularis*! Eles vivem em um belo jardim do outro lado do mundo, mais especificamente no Jardim Botânico de Dunedin, na Nova Zelândia. Mas voltemos à história, sim? Hoje, Amora tem um motivo especial para se preocupar com o atraso de Gael: é o “dia das garotas” e ela odeia se atrasar. Enquanto espera, ela aproveita para organizar o ninho — Que filhotes sujões, viu? Toda hora isso... — ela pensa consigo. Quando já está acabando, ela ouve o bater de asas que tanto aguardava — GAEL! — mas não foi a única a perceber, os pequenos famintos ouviram primeiro e rapidamente começaram seu show de piados agudos e boquinhas escancaradas, esperando ansiosamente o lanche que o papai trouxe.

Na beira do ninho, lá está ele em toda sua beleza (ou quase isso): Gael. Ele alimenta cada um de seus filhotes e, ao ver Amora, exclama:

— Meu amor! Desculpe a demora, não achei nada bom aqui por perto e tive que buscar lá no fim do jardim... Mas cheguei! Pode deixar as crianças comigo e voe logo, acho que já vi a Mel te esperando perto das azaleias.

Em seguida, Amora deseja um bom cochilo a seus filhos, se despede de Gael com uma bicadinha e dá uma rápida conferida nas penas; ela está pronta e alça voo. Enquanto isso, perto das azaleias, Mel e Sissi a esperam. Estando tão entretidas em uma calorosa discussão, quase caem do poleiro quando Amora chega de repente:

¹ O erro gramatical foi proposital, pois a narradora espera que você tenha lido esta introdução na voz do Renato Russo em Faroeste Caboclo, caso contrário você perdeu a piadinha.

² Esta é uma história fictícia, visando a divulgação científica fora da academia. Para informações técnicas, leia o capítulo único, na página 6.

— Garota! Quase mata a gente de susto! — exclama Sissi.

— E aí, querida? Por que demorou tanto? — pergunta Mel.

Amora logo cumprimenta as meninas e começa a se explicar:

— Foi mal, meninas... Meus pequenos ainda são muito novos, não posso sair do ninho neste frio antes que o Gael chegue, e hoje ele demorou horrores...

— Viu? Era disso que eu estava falando! — retruca Sissi, dirigindo-se a Mel. — Lá em casa a história é diferente...

Mel revira os olhos, enquanto Amora, perdida no meio da discussão, tenta se localizar:

— Do que vocês estão falando? Deu para ver que discutiam de longe!

— Sissi está se gabando dos seus dois namorados desde que chegou. — Responde Mel. —

E ainda insiste que deveríamos fazer o mesmo, acredita? — questiona.

Amora reflete um pouco sobre o assunto, mas enquanto faz isso escuta sua barriguinha roncar e logo sugere:

— Certo, meninas, já vi que este assunto vai render... Que tal continuarmos a conversa naquele canteiro novinho que plantaram esses dias? Tô morrendo de fome e ouvi dizer que os grilos de lá são os melhores!

As amigas também estão famintas, então concordam e as três voam para o novo canteiro. Chegando lá, caçam pequenos insetinhos e se acomodam para degustar a entrada. Após aliviar um pouco a fome, Amora se direciona a Sissi e questiona:

— Mas então amiga, me conta essa história aí de dois namorados! Como isso funciona?

— Ah meu bem, não é como se eu tivesse voado até a lua, né? Tem até nome pra isso, se chama poliandria e um monte de fêmeas aqui na comunidade também faz, tem até algumas com mais namorados que eu! — Sissi começa a responder. — Eu estava lá com o Noah naquele meu território, mas ele não dava conta de defender tudo, sabe? Aí um belo dia o vizinho, o Luca, apareceu para uma visita! E a gente se deu bem... Noah não gostou, tentou botar ele pra fora várias vezes, mas acabou se conformando. Hoje até defendem o território juntos às vezes, acredita? — Sissi indaga.

— Nossa, não consigo imaginar! Acho que Gael teria um treco... Capaz de abandonar nosso ninho até. — Responde Amora.

— Mas pensa comigo Amora: — diz Sissi, tentando mostrar o seu lado. — Já sabemos que criar nossos filhotes sozinhas não funciona direito, estamos cansadas de saber que eles quase nunca

sobrevivem... na estação passada, eu tentei ficar só com o Noah, mas a gente se esforçou muito, deu nosso máximo, ficou exausto e nem assim conseguimos que todo mundo sobrevivesse até a hora de sair do ninho. Este ano vi a oportunidade e aproveitei! Pessoalmente, acho que quanto mais adultos cuidarem dos pestinhas, melhor! Acho que este ano finalmente conseguiremos que dê tudo certo.

— Nisto você tem razão... Se Gael nos abandonasse, eu até ia tentar trazer mais comida para compensar, mas nunca conseguiria fazer o trabalho de dois, que dirá de três. Inclusive, no nosso ninho temos um acordo: eu faço uma viagem, ele faz a próxima, e assim segue... a gente vai se alternando, assim ninguém trabalha mais que o outro e os pequenos estão sempre alimentados. É claro que nem sempre funciona tão certinho, mas tentamos! E ainda tentamos ir juntos se der, sincronizados, pois assim evitamos chamar a atenção do Maldito Gato Cinzento para o nosso ninho, já que assim a movimentação perto de casa diminui e ele não o acha...

— Também tentamos fazer isso lá em casa! — concorda Sissi, animada. — Eu só vou buscar comida depois que um dos rapazes traz, tão pensando o quê? Não vou fazer tudo sozinha não!

Enquanto as duas conversavam, Mel tinha aproveitado para ir buscar os tais grilos deliciosos para elas, e agora voltava, já se metendo novamente na conversa:

— Tu viste Amora, o que esta criatura está fazendo com o pobre do Noah? — ela pergunta, olhando com certa repreensão para Sissi.

— Como se você tivesse muita moral para falar, né Melissa? — retruca Sissi. — Eu sei muito bem que seu querido Nico não é o pai de todo mundo naquele ninho...

Mel, sentindo-se atacada, termina de engolir o seu grilo e defende-se:

— Mas é diferente! Eu fiz isso pelas crianças, para que tenham mais chance de sucesso³... Nico não precisa saber nem se chatear com isso!

Sissi não conta pipoca e responde prontamente:

— Ah pronto, a bonita ainda tem esta cara de pau! Tudo que eu faço também é pelos meus filhos! É muito melhor para eles que sejam cuidados por mais adultos, assim recebem mais comida, o território fica mais protegido... têm muito mais chance de conseguirem sair do ninho! Só com dois adultos é tudo mais difícil, que nem a Amora, que teve que esperar até agora para poder sair, porque o outro não chegava e ela não podia deixar eles no frio...

³ Uma prole com pais diferentes possui maior variabilidade genética, aumentando as chances que pelo menos um dos filhotes chegue à idade adulta.

Aproveitando a deixa após ser citada por Sissi, Amora interrompe a discussão com uma sugestão:

— Olha, eu entendo os argumentos das duas, mas acho que precisamos de mais que três exemplos para tirar conclusões sobre qual é melhor sistema de acasalamento! Agora já está tarde e devemos voltar para nossos ninhos, mas que tal nós fazermos uma pesquisa aqui na população do Jardim? Me sentiria bem mais segura para poder me posicionar sobre este assunto.

Com os ânimos mais calmos e as barrigas cheias, Mel e Sissi concordam com Amora. Logo, todas pegam mais algumas presas para viagem, afinal, há muitas bocas para alimentar em seus respectivos ninhos. As amigas se despedem e voam para casa, cada uma pensando sobre a tal pesquisa que farão. Amora então lembra-se de algo interessante: anos atrás, um bando de estranhos humanos decidiu fazer um “Big brother: *Prunella* Edition” e colocaram várias câmeras em vários ninhos, que filmavam tudo desde então. As três amigas entraram em contato com os humanos e, depois de muito piar, conseguiram tudo que precisavam para responder às seguintes perguntas:

1. Será que todos os pássaros daquela população realmente coordenam o cuidado dos filhotes com seu par/grupo, assim como elas?
2. Como medir esta coordenação quando três adultos cuidam do ninho?
3. Os grupos poliândricos coordenam-se mais que os pares monogâmicos?

