



Universidade de Brasília

Instituto de Ciências Biológicas

Programa de Pós-Graduação em Ecologia

**Consistência individual e variação espacial no canto
do tiziu (*Volatinia jacarina*)**

Felipe Brito Soares Rodrigues

Orientadora: Dra. Regina Helena Ferraz Macedo

Brasília, Distrito Federal

2019

Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Felipe Brito Soares Rodrigues

**Consistência individual e variação espacial no canto do
tiziú (*Volatinia jacarina*)**

Orientadora: Dra. Regina Helena Ferraz Macedo

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília para a obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Brasília, Distrito Federal

2019

AGRADECIMENTOS

Tudo o que se ergue na vida se faz junto aos braços dos que nos apoiam, e dos passos de quem caminha conosco. Por isso, gostaria de agradecer muito a todos os que acreditaram e me estimularam a seguir em frente, especialmente quando a estrada foi difícil.

A toda minha família, minhas origens. Em especial minha mãe, Elizabeth, que foi quem acreditou em mim primeiro. Que me ensinou a cuidar das plantas e dos bichos. E que me fez crer que era possível sair lá de longe de uma estradinha de terra batida e vir parar numa Universidade para estudar esses bichinhos bonitos. Às canções sobre pássaros da minha avó Nena e bisavó Iaiá – me admira até hoje quantos nomes de aves a minha Iaiá sabia. Dedico esta também à memória do meu avô – nunca imaginei que uma figura agora espiritual/simbólica pudesse me dar tanta força!

Agradeço imensamente a paciência e a experiência dos professores e pesquisadores que permitiram a elaboração deste trabalho:

À minha orientadora, Regina Macedo, por ter me inspirado tanto enquanto exemplo de pessoa e profissional. E que, com empatia e assertividade, me fez ter coragem e seguir em frente com o trabalho. E também por seus momentos ‘frases de sabedoria’, dos quais marcou o trecho do poema de Gonçalves Dias: “*a vida é combate, que os fracos abate; que os fortes, os bravos, só pode exaltar*”.

À Lílian Manica, que gentilmente cedeu seus dados, e por me receber em seu laboratório na UFPR e me mostrar os primeiros rumos a seguir neste trabalho.

E ao Pedro Diniz, por ser esse cara incrível e paciente com as perguntas mais tolas, e por também ter cedido parte dos dados e ter me auxiliado com as técnicas bioacústicas e estatísticas mesmo a distância.

Agradeço também a todas as flores e pássaros no meu caminho: pessoas queridas e amadas, amigos e colegas de laboratório, de pós-graduação, de congressos, etc, que me acompanharam por esse período como mestrando. Stefan, por tanto apoio e companheirismo, e por me estimular a crescer e a batalhar pela vida. Manu e Larissa, por estarem sempre presentes e entenderem que mestrado dá muita fome (risos). Letícia, que me traz tanta alegria naquela fala de povo de rio mato-grossense (o café “gurmê” que você me deu foi combustível desta dissertação). Carlinha, que colocou muita luz nesse meu caminho, me mostrando que as coisas são mais simples do que parecem. A todos os meus amigos com quem tive conversas sobre a natureza e os além-mundos. Também aos meus amigos da graduação, que me apoiaram muito nos momentos de reviravolta entre a graduação e a pós, e às várias outras pessoas marcantes que a Pós me trouxe e que sempre me estimularam a persistir na beleza da ciência. Agradeço também ao Carlos, que sempre me lembrou da importância de beber bastante líquido, em campo e fora dele, e também me ajudou com as figuras. E à Lia, que me ensinou tanta coisa no campo, e me encorajou desde o começo a seguir com o mestrado.

Aos amigos de apê, que tiveram tanta compreensão em fazer do nosso canto um lugar verde e tranquilo. Em particular ao Flávio, que também conversou várias vezes comigo sobre as encruzilhadas do R, e sobre ideias da dissertação. E, é claro, a minha filhinha de quatro patas, Joana, que me manteve sempre em movimento ao cuidar dela e ao reorganizar os destroços do apartamento (risos). Mas que também me fez companhia em todos os momentos de análises de dados e de escrita da dissertação.