Cada uma das amigas fica responsável por responder uma pergunta e assim tem-se início a tal pesquisa.

É preciso avisar, no entanto, que Amora insistiu que a pesquisa fosse divulgada para os cientistas de todo o mundo, então já a disponibilizou aqui no formato de artigo científico em inglês... Mas não se preocupe, elas discutiram os principais resultados da pesquisa (em português) lá na conclusão! Até lá!

Objetivos

O nosso objetivo foi investigar a coordenação do cuidado parental em uma população de *Prunella modularis* com sistema de acasalamento variável. Buscamos responder às seguintes perguntas: Existe uma coordenação ativa do cuidado parental entre os cuidadores da prole? Como esta coordenação ocorre para os diferentes tipos de unidades sociais observadas? A alternância é maior em grupos poliândricos do que em pares monogâmicos? Para isto, iremos testar a hipótese de que fêmeas coordenam a visitaç o do ninho para levar comida aos filhotes com os machos de seus grupos reprodutivos, em uma frequência maior que a esperada ao acaso. Esta hipótese já foi

testada em algumas espécies com sistemas de acasalamento monogâmico (HINDE, 2005; com *Parus major*; BEBBINGTON & HATCHWELL, 2015; com *Aegithalos caudatus*, entre outros), mas nunca em uma espécie com um sistema de acasalamento variável. A partir desta hipótese, prevemos que em ninhos de grupos socialmente poliândricos, a quantidade de visitas alternadas é significativamente maior entre fêmea e machos do que entre os machos do ninho e que o número de visitas alternadas observadas em cada tipo de unidade social é significativamente maior que o obtido através dos modelos nulos, sendo maior em ninhos de grupos socialmente poliândricos do que em ninhos de pares monogâmicos.

Capítulo Único

Who's gonna feed the kids? – Do parents of *Prunella modularis* actively coordinate their visits to the nest?

Ingrid P. Paschoaletto¹, Shinichi Nakagawa², Eduardo S. A. Santos¹

¹University of São Paulo, ²University of Sydney

Abstract

Parental care is a costly activity for the individual and, however, occurs widely among animal species. In species with biparental care, a sexual conflict emerges: parents share the benefit but cost is individual, which means each parent would benefit even more if its partner answered for a greater share of the work. Hence, there must be a way for the individual to negotiate and supervise the partner's investment in offspring to avoid exploitation. As means of coordination, the alternation of provisioning visits to the nest and their synchrony were proposed, allowing the effort partition and a direct follow-up of the partner, respectively. These hypotheses were little tested, especially in species with variable mating systems. In this paper we observed alternation and synchrony events (as measures of coordination) in a species with variable mating system and evaluated if they occur more than expected by chance. To do so, we analyzed approximately 200 hours of filming on *Prunella modularis* nests and an extensive database on the population over eight years of data collection. Additionally, we generated null models to simulate the coordination rates expected due to stochastic reasons. Although we observed a high alternation rate, similar in both mating systems, we found no evidence to support our hypothesis that such events occurred more than expected by chance, since rates were similar to the amount achieved by null models proposed.

Keywords: parental coordination, alternation, synchrony, provisioning, *prunella modularis*

Introduction

Parental care is defined as parental investment on offspring that increases their survival at costs in parental capacity of investing in future broods (TRIVERS, 1972). While these actions can result in direct fitness benefits to both offspring and parents, care behaviour is costly and might lead to a

decrease in future reproduction (WILLIAMS, 1966; BALDAN & OUYANG, 2020). In order to reduce such costs, in many animal species some interaction between males and females is necessary to ensure that each parent will achieve its maximum reproductive success (IHLE *et al.*, 2019) and among these interactions, obligatory biparental care is a prevalent form of investment (COCKBURN, 2006).

When care is shared between caretakers, the costs may sometimes be split, which leads to an evolutionary conflict of interest between the caretakers (TRIVERS, 1972). This occurs because parents caring for common offspring share the benefit of their joint investment, but only pay the cost of their own care, with the consequence that each parent is selected to exploit its mate by providing a smaller share of the care (TRIVERS, 1972; WEDELL *et al.*, 2006; LESSELLS, 2012; LEJEUNE *et al.*, 2019; BALDAN *et al.*, 2019). The existence of such conflict makes the evolutionary stability of biparental/group care intriguing for behavioral ecologists (GROSS, 2005; BALDAN & GRIGGIO, 2019).

In light of this conflict, many experimental and theoretical studies have examined the outcome of sexual conflict over feeding decisions in bi-parental systems, at both evolutionary and behavioral time scales (HINDE, 2005; LESSELLS & MCNAMARA, 2012; BALDAN & OUYANG, 2020; also reviewed in ROYLE *et al.*, 2012). Some models were proposed to understand how the dynamic between caretakers may work, notably here the Sealed bid (HOUSTON & DAVIES, 1985) and the Negotiation model (MCNAMARA *et al.*, 1999). The Sealed bid model proposes that parents make independent decisions, and that negotiation occurs over evolutionary time, rather than during their lifetimes (NAKAGAWA *et al.*, 2007; HOUSTON & DAVIES, 1985). Therefore, this model can be interpreted to predict that parental care will be repeatable, as the amount of parental commitment is genetically determined (NAKAGAWA *et al.*, 2007). On the other hand, the Negotiation model was proposed as an evolutionary game theory model, where two-player games should be modelled as involving a series of interactions in which opponents negotiate the final outcome, i.e., instead of having a fixed response, players (in our case, parents) would adapt their answer based on their opponent's actions (MCNAMARA *et al.*, 1999; HINDE, 2005).

Alluding to McNamara's model, JOHNSTONE *et al.* (2014) argued that the costs of sexual conflict can be reduced through conditional cooperation (HINDE, 2005; WRIGHT & DINGEMANSE, 1999), in which individuals refuse to come and feed the brood until their partner

has fed the young. In this case, theory predicts that alternation of feeding trips (i.e., conditional cooperation) would result in a higher total parental investment, which is closer to the optimal feeding rate that maximizes the fitness of both parents (JOHNSTONE *et al.*, 2014; BEBBINGTON & HATCHWELL, 2015; JOHNSTONE & SAVAGE, 2019; LEJEUNE *et al.*, 2019; BALDAN & OUYANG, 2020).

The main evidence that supports this model focuses on avian species with biparental care. In summary, the authors conclude that both sexes are capable of increasing their investment in the absence of their partner, but this extra effort is not enough to completely compensate for the lack of care left by the partner (HATCHWELL & DAVIES, 1990; HARRISON *et al.*, 2009; LESSELLS & MCNAMARA, 2012). Therefore, the outcome of this situation is that exploitation by either parent is not possible, because their reproductive success would be lower if they left the nest, rather than if both cooperate (HINDE, 2005; LESSELLS & MCNAMARA, 2012; BEBBINGTON & HATCHWELL, 2015; BALDAN & OUYANG, 2020).

In practice, an assumption of this model is that parents can reliably detect each visit of the partner, so they always know whether it is their turn to feed and visit accordingly (BALDAN *et al.*, 2019). If this situation occurs, two conditions are predicted: the alternation between parents in provisioning visits and their synchrony visiting the nest (BEBBINGTON & HATCHWELL, 2015). Alternation of nest visits occurs when a visit by one parent at the nest is followed by a visit of its partner (e.g., Male-Female-Male-Female), because parents take turns of visits over time (JOHNSTONE *et al.*, 2014; SAVAGE *et al.*, 2017). This pattern of visits has been proposed to increase total parental investment because by taking turns, parents continuously stimulate each other to provision at their maximum rate (HINDE, 2006; JOHNSTONE *et al.*, 2014; BEBBINGTON & HATCHWELL, 2015), unlike a situation in which parents make runs of consecutive feedings (e.g., Male-Male-Female-Female) (BALDAN & OUYANG, 2020).

On the other hand, synchronized visits allow a direct follow-up of partner's effort (BEBBINGTON & HATCHWELL, 2015) and it has been shown to reduce nest predation (LENIOWSKI & WĘGRZYN, 2018; BALDAN & OUYANG, 2020) by decreasing the time parents spend at the nest site and therefore nest conspicuity, as well as increase offspring survival, via a more equal partitioning of food to the young (RAIHANI *et al.*, 2010; SHEN *et al.*, 2010; BALDAN & OUYANG, 2020).