Agradeço também aos professores e equipe do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, e à CAPES pelo financiamento e bolsa, sem o qual esse mestrado não seria possível.

E agradeço, por fim, aos professores que aceitaram participar da banca e contribuir com este trabalho: o Prof. Dr. Ricardo Machado, que também foi quem abriu as primeiras portas para mim no trabalho com aves e com bioacústica, o Prof. Dr. Raphael Igor Dias, e o Prof. Dr. Miguel Marini.

RESUMO

O aprendizado do canto por imitação nas aves propicia uma interessante janela de variação evolutiva no processo de comunicação acústica. Por meio de transmissão cultural dos elementos da vocalização, os indivíduos exibem plasticidade e variação nos seus cantos, bem como podem incorporar características sonoras dos seus vizinhos e formar dialetos geográficos. Em contraste, um canto altamente consistente e estereotípico pode maximizar o alcance e percepção do sinal por conspecíficos, facilitar a manutenção de territórios, e prover informações sobre a qualidade dos machos às fêmeas. Com base nesse entendimento, este trabalho investigou os elementos do canto do tiziu (*Volatinia jacarina*), um passeriforme neotropical, em busca de evidências de consistência, variação e formação de dialetos. Com dados de quatro estações reprodutivas (2008-2012), correlações de espectrogramas e métricas acústicas foram utilizadas para mensurar a variação e repetibilidade do canto ao longo de três janelas de tempo: em um mesmo dia, em dias diferentes, e estações reprodutivas diferentes. Também foram usados os dados georreferenciados dos territórios de exibição dos machos para testar o efeito da distância sobre a correlação entre cantos de diferentes indivíduos, e verificar a eventual presença de dialetos regionais. Os resultados demonstraram uma alta consistência de canto nas janelas temporais mais curtas, com variação gradual conforme o aumento dos intervalos de tempo. Também se destacou a elevada repetibilidade de algumas métricas de canto, possivelmente resultantes de elementos de restrição evolutiva derivada dos *trade-offs* com os outros componentes do *display* multimodal da espécie. Foi possível rejeitar a hipótese de presença de efeito da distância e consequente formação de dialetos no canto. Os resultados do presente estudo reforçam a ideia de que, indivíduos que investem fortemente na defesa de territórios e atração de parceiros tendem a possuir cantos altamente consistentes e individualizados, contudo, mesmo esses cantos podem apresentar plasticidade entre estações reprodutivas.

Palavras-chave: comunicação acústica; consistência de canto; dialetos; plasticidade; compartilhamento de canto.

ABSTRACT

The process of song learning by imitation in songbirds opens an interesting window for evolutionary variation in acoustic communication. The cultural transmission of elements furnishes the possibility for individual song plasticity and variation, admitting incorporation of vocal characteristics from neighboring birds, thus possibly forming geographical dialects. In contrast, highly consistent, stereotypical songs provide optimal range and conspicuity to conspecifics and allow females to access information about male quality. Based on these concepts, in this study I explored the song of the blueblack grassquit (*Volatinia jacarina*), a Neotropical passerine, to evaluate consistency, variation and dialect formation. Using data from four breeding seasons (2008-2012), I used spectrogram cross-correlations and extracted acoustic metrics to test for song variation and repeatability in three distinct time lapses: same day, different days, and different breeding seasons. I also used GPS locations of male territories to test the effect of distance on inter-individual cross-correlation values, and thus determine whether regional dialects might occur. Results show high consistency values across shorter time spans, but gradual variation across longer time periods. Results point toward high indexes of repeatability of some acoustic measurements, which are possibly the result of evolutionary constraints due to trade-offs with other elements in the species' multimodal display. Evidence of dialect formation could not be demonstrated. These findings reinforce the idea that species which invest heavily in territorial defense and mate attraction tend to possess highly consistent and individualized songs, however, even those songs may display plasticity between breeding seasons.