It is critical to remember, however, that patterns of alternation and synchrony can appear due to stochastic factors (SCHLICHT *et al.*, 2016; IHLE *et al.*, 2019; BALDAN *et al.*, 2019), such as brood size (also called ‘parental workload’ in BALDAN *et al.*, 2019), shared environment or the presence of a refractory period between visits by the same parent (JOHNSTONE *et al.*, 2014; BALDAN *et al.*, 2019). Keeping this in mind, it is important to consider some way to isolate active coordination of provisioning visits from the events of alternation and synchrony expected by chance.

Therefore, in this study we analyzed provisioning patterns in a population of dunnocks (*Prunella modularis*). This species exhibits a variable mating system within a population, in which individuals form social pairs or trios during the breeding season (SANTOS & NAKAGAWA, 2013). Here, we aim to shed light on whether and how the negotiation model may work in a species in which more than two individuals care for the offspring.

Material & Methods

Data collection

This study was based on a long-term dataset from a resident population of dunnocks (*Prunella modularis*) in the Dunedin Botanic Garden, Dunedin, New Zealand (-45.857073, 170.520847). The data was collected by Eduardo Santos, Benedikt Holtmann and Carlos Lara between November/2009 and February/2016, comprising seven breeding seasons. All parents were ringed with unique metallic and colored rings combinations and the breeding pairs/groups were identified by observations in the beginning of the breeding season (which goes from October to January). The typical clutch size is three eggs and nestlings usually fledge aged 11-13 days old. For analysis purposes, we consider brood size as the number of offspring that hatched in a nest.

Nests were filmed for approximately two hours (median 124.31 min, range 16.56 to 174.34 min) in the morning and nest watches were recorded on two consecutive days, when chicks were 8-9 days old, when provisioning visits are more likely than brooding behaviour (as in ISERBYT *et al.*, 2017). The identity of each provisioning parent and the time of each visit were recorded since the beginning of the nest watch.

Our raw dataset had 10,382 visits and we extracted the final data accordingly to our inclusion criteria: 1) no brooding occurred during the visit, 3) the social breeding unit was either socially monogamous (with 2 individuals) or socially polyandrous (with 3 individuals), and 4) no nests with unringed parents were included nor visits with unidentified visitors. After this treatment, the final dataset included 4,377 provisioning visits, belonging to 297 nest watches at 163 (64 monogamous and 99 polyandrous) nests, with an average of 1.8 watches per nest.

Calculating alternation and synchrony

Monogamy

For monogamous pairs, the observed alternation (A_{obs}) was defined by all events in which a parent visited the nest after its partner rather than after itself. To calculate the maximum possible alternation (A_{max}) based on the total provisioning visits (PT), we used the following formula: if parents visited at the same rate (i.e., if the sum of the male's provisioning visits — P_m — matched the sum of the female's provisioning visits — P_f), $A_{max} = PT - |P_m - P_f| - 1$, whereas if the rate was different ($P_m \neq P_f$), $A_{max} = PT - |P_m - P_f|$, as in IHLE *et al.* (2019). In possession of these data, we then calculated the alternation rate as A_{obs}/A_{max} . Synchrony in nest visits is defined here as when both parents are present at the nest at the same time (BALDAN & OUYANG, 2020), instead of considering some arbitrary time window (as in BEBBINGTON & HATCHWELL, 2015 or IHLE *et al.*, 2019).

Polyandry

For the polyandrous groups, we defined the observed alternation among caretakers in three possible ways:

[1] Alternated visits between sexes (i.e., F — M — F — M)

[2] Alternated visits between all individuals (i.e., F — α — F — β — α)⁴

[3] Alternated visits between males (i.e., β — α — β — α)

⁴ F stands for Female, α (alpha) for the dominant male, with primary access to the female, and β (beta) designates the subordinate male.

To calculate the maximum possible alternation in scenarios [1] and [3], we used IHLE's *et al.* (2019) formula, as they could be treated as two-individual cases. For trios (as in case [2]), we had to adapt the formula from IHLE *et al.*, (2019), because we found no literature that provided us with a better method. For nests in which none of the parents visited equally or more than 55% of times,

$A_{max} = PT - 1$, while for the others,

$A_{max} = PT - |P_{max} - P_{med} - P_{min}|$

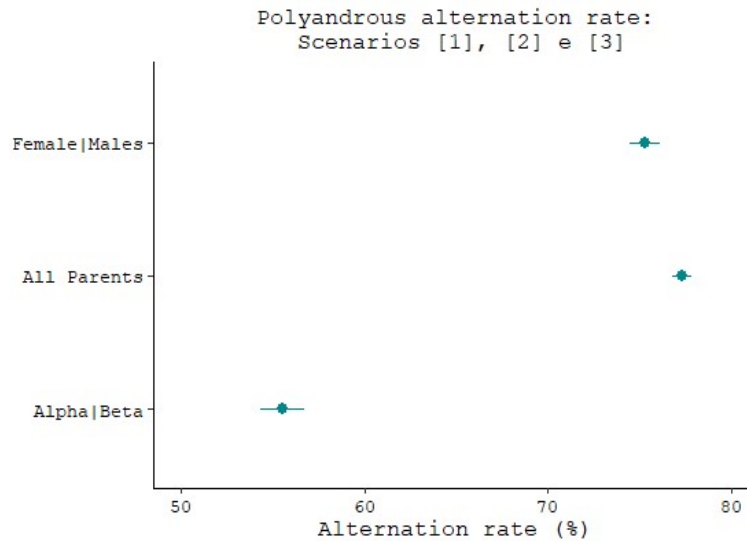
(i.e.: Provisioning in decreasing order). Synchrony was characterized as an event in which at least two parents were present at the nest at the same time. After the analyses,

we chose to define A_{obs} by all events in which the female visited the nest after a male and vice versa (Scenario [1]). The first scenario

allows for the comparison between breeding groups and was highly alternated, similar to the all-

individuals case (Figure 1). Moreover, we noticed in our data that females maintain their parental effort independently of the type of breeding group, while males adjust their effort according to the type of group they are part of (see also WHITTINGHAM & DUNN, 1998).

Figure 1. Alternation rate for each possible scenario. [1] Between sexes: $75,3 \pm 0,8\%$; [2] Between all parents: $77,3 \pm 0,5\%$; [3] Between males: $55,5 \pm 1,2\%$. Dots represents mean alternation rates and thin lines the 95% CI.



Null models

A pattern of alternation could occur stochastically as a function of the similarity between the parent's provisioning rates and the interval (henceforth "interfeed interval") between feeds by each parent or due to shared environmental conditions (BEBBINGTON & HATCHWELL, 2015). To account for such possibility, we decided to create null models to simulate situations that could have led to alternation without active coordination by parents (following IHLE *et al.*, 2019). We then compared the percentage of observed alternation over the maximum alternation possible (hereafter "alternation rate") for each nest watch between our observed data and each null model scenario for

both monogamous and polyandrous nests. In order to achieve these null models, we created the following datasets:

Observed dataset (A)

Most nests (134 of 163) had two nest watches and our data included 65 social mothers and 89 social fathers. Analyzing our 297 nest watches, it occurs that not all group members showed up, so we adapted the data as follows. For 45 nest watches (28 monogamous and 17 polyandrous), only one bird visited the nest, so there is no possibility of alternation events, and these nest watches were excluded from the analyses. Out of the 252 remaining nest watches, we deemed the ones visited by a female and a male (alpha *or* beta) as ‘monogamous’, resulting in 157 monogamous nest watches and 87 polyandrous ones. The last 8 recordings were excluded from the null models because they only contained male visitors. Each nest was visited approximately 8.94 ± 3.43 times per hour for pairs and 11.33 ± 4.06 for trios. The number of alternated and synchronized visits were calculated per nest watch, where pairs performed a mean of 9.45 ± 6.75 alternated visits per nest watch and trios had a mean of 12.36 ± 8.01 alternated visits. The synchronized visits were so rare ($\approx 1.23\%$ of all visits) that they were not considered in this study.