Keywords: acoustic communication; dialects; plasticity; song consistency; song-sharing.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	8
1.1. Consistência e estereotipia de canto	10
1.2. Variação geográfica e compartilhamento de canto	11
1.3. Objetivo geral e hipóteses	13
2. MÉTODOS	14
2.1. Espécie de estudo	14
2.2. Área de estudo e procedimentos gerais	15
2.3. Análises acústicas.....	16
2.4. Análises estatísticas.....	17
3. RESULTADOS	19
3.1. Consistência e repetibilidade de canto	19
3.2. Variação espacial e compartilhamento de canto	20
4. DISCUSSÃO.....	21
5. CONCLUSÃO	26
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	27

1. INTRODUÇÃO

Dentre as formas de sinalização entre as espécies, a comunicação sonora é uma das mais efetivas (Catchpole, 2003). Apesar do seu custo energético elevado (Eberhardt, 1994; Gil & Gahr, 2002) e o risco de atrair predadores, a sinalização acústica oferece vantagens que suplantam seus custos. É capaz de cobrir longas distâncias, ser percebida sob quaisquer condições de luminosidade por múltiplos receptores – sejam conspecíficos ou heteroespecíficos – e, ainda, permitir que o emissor mantenha sua localização oculta (Catchpole, 2003). As evidências das múltiplas vantagens evolutivas para a comunicação sonora intra e interespecífica estão presentes tanto em vertebrados quanto em invertebrados. Contudo, o canto das aves se destacou aos ouvidos humanos ao longo da história possivelmente devido às suas características similares às da música (Baptista & Keister, 2005). De fato, o canto das aves apresenta algumas similaridades com a musicalidade humana, uma vez que está sujeito a padrões culturais e regionais, porém, dentre as várias funções conhecidas, talvez as mais importantes sejam a atração de parceiros e defesa territorial (Gil & Gahr, 2002).

Alguns dos cantos mais complexos pertencem a aves da ordem Passeriforme. Dentro dessa, duas subordens de pássaros diferem em tamanho de repertório, complexidade e desenvolvimento do canto: (i) os Oscines (em inglês, denominados *songbirds*, i.e. literalmente aves canoras) e (ii) os Suboscines. Em ambos os grupos encontramos exemplos de cantos muito simples e cantos elaborados (Batista & Trail, 1992). No entanto, os Suboscines se caracterizam por desenvolverem seu canto independentemente da exposição aos seus conspecíficos (Kroodsma, 1984), portanto, mesmo em casos de isolamento ou falhas auditivas, os indivíduos desenvolvem o canto natural da espécie. Em contrapartida, os Oscines aprendem seu canto, o que resulta em modificações nas vocalizações e na elaboração do repertório numa escala temporal mais

curta (Kroodsma & Pickert, 1984). O processo de aprendizado, no entanto, impõe uma série de restrições fisiológicas, ambientais e culturais (Podos, 1996) durante a chamada fase sensível, em que os filhotes são expostos ao canto dos adultos.

Os ninhegos, ao eclodirem de seus ovos, possuem uma base genética capaz de codificar um canto padrão para a espécie, que Marler (1970) chamou de molde auditivo (i.e. *auditory template*). Durante um período crítico (entre 10 e 50 dias de vida), o molde predispõe os indivíduos jovens a copiarem o canto da própria espécie. O molde também serve como um limitador do tipo de vocalização passível de ser imitada, levando à rejeição de estímulos incorretos (e.g. cantos de outras espécies). Estudos subsequentes apontaram que indivíduos jovens de algumas espécies eram capazes de aprender cantos heteroespecíficos mesmo na presença do canto de sua própria espécie (Baptista & Petrinovich, 1984; Clayton, 1987; Slater, 1989). Para isso, precisariam interagir socialmente com um tutor de maneira adequada (Batista & Petrinovich, 1984). Caso os indivíduos imaturos apenas ouçam o tutor, ainda tenderão a produzir elementos produzidos pelo pai, porém, se houver interação tanto auditiva quanto visual com o tutor, os jovens reproduzirão o canto deste em detalhe (Slater, 1989). Não são raros, porém, os casos em que os indivíduos reproduzem cantos mesmo na ausência de um tutor biológico, imitando e aderindo também cantos que ouviram em *playbacks* (Podos, 2018).