Simulation of a Random Dataset (Dataset B)

Aiming to simulate provisioning visits data, we presumed that the stochastic nature of the timing of an individual’s nest visit is well-described by a Poisson process, assuming that there is no refractory period (see IHLE *et al.*, 2019 and PICK *et al.*, 2019). In order to simulate the Poisson distribution, we used the observed mean (μ_O) and standard deviation (σ_O) of provisioning rate from our observed dataset. We estimated these parameters on the expected scale (i.e., without stochastic Poisson distributed error; $\mu_e = \mu_o$ and $\sigma_e = \sqrt{\sigma_o^2 - \mu_o}$). Then, we sampled expected provisioning rates from a lognormal distribution with these parameters and added Poisson distributed error to the resulting rates to generate counts of nest visits. To simulate nest visit times within the simulated observation period, we drew the corresponding number of samples from a uniform distribution (i.e., where every arrival time is equally likely) bounded by 0 and 120 (the most frequent duration of our observations). This means that, as intended, the arrivals were stochastically spread through the observation period with exponentially distributed intervals. This procedure was conducted

independently for two birds in each simulated nest watch, thereby generating a random set of provisioning visits and a random pattern of coordination between partners. We generated 244 nest watches in total, to match the number of observed nest watches where all parents visited the nest at least once.

Randomization of Observed Interfeeding Intervals (Datasets C and D).

Another way to generate null models is by randomizing our observed data, instead of simulating a fictional one (as in Dataset B). The strong point of this method is that it will break down any potential pattern of active coordination between caretakers, keeping both known and unknown biological properties (including refractory periods) of the original intervals as part of the null model (IHLE *et al.*, 2019). We randomized it in two ways, generating *Datasets C* and *D*, as described below.

For *Dataset C*, called “Among nest watches”, we randomized all observed interfeeding intervals of individuals with the same provisioning rate (visits per hour) and same sex, similar to what was done in BEBBINGTON & HATCHWELL (2016). We did it considering that the provisioning rate of an individual during a specific time window will constrain the range of interfeeding intervals that can occur.

As for *Dataset D*, the “Within individual within nest watch”, we randomized interfeeding intervals from each observed bird, within each observed focal, as was done in a study on great tits (JOHNSTONE *et al.*, 2014). This method takes in consideration the non-independence of different observed nest watches because they feature, for example, a similar male, female, pair/group, or nest location. Moreover, at equal provisioning rate, an individual could be consistently very regular or very irregular (intrinsically, or due to its environment), which could influence the ease with which its partner(s) can coordinate visits, as well as influencing the level of coordination occurring by chance.

Both randomizations were iterated 100 times for each of 244 nest watches and the coordination medians were calculated across the 100 iterations for each specific nest watch.

Exploration on the Non-independence of Consecutive Interfeed Intervals (Datasets E and F)

Lastly, another factor that may create some stochastic alternation is the non-independence of both parents' interfeed intervals in any given period, such as a simultaneous directional change in the duration of the interfeeding intervals of both partners. This dependence could be induced by environmental conditions and may cause the closer interfeed intervals to be more similar than the ones further apart — a phenomenon known as temporal autocorrelation (IHLE *et al*, 2019).

Using our observed dataset (split by type of breeding group), we manipulated the level of temporal autocorrelation within individuals following IHLE's *et al.* protocol. First, for *Dataset E*, we switched the order of consecutive intervals in one randomly picked partner (while keeping visits of the other pair member unchanged). This should maintain some of the temporal autocorrelation (and correlation between partner's directional changes thereof) potentially present in the observed data, and therefore maintain some of the alternation due to this process. At the same time, this should break down some of the patterns of alternation actively expressed by the individuals (true coordination). Finally, for our last dataset (*F*), we fully sorted the intervals of both partners over the entire course of the nest watch and recalculated the maximum alternation that could have been reached with this process.

Data analyses

We created multilevel Bayesian models to compare our observed data to all null model scenarios. The average coordination (counts of alternated visits) across each dataset (observed, simulated, randomized among, randomized within, switched and sorted) were compared using a multilevel Bayesian model with a Poisson distribution. The types of datasets were modeled as fixed effects, maximum alternation was set as an offset, the nest watch identity set as a random effect, and the observed number of coordinated visits was the response variable we wanted to predict. All this process was made by splitting our data by mating system and was implemented in R version 4.1.2 R Core Team (2021), our raw data and scripts will be uploaded to an online repository posteriorly.

Results

The alternation rates of socially monogamous pairs are shown below (Table 1). Despite the high alternation rate observed in our nest watches, we found little evidence that parents actively coordinate their visits to the nest, because most null models presented similar rates of alternation, suggesting that the observed alternation rate could be the result of stochastic events (Figure 2). The only model to present a significantly lower rate was the Simulated (B).

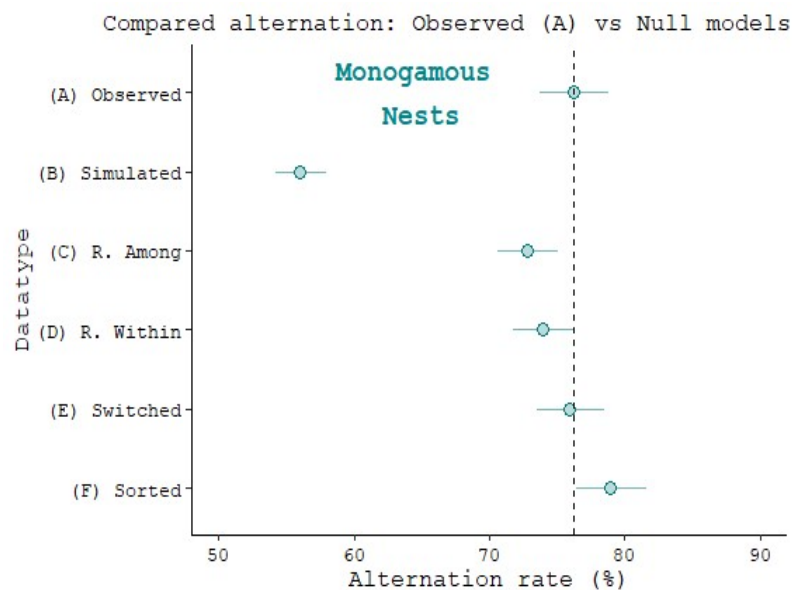


Figure 2. Alternation rate of our Observed dataset (A) compared to all null models created for monogamous nest watches (B to F). Dots represents mean observed alternation rate (%) for each dataset; the thin line represents the 95% CI and dashed line marks the mean alternation rate for our observed data to easier comparison.

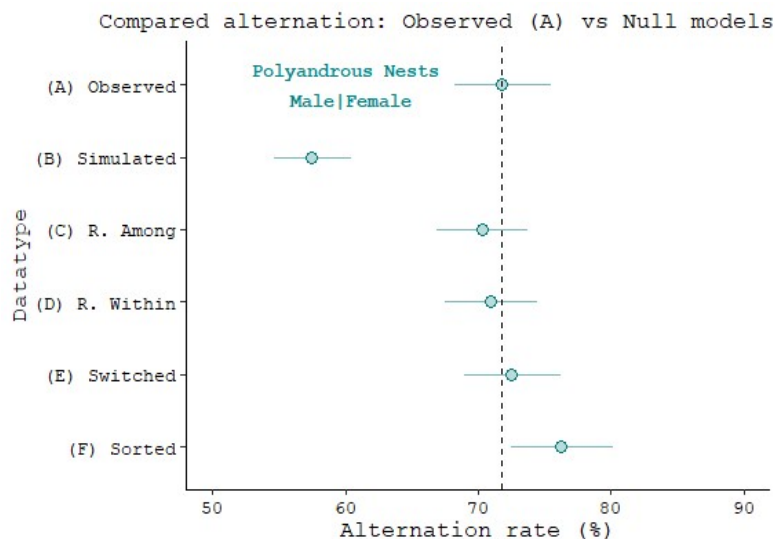


Figure 3. Alternation rate of our Observed dataset (A) compared to all null models created for polyandrous nest watches (B to F). Dots represents mean observed alternation rate (%) for each dataset; the thin line represents the 95% CI and dashed line marks the mean alternation rate for our observed data to easier comparison.