Em casos mais extremos, aves como os estorninhos (*Sturnus vulgaris*; Família Sturnidae) e mimídeos (e.g. *Mimus polyglottos*; Família Mimidae) apresentam menor rigidez com relação aos tutores que escolhem, e copiam vários cantos de outras espécies. Em algumas espécies da Família Menuridae (e.g. *Menura novaehollandiae*), indivíduos imitam até mesmo ruídos ambientais e antrópicos (Kroodsma, 1984). Machos de *Molothrus ater*, uma espécie que parasita ninhos, desenvolvem cantos

similares aos da espécie hospedeira (King & West, 1983). E, ainda, turdídeos da espécie *Luscinia megarhynchos* desenvolvem elementos diferentes de qualquer modelo de canto aos quais foram expostos, isto é, inventam (Kroodsma *et al.*, 1999; Hughes *et al.* 2002).

1.1. Consistência e estereotipia de canto

Embora exista um gradiente de complexidade e repertórios de cantos dentre as aves, há também nesse grupo cantos extremamente simples e repetitivos (Baptista & Trail, 1992). Mesmo os machos de espécies que possuem variados repertórios tendem a repetir exaustivamente um mesmo tipo de canto antes de alternar para o próximo (Price, 2013).

Uma das razões evolutivas para a ocorrência de cantos simples e repetitivos é o aumento da detectabilidade dos cantos estereotípicos. Um canto conspícuo e facilmente detectável favorece as tentativas de atrair potenciais parceiros reprodutivos e repelir rivais (Botero *et al.*, 2009). Machos emissores de sinais redundantes aumentam a probabilidade de detecção pelas fêmeas, e essas, por sua vez, obtêm oportunidades adicionais para escolherem machos de melhor qualidade. Isso porque repetir um sinal com alta precisão é presumivelmente mais difícil do que repeti-lo com variações; dessa forma, a consistência do sinal é capaz de prover às fêmeas informações úteis acerca das habilidades do macho (Price, 2013). Por exemplo, na espécie *Mimus gilvus* foi encontrada uma relação direta entre a idade de indivíduos e a consistência do canto, e isso também estava relacionado positivamente com posições hierárquicas elevadas e maior sucesso reprodutivo (Botero *et al.* 2009). De modo semelhante, indivíduos de *Parus major* respondem mais agressivamente a cantos mais consistentes (Rivera-Gutierrez *et al.*, 2010). De forma mais geral, a performance vocal consistente também está associada com taxas mais altas de fertilização extra-par (Byers 2009).

1.2. Variação geográfica e compartilhamento de canto

O compartilhamento do canto e a formação de dialetos são consequências naturais do aprendizado por imitação em aves (Podos & Warren, 2007). Tal fenômeno pode ocorrer em escalas microgeográficas – entre vizinhanças de aves capazes de interação – ou macrogeográficas, quando populações são separadas por grandes distâncias e existe algum efeito de isolamento (Catchpole & Slater, 2003).

Quando a espécie tem apenas um único tipo de canto, é comum que este possua elementos similares aos dos outros membros da vizinhança. Quando repertórios mais extensos são presentes, indivíduos podem compartilhar diversos ou mesmo todos os cantos (Catchpole & Slater, 2003). Por exemplo, indivíduos de *Vidua chalybeate* possuem em média 20 cantos, todos compartilhados entre os vizinhos (Payne, 1985).

As variações no canto podem derivar tanto de características do ambiente, quanto de interações sociais e transmissão cultural. Quando as variações de canto decorrem primariamente das propriedades de propagação sonora de cada localidade (Morton, 1975; 1986), encontramos microdialetos entre populações de uma mesma espécie vivendo em ambientes diferentes (e.g. altitudes distintas, quantidade de cobertura vegetal, ruído) (Kirscher *et al.*, 2009). Contudo, especialmente nos casos em que há aprendizado do canto – ou seja, há imitação oriunda da observação e interação com outros membros do grupo – é mais provável que as características do canto sejam transmitidas culturalmente entre vários indivíduos, inclusive entre populações ou gerações (Heyes & Galef, 1996). Assim, os dialetos de canto podem servir tanto como evidência de diversificação de espécies quanto de motor para diversificação, atuando como um sistema cultural de evolução e transmissão de caracteres (Petrinovich *et al.*, 1981; Baptista & Trail, 1992; Podos & Warren, 2007).

Conforme já mencionado, há entre as aves uma preferência em reproduzir os chamados da própria espécie, rejeitar sinais de heteroespecíficos (Marler, 1970) e reter elementos do canto paterno na ausência de interação visual e social com outros tutores (Clayton, 1987). Isso resulta numa possibilidade interessante, que é o compartilhamento de canto por indivíduos de parentesco próximo. Assim, o canto serve como uma ferramenta de reconhecimento de parentesco, levando as fêmeas a selecionarem parceiros com cantos divergentes, e os machos a, possivelmente, cooperarem com indivíduos de cantos similares (Slater, 1989).

O compartilhamento de canto entre indivíduos, ainda que não aparentados, proporciona diversas outras vantagens. Ao imitar o canto de vizinhos mais velhos, machos jovens e recém-estabelecidos em um território podem se passar por indivíduos mais experientes naquele território e, dessa maneira, obterem aumento nas suas chances de pareamento e reprodução (Payne, 1983) ou diminuir a resposta agressiva de machos locais, direcionada a imigrantes (Wilson & Vehrencamp, 2001). De modo semelhante, o compartilhamento de canto com vizinhos também pode estar conectado ao estabelecimento e ao tempo de manutenção do território (Beecher *et al.*, 2000).

A relação inversa, isto é, indivíduos possuem cantos mais similares aos de indivíduos mais distantes do que aos dos seus vizinhos, pode ser explicada por pelo menos dois fenômenos: (1) os períodos de aprendizado e dispersão do canto, e (2) a diminuição dos custos para o estabelecimento de territórios (Slater, 1989). A primeira explicação é de que, em algumas espécies, seria possível que as aves aprendessem seu canto antes da dispersão e depois pouco variarem após dispersarem para longe e estabelecerem territórios. Na segunda instância, há uma economia nos custos de interação agonística entre machos da vizinhança, que tendem a responder mais agressivamente a cantos similares aos seus, portanto, os machos obtêm maior vantagem

ao se estabelecerem próximos a indivíduos de cantos diferentes (Beecher & Campbell, 2005; Vehrencamp, 2001).

1.3. Objetivo geral e hipóteses

No presente trabalho, foi usado o Tiziu (*Volatinia jacarina*) como espécie modelo para avaliar a consistência e repetibilidade de canto, com base no arcabouço teórico apresentado. Para tanto, os objetivos do presente trabalho são: (a) mensurar a consistência e repetibilidade de cantos estereotípicos, (b) testar se estes se conservam ou se sofrem alterações com o passar das estações reprodutivas, e (c) verificar se existe formação de padrões de agregação entre indivíduos, i.e., se os indivíduos evitam se estabelecerem nas proximidades de outros cujo canto é similar, ou se, ao invés, se forma agrupamentos de indivíduos com cantos semelhantes, isto é, se há vizinhanças de canto.

Nesse sentido, minha primeira hipótese é que os cantos de um mesmo indivíduo apresentem altos valores de correlação acústica e similaridade de métricas acústicas, e que esses valores sejam mais elevados quanto menor o intervalo de tempo entre repetidas gravações. Em contraste, tais cantos exibirão baixos valores de correlação e similaridade com os cantos de outros indivíduos. Uma segunda expectativa, em conformidade com as vantagens providas pela variação do canto em aves, já discutidas, é que o canto se mantenha consistente durante uma mesma estação reprodutiva, mas apresente variações nas comparações entre estações reprodutivas diferentes. Essa expectativa deriva da suposição de que a fidelidade de canto de um indivíduo seja alvo de avaliação de fêmeas, mas que isso ocorra de forma intensiva por períodos que correspondem a não mais que uma estação reprodutiva.