Polyandrous groups demonstrated similar results (Table 2). Again, the alternation rate obtained in our observed dataset was similar to what we got in the null models proposed, and even lower than the Sorted (F) model (Figure 3). These findings indicate little evidence to support that parents are actively coordinating their provisioning visits in this dunnock population.

Finally, when comparing the alternation rates of both mating systems, they didn't differ significantly one from another (**Figure 4**). Besides that, socially monogamous pairs showed even more alternation than polyandrous parents, contrary to our hypothesis.

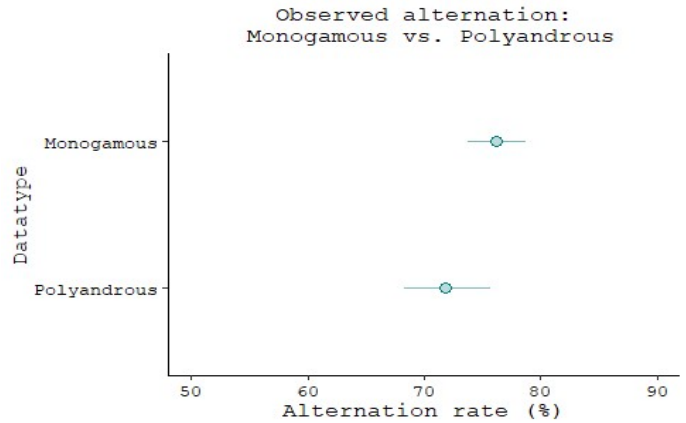


Figure 4. Compared alternation rate of our Observed datasets from monogamous and polyandrous groups. Dots represents mean observed alternation rate (%) for each dataset and the thin line represents the 95% CI.

Table 2. Summary of alternation rates and 95% Confidence Intervals for our observed data and the five null scenarios, all from socially monogamous pairs.

Predictors	ObservedAlternation	
	Incidence Rate Ratios	CI (95%)
DataType: Observed	0.76	0.74 – 0.79
DataType: R_Among	0.73	0.71 – 0.75
DataType: R_Within	0.74	0.72 – 0.76
DataType: Simulated	0.56	0.54 – 0.58
DataType: Sorted	0.79	0.76 – 0.82
DataType: Switched	0.76	0.73 – 0.79
N _{focal.id}	157	
Observations	40516	

Table 1. Summary of alternation rates and 95% Confidence Intervals for our observed data and the five null scenarios, all from polyandrous groups.

Predictors	ObservedAlternation	
	Incidence Rate Ratios	CI (95%)
DataType: Observed	0.72	0.68 – 0.75
DataType: R_Among	0.70	0.67 – 0.74
DataType: R_within	0.71	0.67 – 0.74
DataType: Simulated	0.57	0.55 – 0.60
DataType: Sorted	0.76	0.72 – 0.80
DataType: Switched	0.73	0.69 – 0.76
N _{focal.id}	87	
Observations	24212	

Discussion

Parental coordination has recently become a topic of interest in behaviour ecology. Many researchers started investigating whether there is some form of active coordination between parents as a form of increasing their reproductive success, while minimizing the cost of exploitation by the partner at the same time (MCNAMARA *et al.*, 1999; HINDE, 2005). As in any scientific area, methods are constantly being developed and upgraded over time, which leads to new forms of investigation. In this paper, we aimed to reinforce these studies by applying IHLE's *et al.* (2019) protocol to simulate stochastic alternation and synchrony, because it is unrealistic to expect that

every single coordination event between parents is due to active coordination among caretakers. Above all, we aimed to shed some light on how we can measure coordination in systems in which more than two individuals care for the young, which can be applied to species with polygamous mating systems or even birds with alopaparental care.

We tested the hypothesis that parents would actively coordinate parental investment in nests of polyandrous and monogamous dunnocks. Our main findings suggest that dunnocks do not actively coordinate parental investment when bringing food to their young. We were only able to refute our hypothesis by using IHLE's et al. (2019) approach that allowed for a comparison between observed levels of coordination and stochastic levels generated through our simulated scenarios. If we had solely counted events of alternation between parents, we would have inferred that dunnock parents in our study population would be actively alternating at high rates, because almost 75% of the provisioning visits were alternated between caregivers. Therefore, we infer that the high rate of alternation we observed is the result of stochastic reasons, such as a shared environment (when both caretakers alter their visit's pattern due to weather condition, food location, predator's presence, etc).

In terms of theoretical models of parental effort, our findings tend to support McNamara's negotiation model, but we can't assert so as our results do not allow us to confirm active coordination in this dunnock population. In this project we did not evaluate the partial compensation aspect of the theory, but evidence from the early 90s up until now suggests that dunnocks are able to adjust their parental effort for various reasons, such as partner's desertion or mate infidelity (HATCHWELL & DAVIES, 1990; SANTOS & NAKAGAWA, 2017), going against the proposed ideas of the Sealed Bid model, in which parental effort is genetically determined.

The main issue during our study was to determine the best way to account for coordination in polyandrous breeding groups. In order to measure alternation, we proposed three biological meaningful manners: First, based on our exploratory analysis, we found that females maintained their parental effort (measured in visits per hour) independently of the type of social breeding group in which they raised their young, but males adjusted their effort accordingly. In other words, it seems that females are always feeding the young at their maximum effort despite how many other birds are sharing the parental duties, so it seemed plausible to suppose that they could be alternating

with males regardless of their statuses (Scenario [1] – Female | Males). However, considering it was a three individual situation and supposing that each of them would try to avoid being exploited, we had to consider a scenario in which all members would be alternating with each other (Scenario [2] - All individuals). Finally, one could argue that males in a polyandrous breeding group share other activities, such as territory defense, and could be coordinating their visits to the nest, so we also tested Scenario [3] – Alpha | Beta. After exploring all scenarios, we proceeded our analysis counting alternation according to the first scenario, because this simpler scenario presented similar results to our All-individual scenario (and both were higher than the Alpha | Beta scenario, as you seen in **Figure 1**), and also allowed us a direct comparison with our monogamous coordination data.

We expected that nests of polyandrous groups would have a higher rate of parental coordination (also hypothesized in BEBBINGTON & HATCHWELL, 2015) than monogamous ones, because of the additional member and also because of the need to make the nest location less conspicuous to predators, as more visitors could call unwanted attention to the nest. However, our results showed that observed alternation rates are similar in both types of breeding groups (socially monogamous: $76 \pm 3\%$ of observed nest visits; polyandrous: $72 \pm 3\%$; mean + 95% CI), with polyandrous groups presenting even lower average rates of alternation than the socially monogamous dunnocks. Synchronized visits were remarkably rare in both cases (less than 2%), and the lack of synchronization between members of all groups is possibly to be due to the choice of considering strictly events in which both parents were present simultaneously at the nest, and not including some time window, causing our results to differ from previous studies that considered a wide time window for synchronized visits.

When we compared the observed data with all null models, all models showed similar results, except for the simulated one. We attribute this result to the lack of simulated refractory periods (or non-constant return rates) in the protocol, considering such periods, in addition to the non-independence of intervals, creates more alternation than expected by chance (SCHLICHT *et al.*, 2016). Therefore, assuming no refractory period in this random null model may underestimate the level of coordination expected by chance (IHLE *et al.*, 2019).

Conclusion

In summary, we found no evidence of active coordination for any of the social breeding systems in this *P. modularis* population, as their high alternation rate was probably due to stochastic events and synchronization of provisioning visits tend to zero. Also, we suggest that the alternation rate between more than two individuals be counted as we did if the species in question behave similarly, otherwise use our three individual formula provided in Method section above.

Author's contributions

Nakagawa, S. and Santos, E. S. A. provided all of the databases used in this study, Paschoaletto, I. P. and Santos, E. S. A. made the analyses and Paschoaletto, I. P. wrote the paper under Santos, E. S. A.'s supervision.

Acknowledgments

We especially thank André V. Rodrigues and Renato Chaves for all the support and countless discussions, and all the members of Lage's lab for their fondness and insightful discussions since the beginning of this project.

Funding

We thank Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) for all financial support for this research.

Supplementary material

The Supplementary Material for this article can be found at the end of this document (Polyandrous models for scenarios [2] and [3]).