Minha segunda hipótese, acerca da variação espacial dentre vizinhanças de canto, é de que os indivíduos apresentem uma distribuição dispersa com relação à

similaridade de seus cantos, isto é, exista uma menor similaridade no canto de indivíduos estabelecidos em territórios vizinhos. Dessa forma, as predições são de que os índices de correlação e similaridade das métricas acústicas decrescerão quanto menor a distância entre os territórios. Similarmente, também deve existir uma maior dissimilaridade entre cantos de indivíduos situados em territórios mais agregados do que entre aqueles de territórios isolados.

2. MÉTODOS

2.1. Espécie de estudo

O tiziu (*Volatinia jacarina*, Thraupidae, Aves) se apresenta como um modelo ideal para o estudo de consistência e estereotipia do canto por emitir uma única vocalização monossilábica durante seu display. Embora simples e curto, seu canto possui grande variedade de elementos (e.g. trilos ou vibrações, arabescos e modulações isoladas) com grande variação interindividual (i.e. indivíduos da espécie apresentam cantos bastante distintos um dos outros), o que permite a identificação dos indivíduos e, possivelmente, se falar em assinaturas vocais individuais (Fandiño-Marino & Viellard, 2004).

O seu sistema de reprodução é caracterizado por monogamia social, altas taxas de fertilização extrapar, e cuidado biparental da prole (Almeida & Macedo, 2001; Diniz *et al.*, 2015). Fora das estações reprodutivas, todos os indivíduos são amarronzados e com o peito branco estriado (Sick, 2001). Os machos, porém, adquirem uma cobertura preto-azulada iridescente e manchas brancas subaxilares durante o período reprodutivo. A qualidade da coloração nupcial desempenha um papel importante no processo de seleção sexual e está ligada ao aumento das chances de fertilização extra-par (Macedo *et al.*, 2012; Diniz *et al.*, 2015).

A espécie é migratória e forma pequenos territórios (13 a 72 m²) com distribuição agregada ou isolada (Almeida & Macedo, 2001) durante a estação chuvosa (entre outubro e maio) em áreas savânicas abertas, naturais ou modificadas. A agregação dos territórios está relacionada com a disponibilidade de sementes de gramíneas na área (Dias *et al.*, 2009). A presença de vegetação herbácea alta também é determinante por prover cobertura para seus ninhos (Aguilar *et al.* 2008), e ampla exposição à luz solar, o que otimiza a exposição de sua plumagem iridescente durante as exibições ou *displays* (Sicsú *et al.* 2013). O *display* é composto de voos curtos verticais durante os quais executam uma rotação do corpo, exibindo as penas brancas sob as asas (Manica, 2014; 2016) – durante os quais emitem uma vocalização curta e persistente.

2.2. Área de estudo e procedimentos gerais

Os dados acústicos do presente estudo foram coletados em duas áreas pertencentes à Universidade de Brasília: a (1) Fazenda Água Limpa (FAL) (15°56'S, 47°56'W; dados cedidos por Lílian T. Manica), situada dentro da Área de Proteção Ambiental Gama e Cabeça de Veado (APA – Gama e Cabeça de Veado) a 28 km de Brasília-DF; e o (2) Arboreto (15°44'S, 47°52'W, dados cedidos por Pedro Diniz), localizado no Campus da universidade, e parte da APA do Lago Paranoá.

Os dados da FAL correspondem a três estações reprodutivas: (I) 2008-2009, (II) 2009-2010 e (III) 2010-2011. A quarta estação reprodutiva (IV) corresponde aos dados de 2011-2012 obtidos no Arboreto. A área da FAL se situa na transição entre um pomar abandonado e um ambiente de cerrado alterado. A do Arboreto consiste de um fragmento de cerrado dentro de uma matriz urbana. Ambas as áreas se caracterizam pela predominância de gramíneas altas e arbustos, típicas de estágios sucessionais primários, onde os tizius obtêm cobertura necessária para nidificarem (Aguilar *et al.*, 2008).

Os cantos foram gravados com equipamentos *Marantz PMD 660* (precisão de 16 bits e taxa de amostragem de 44.1 Hz) e microfones *Sennheiser K6/ME66* unidirecional ou *Sennheiser K6/ME62* omnidirecional. As gravações foram identificadas conforme as anilhas numeradas permanentes cedidas pelo CEMAVE e as anilhas plásticas coloridas de cada indivíduo, e a data de gravação.