Conclusão geral

Um mês se passou e cá estamos novamente, na terceira quinta-feira, e, como vocês já sabem, é a noite das garotas. Todavia, como vocês também já sabem, hoje é uma noite ainda mais especial, pois chegou o grande dia em que elas finalmente vão discutir os resultados da pesquisa que fizeram (sim, já está tudo pronto um mês depois, passarinhos são incrivelmente rápidos em suas pesquisas, ao contrário da narradora...). Amora está se preparando há dias, reservou uma árvore bem frondosa, pegou aqueles grilos maravilhosos do canteiro novo para viagem (não podia faltar o *coffee break*, né? Lá elas nem sonham com EaD...) e seus slides no *PowerBird* já estavam lindos! E mais uma vez, Amora está agitada e anda de um lado para o outro no galho principal, pensando consigo:

— É muito difícil ser a única a se preocupar com horários nesse jardim, viu? — Até que finalmente ouve, ao longe, as amigas chegando.

— Como piam alto, eu hein... — ela murmura e se prepara para recebê-las.

— CHEGUEEEEEEEI! — exclama Sissi, ao fim de um pouso um tanto dramático.

— Espalhafatosa como sempre... — Mel resmunga, revirando os olhos. — Boa noite, querida! — Ela diz para Amora.

— Finalmente! Boa noite, garotas! — Amora exclama, feliz em vê-las. — Venham, já deixei tudo pronto! Quem vai começar? — ela indaga.

Aqui, cabe ressaltar que cada amiga preparou uma apresentação para mostrar às outras naquela noite, respondendo àquelas perguntas na introdução desta história. Sissi, limpando o bico e tentando disfarçar que já tinha começado o lanchinho antes da hora, logo responde:

— Acho que faz mais sentido começar por mim, né? — Ela sugere, de bico cheio, já dirigindo-se ao *DataDunno* com seu *pássaro-drive*, que se encontrava na saliência protuberante do galho. Logo, uma apresentação bem colorida toma conta das folhagens, bem ao estilo de Sissi.

— Lá vem... — diz Mel baixinho.

— Shhhh, sossega Melissa! — Repreende Amora, com uma “asada” de leve.

— Então, queridaaaas — Sissi começa. — Eu fiquei com a fatídica pergunta: Será que a nossa população aqui do Jardim está de fato se coordenando para cuidar dos pestinhas como nós fazemos? Lembrando que eu considereei como coordenação eventos em que os cuidadores estão ao mesmo tempo no ninho, que chamei de eventos de sincronia, e eventos de alternância, que é quando um faz a visita depois do outro ter feito. E a resposta é... — Neste momento, peço que tente imaginar passarinhos tentando imitar o rufar de tambores — sim **E** não!!

— Quêêê??? Como assim, doida? — As duas espectadoras questionam ao mesmo tempo (e você leitor também, provavelmente).

— É isso mesmo, *baby!* — Sissi responde, de modo teatral. — Vou contar a história toda para vocês...

Ela então passa para o seu slide da metodologia, e após um leve suspense, continua:

— O rolê é o seguinte: eu assisti muuuuuitos episódios do “Big brother: *Prunella* Edition”, tipo, pra lá de 200h... Aliás, vocês não vão acreditar nos ba-ba-dos que eu descobri dessa passarinhada! Mas enfim, foco né? Eu vi esse tanto de vídeo e entrevistei vários grupos reprodutivos, tanto poliândricos, como eu, quanto monogâmicos, como vocês. Só que aí, quando eu já estava prestes a dizer que sim, que quase todo mundo estava mesmo coordenando as visitas... aconteceu uma coisa estranha!

— Menina do céu, conta logo o que rolou! — Implora Amora, conhecida por sua ansiedade.

— Desembucha numa vez! — Exclama Mel, impaciente.

— Aconteceu que ouvi uma voz... — Sissi começa a explicar — e aquela voz me perguntou: ‘E se este padrão que você está observando for por acaso? Já pensou que eles podem estar sincronizando as visitas sem querer, só porque estão buscando comida no mesmo canto? Ou se parece que estão se alternando só porque tem muitos filhotes para alimentar e eles simplesmente têm que sair o tempo todo para pegar comida? Você tem que considerar tudo isso aí!’. Confesso que fiquei chateada com a tal voz, já estava com tudo pronto e agora ia ter mais uma trabalhadeira desgraçada!

— E como você fez para considerar tudo isso? — Amora pergunta, curiosa.

— Ótima pergunta! Eu conversei bastante com aquela voz, li algumas folhas publicadas, e assim decidi que o melhor método era criar modelos que simulassem estes fatores que poderiam gerar visitas alternadas/sincronizadas ao acaso, calcular o nível de coordenação deles e depois comparar com todos aqueles dados que eu observei, e só então poderia afirmar ou não se há coordenação ativa do cuidado.

— Olha, devo admitir que você se superou — Mel diz, visivelmente surpresa. — Parece um ótimo método! E a que conclusão você chegou?

— É! Como você chegou ao mesmo tempo a “sim” e “não”? — Questiona Amora.

— Simples! — Diz Sissi, enquanto passa o slide. — A minha conclusão foi que a nossa população alterna sim suas visitas ao ninho, mais especificamente, nós alternamos em média 76% das oportunidades que temos para tal, e não sincronizamos quase nunca, em menos de 2% das visitas, acreditam? Entretanto, através daqueles modelos que criei, obtive um padrão muito similar,

dessa forma, não tenho evidência suficiente para afirmar que coordenamos ativamente, enquanto população, nossas visitas ao ninho. Ficou claro?

— Hmm, acho que entendi! Mas fiquei com uma dúvida... como vocês, poliândricos, se alternam nas visitas? — Questiona Amora.

— Essa é a minha deixa! — Intromete-se Mel, dando um ‘chega pra lá’ em Sissi para assumir o centro do palco improvisado. — Esta era a minha pergunta!

Mel então assume o comando do *DataDunnock* e a apresentação colorida de Sissi dá lugar aos slides mais sóbrios, que agora tomam conta das folhagens.

— Para achar uma resposta, eu precisei refletir muito e conversar com todo mundo do Jardim para ter certeza de que não estava esquecendo nada — ela começa. — E no fim cheguei a três possibilidades!

— Quais?? — Indaga Amora.

— Eu sei! Eu sei! — Cantarola Sissi. — Mas não vou dar *spoiler*!

— Acho bom mesmo! — Repreende Mel, com um olhar ameaçador para Sissi. — Como eu dizia, temos três possibilidades: a primeira é que nós, fêmeas, alternamos as visitas com os machos, tanto faz qual deles... cheguei a esta hipótese considerando que nós estamos sempre visitando o máximo que conseguimos, independentemente de quantos machos compartilham o ninho conosco, certo? Já os bonitões ajustam seu esforço quando outro macho entra na equação, segundo eles, por não terem certeza se todos os filhotes são seus...

— Isso eu posso confirmar! — Sissi interrompe. — Noah já não vai tantas vezes ao ninho depois que Luca chegou... mas os dois ainda ajudam bastante! E como eu disse para a Amora no nosso último encontro, eu só vou depois que algum deles vai!

— É, eu sei. — Retoma Mel — mas não podemos pegar o caso do alecrim dourado aqui e generalizar para toda a população sem analisar todas as possibilidades antes. Pensando nisso, cheguei à segunda possibilidade: Todo mundo alterna com todo mundo, independentemente do gênero. É uma hipótese razoável, afinal ninguém quer ser explorado e fazer todo o trabalho, né? Então, neste cenário, cada um só visitaria o ninho se um dos parceiros fosse lá primeiro.

— E a terceira possibilidade? — Perguntam Amora e Sissi, sem conseguir pensar em qual seria essa.

— A terceira eu coloquei só por desencargo de consciência, porque ficaram enchendo minha paciência e eu, como boa pesquisadora, só poderia refutá-la depois de testá-la, né? Nesta hipótese, os machos estariam coordenando as visitas entre si, uma vez que após a chegada do segundo macho no grupo, eles acabam fazendo algumas atividades juntos, como a defesa de território que Sissi mencionou da outra vez.

— E a que conclusão você chegou? — Pergunta Sissi, que já sabia a resposta, mas quis dar a deixa para a amiga terminar sua apresentação.

— Depois de analisar as visitas pelas lentes de cada possibilidade e compará-las, concluí que nossa melhor opção é contabilizarmos os eventos de coordenação seguindo a minha hipótese inicial. E sabe o porquê? Porque seu resultado foi semelhante ao da hipótese [2] (e muito superior ao cenário [3], como o leitor pode observar na Figura 1), mas, calculando como fiz no primeiro cenário, dá para fazer uma comparação direta com as taxas de coordenação dos ninhos monogâmicos também. — Mel finaliza.

As amigas aplaudem, da forma engraçada que os pássaros conseguem aplaudir, e Amora levanta-se, já que é sua vez e aquela reunião já estava se prolongando mais que o planejado. Foi a vez de slides em tons pastéis delicados iluminarem as folhagens, à moda Amora, e ela logo continua de onde Mel havia parado.

— Então, agora que já sabemos se nossa população coordena ou não suas visitas, graças à querida Sissi, e como medir a coordenação em sistemas poliândricos, como a Mel acabou de explicar, chegou a minha vez de responder a seguinte pergunta: os grupos poliândricos coordenam-se mais que os casais monogâmicos aqui no jardim? O que vocês acham? — Amora pergunta às amigas.

— Ah, eu acho que sim, né? — Apressa-se em responder Sissi — Porque além de termos mais adultos alternando-se, nós temos que tomar mais cuidado para não chamar ainda mais a atenção dos predadores ao nosso ninho!

— Então a resposta irá lhe surpreender, querida! A verdade é que, baseada nas gravações que obtivemos dos últimos anos e em todas as informações que colhemos aqui na nossa população, não temos evidência que isto aconteça, uma vez que os níveis de coordenação foram similares para ambos os sistemas! — Amora explica.

— E que conclusão podemos tirar de todas essas apresentações, no fim das contas? — Pergunta Mel, já encarando os grilos do *coffee break* (os que Sissi havia deixado sobrar, pelo menos).

— Acho que podemos concluir que este tópico é muito recente nas pesquisas e ainda não há um consenso... mas no que diz respeito à nossa população de *Prunella modularis* aqui no Jardim Botânico, não temos evidências nem que haja uma diferença significativa entre a coordenação do cuidado de cada sistema de acasalamento e nem que essa coordenação que conseguimos observar seja ativamente feita pelos indivíduos e não um mero produto do acaso. — Amora conclui.

Dito isso, as amigas conversam sobre suas conclusões enquanto finalmente satisfazem suas barrigas famintas com aqueles grilos e já, como sempre, separam suas marmitinhas para levar de volta aos seus ninhos e alimentar sua prole sempre com fome. Elas guardam tudo e se despedem umas das outras, cada uma pensando consigo o que fazer com todas aquelas informações. Mel está

cansada e só quer saber de dormir quando chegar em casa, enquanto Sissi está explodindo de vontade de contar toda a fofoca para Noah e Luca. Já Amora volta ao ninho refletindo sobre tudo que precisará fazer para divulgar o resultado daquela pesquisa na *Behavioural Ecology*, para que todo mundo possa ler. Ela não deixa de pensar consigo se vale a pena chamar mais alguém para o seu ninho — Aquele tal de Cadu bem que é uma gracinha, né? Quem sabe na próxima estação... — e assim chegamos ao fim da nossa história! Espero que tenha aproveitado, nos vemos em algum jardim por aí!

Resumo

O cuidado parental é uma atividade custosa para o indivíduo e, no entanto, ocorre amplamente entre as espécies animais. Em espécies com cuidado biparental, surge um conflito sexual: os pais compartilham o benefício, mas o custo é individual, o que significa que cada pai se beneficiaria ainda mais se seu parceiro respondesse por uma parcela maior do trabalho. Portanto, deve haver uma maneira de o indivíduo negociar e supervisionar o investimento do parceiro na prole para evitar a exploração. Como forma de coordenação, foi proposta a alternância das visitas de provisionamento ao ninho e sua sincronia, permitindo a partição do esforço e o acompanhamento direto do parceiro, respectivamente. Essas hipóteses foram pouco testadas, principalmente em espécies com sistemas de acasalamento variável. Neste artigo, observamos eventos de alternância e sincronia (como medidas de coordenação) em uma espécie com sistema de acasalamento variável e avaliamos se eles ocorrem mais do que o esperado ao acaso. Para isso, analisamos aproximadamente 200 horas de filmagem em ninhos de *Prunella modularis* e um extenso banco de dados sobre a população ao longo de oito anos de coleta de dados. Além disso, geramos modelos nulos para simular as taxas de coordenação esperadas por razões estocásticas. Embora tenhamos observado uma alta taxa de alternância, semelhante nos dois sistemas de acasalamento, não encontramos evidências que sustentam nossa hipótese de que tais eventos ocorreram mais do que o esperado ao acaso, uma vez que as taxas de coordenação foram semelhantes ao valor alcançado pelos modelos nulos propostos.

Palavras-chave: coordenação parental, alternância, sincronia, provisionamento, *Prunella modularis*

Abstract

Parental care is a costly activity for the individual and, however, occurs widely among animal species. In species with biparental care, a sexual conflict emerges: parents share the benefit but cost is individual, which means each parent would benefit even more if its partner answered for a greater share of the work. Hence, there must be a way for the individual to negotiate and supervise the partner's investment in offspring to avoid exploitation. As means of coordination, the alternation of provisioning visits to the nest and their synchrony were proposed, allowing the effort partition and a direct follow-up of the partner, respectively. These hypotheses were little tested,

especially in species with variable mating systems. In this paper we observed alternation and synchrony events (as measures of coordination) in a species with variable mating system and evaluated if they occur more than expected by chance. To do so, we analyzed approximately 200 hours of filming on *Prunella modularis* nests and an extensive database on the population over eight years of data collection. Additionally, we generated null models to simulate the coordination rates expected due to stochastic reasons. Although we observed a high alternation rate, similar in both mating systems, we found no evidence to support our hypothesis that such events occurred more than expected by chance, since rates were similar to the amount achieved by null models proposed.

Keywords: parental coordination, alternation, synchrony, provisioning, prunella modularis

Referências Bibliográficas

BALDAN, D. *et al.* Alternation of nest visits varies with experimentally manipulated workload in brood-provisioning great tits. **Animal Behaviour**, v. 156, p. 139-146, 2019.

BALDAN, D.; GRIGGIO, M. Pair coordination is related to later brood desertion in a provisioning songbird. **Animal Behaviour**, v. 156, p. 147-152, 2019.

BALDAN, D.; HINDE, C. A.; LESSELLS, C. M. Turn-taking between provisioning parents: partitioning alternation. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 7, p. 448, 2019.

BALDAN, D.; OUYANG, J. Q. Urban resources limit pair coordination over offspring provisioning. **Scientific reports**, v. 10, n. 1, p. 1-11, 2020.

BEBBINGTON, K.; HATCHWELL, B. J. Coordinated parental provisioning is related to feeding rate and reproductive success in a songbird. **Behavioral Ecology**, v. 27, n. 2, p. 652-659, 2016.

COCKBURN, A. Prevalence of different modes of parental care in birds. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 273, n. 1592, p. 1375-1383, 2006.

GROSS, M. R. The evolution of parental care. **The Quarterly review of biology**, v. 80, n. 1, p. 37-45, 2005.

HARRISON, F. *et al.* How is sexual conflict over parental care resolved? A meta-analysis. **Journal of evolutionary biology**, v. 22, n. 9, p. 1800-1812, 2009.

HATCHWELL, B. J.; DAVIES, N. B. Provisioning of nestlings by dunnocks, *Prunella modularis*, in pairs and trios compensation reactions by males and females. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 27, n. 3, p. 199-209, 1990.

HINDE, C. A. Negotiation over offspring care? —a positive response to partner-provisioning rate in great tits. **Behavioral Ecology**, v. 17, n. 1, p. 6-12, 2005.

HOUSTON, A. I. & DAVIES, N. B. The evolution of cooperation and life-history in the dunnoek. **Behavioural ecology**, p. 471–487. 1985.

IHLE, M. *et al.* Measuring up to reality: null models and analysis simulations to study parental coordination over provisioning offspring. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 7, p. 142, 2019.

ISERBYT, A. *et al.* Decreasing parental task specialization promotes conditional cooperation. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, p. 1-10, 2017.

JOHNSTONE, R. A. *et al.* Reciprocity and conditional cooperation between great tit parents. **Behavioral Ecology**, v. 25, n. 1, p. 216-222, 2014.

JOHNSTONE, R. A.; SAVAGE, J. L. Conditional cooperation, and turn-taking in parental care. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 7, p. 335, 2019.

LEJEUNE, L. *et al.* Environmental effects on parental care visitation patterns in blue tits *Cyanistes caeruleus*. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 7, p. 356, 2019.

LENIOWSKI, K.; WĘGRZYN, E. Synchronization of parental behaviours reduces the risk of nest predation in a socially monogamous passerine bird. **Scientific reports**, v. 8, n. 1, p. 1-9, 2018.

LESSELLS, C. M. Sexual conflict. **The evolution of parental care**, p. 150-170, 2012.

LESSELLS, C. M.; MCNAMARA, J. M. Sexual conflict over parental investment in repeated bouts: negotiation reduces overall care. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 279, n. 1733, p. 1506-1514, 2012.

MCNAMARA, J. M.; GASSON, C. E.; HOUSTON, A. I. Incorporating rules for responding into evolutionary games. **Nature**, v. 401, n. 6751, p. 368-371, 1999.

NAKAGAWA, S. *et al.* Predictable males and unpredictable females: sex difference in repeatability of parental care in a wild bird population. **Journal of evolutionary biology**, v. 20, n. 5, p. 1674-1681, 2007.

PICK, J. L. *et al.* Counterculture: causes, extent and solutions of systematic bias in the analysis of behavioural counts. 2019.

R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>.

RAIHANI, N. J. *et al.* Synchronous provisioning increases brood survival in cooperatively breeding pied babblers. **Journal of Animal Ecology**, v. 79, n. 1, p. 44-52, 2010.

ROYLE, N. J., SMISETH, P. T. & KÖLLIKER, M. *The Evolution of Parental Care* (Oxford University Press, Oxford, 2012).

SANTOS, E. S. A.; NAKAGAWA, S. The costs of parental care: A meta-analysis of the trade-off between parental effort and survival in birds. **Journal of evolutionary biology**, v. 25, n. 9, p. 1911-1917, 2012.

SANTOS, E. S. A.; NAKAGAWA, S. Breeding biology and variable mating system of a population of introduced dunnocks (*Prunella modularis*) in New Zealand. **PLoS One**, v. 8, n. 7, p. e69329, 2013.

SANTOS, E. S. A.; NAKAGAWA, S. Facultative adjustment of paternal care in the face of female infidelity in dunnocks. **bioRxiv**, p. 158816, 2017.

SAVAGE, J. L. *et al.* Turn-taking in cooperative offspring care: by-product of individual provisioning behavior or active response rule? **Behavioral ecology and sociobiology**, v. 71, n. 11, p. 1-10, 2017.

SCHLICHT, E. *et al.* Evidence for conditional cooperation in biparental care systems? A comment on Johnstone *et al.* **Behavioral Ecology**, v. 27, n. 3, p. e2-e5, 2016.

SHEN, S. *et al.* Group provisioning limits sharing conflict among nestlings in joint-nesting Taiwan yuhinas. **Biology Letters**, v. 6, n. 3, p. 318-321, 2010.

TRIVERS, R. L. Parental investment and sexual selection in: **Sexual Selection and the Descent of Man** (ed. Campbell B), London: Heinemann, 1972.

WEDELL, N. *et al.* Sexual conflict and life histories. **Animal Behaviour**, v. 71, n. 5, p. 999-1011, 2006.

WHITTINGHAM, L. A.; DUNN, P. O. Male parental effort and paternity in a variable mating system. **Animal Behaviour**, v. 55, n. 3, p. 629-640, 1998.

WILLIAMS, G. C. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. **The American Naturalist**, v. 100, n. 916, p. 687-690, 1966.

WRIGHT, J.; DINGEMANSE, N. J. Parents and helpers compensate for experimental changes in the provisioning effort of others in the Arabian babbler. **Animal behaviour**, v. 58, n. 2, p. 345-350, 1999.

Material supplementar

Scenario 2: All Individuals

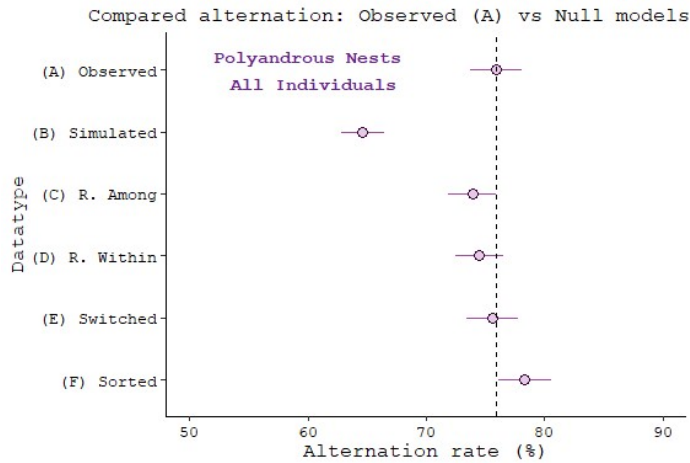


Figure 5. Alternation rate of our Observed dataset (A) compared to all null models created for polyandrous (All individuals scenario) nest watches (B to F). Dots represents mean observed alternation rate (%) for each dataset; the thin line represents the 95% CI and dashed line marks the mean alternation rate for our observed data to easier comparison.

Table 3. Summary of alternation rates and 95% Confidence Intervals for our observed data and the five null scenarios, all from polyandrous groups (All individuals scenario).

Predictors	ObservedAlternation	
	Incidence Rate Ratios	CI (95%)
DataType: Observed	0.76	0.74 – 0.78
DataType: R_Among	0.74	0.72 – 0.76
DataType: R_within	0.75	0.72 – 0.77
DataType: Simulated	0.65	0.63 – 0.66
DataType: Sorted	0.78	0.76 – 0.81
DataType: Switched	0.76	0.73 – 0.78
N focal.id	87	
Observations	24212	

Scenario 3: Alpha | Beta

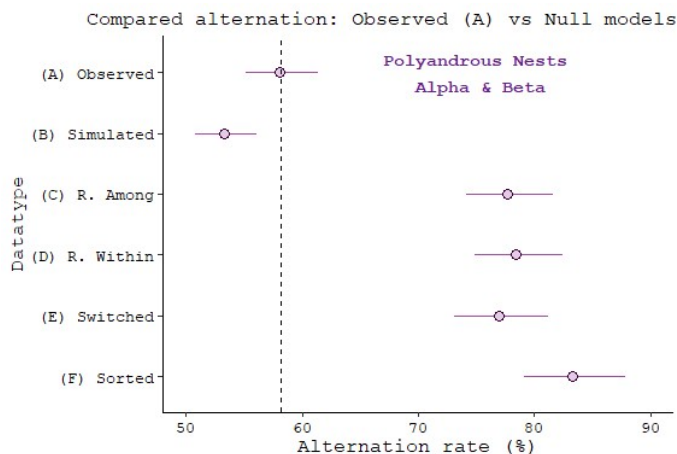


Figure 6. Alternation rate of our Observed dataset (A) compared to all null models created for polyandrous (Alpha | Beta scenario) nest watches (B to F). Dots represents mean observed alternation rate (%) for each dataset; the thin line represents the 95% CI and dashed line marks the mean alternation rate for our observed data to easier comparison.

Table 4. Summary of alternation rates and 95% Confidence Intervals for our observed data and the five null scenarios, all from polyandrous groups (Alpha | Beta scenario).

Predictors	ObservedAlternation	
	Incidence Rate Ratios	CI (95%)
DataType: Observed	0.58	0.55 – 0.61
DataType: R_Among	0.78	0.74 – 0.82
DataType: R_within	0.78	0.75 – 0.82
DataType: Simulated	0.53	0.51 – 0.56
DataType: Sorted	0.83	0.79 – 0.88
DataType: Switched	0.77	0.73 – 0.81
N focal.id	95	
Observations	23724	