2.3. Análises acústicas

Todas as vocalizações foram analisadas com o software *Raven Pro 1.5*. (Bioacoustics Research Program, 2014). Os indivíduos escolhidos possuíam no mínimo duas gravações no mesmo dia (N = 42 indivíduos), e foi determinado ainda quais delas pertenciam a estações reprodutivas diferentes (I = 26, II = 12, III = 16, IV = 10).

Antes das análises, os arquivos dos cantos foram filtrados com o *Batch Band Filter* seguindo o método empregado por Diniz *et al.* (2015), de modo a serem removidos automaticamente os registros abaixo de 2kHz e acima de 13kHz, e ser excluído parte do ruído de fundo, porém, preservando os limites de frequência típicos do canto do tiziu (Fandiño-Marino & Vielliard, 2004). Também foram excluídas dos cantos selecionados as respectivas notas introdutórias (Dias, 2009). Os sonogramas selecionados foram submetidos a dois diferentes métodos de medida de consistência: (1) análises de correlação cruzada de espectrogramas, e (2) análises acústicas de repetitividade, segundo metodologia adaptada de Zsebor *et al.* (2017). Escolhi dois métodos distintos para fins de complementariedade das análises, como feito anteriormente por Cramer (2013).

Selecionei cinco sonogramas por indivíduo com a melhor relação entre intensidades de sinal e ruído para cada indivíduo/dia. As seleções foram submetidas a dois tipos de correlação cruzada de espectrogramas no Raven Pro 1.5 (Blackman

window, 256 samples, 80,1% overlap) (e.g. Manica *et al.*, 2014, Diniz *et al.*, 2015): (1) intraindividual, i.e., gravações do mesmo indivíduo em dias e estações reprodutivas diferentes (N = 32), e (2) interindividual, i.e., gravações de diferentes indivíduos na mesma área e estação reprodutiva (N = 20). Também foram extraídas as seguintes métricas para cada sonograma: (a) Delta Tempo, (b) Frequência 5%, (c) Frequência 95%, (d) Frequência Central, (e) Frequência de Pico e (f) Largura de Banda. Os dados de georreferenciamento dos ninhos de indivíduos, identificados conforme suas anilhas (CEMAVE e coloridas), foram utilizados para realizar a comparação de cantos e distância entre territórios.

2.4. Análises estatísticas

Para comparar a consistência de canto nas três classes de tempo (i.e. mesmo dia, entre dias, entre estações), executamos modelos lineares mistos (LMM) na plataforma R versão 3.2.4 (The R Foundation for Statistical Computing, 2016), utilizando o pacote *lme4* (Bates *et al.* 2014). Foi verificada qual a influência das variáveis explanatórias: classes de tempo (mesmo dia, entre dias, entre estações), estação reprodutiva e área de estudo (FAL e Arboreto) sobre a variável resposta: o valor de similaridade da análise de *cross-correlation*. Em seguida um teste de Shapiro-Wilk foi utilizado para verificar a normalidade dos dados, e um teste de qui-quadrado de Wald Tipo II, para testar a significância das variáveis explanatórias. O método de Tukey (pacote LSmeans; Lenth, 2016) também foi empregado para analisar as comparações múltiplas entre cada classe de tempo (i.e., mesmo dia, entre dias e entre estações). Além disso, a multicolinearidade entre variáveis explanatórias foi verificada utilizando o comando *vif*.

Procedimentos similares foram aplicados para a Análise de Repetibilidade de cada uma das métricas acústicas (ver em Análises acústicas) utilizando o pacote *rptR*

(Stoffel *et al.*, 2017). Cada classe de tempo (mesmo dia, entre dias, entre estações) foi incluída separadamente num modelo linear misto univariado (pacote *lme4*, Bates *et al.* 2014) assumindo uma distribuição de dados Gaussiana. Em seguida, os cálculos de repetibilidade seguiram os procedimentos descritos em Szebök *et al.* (2017).

Ao comparar os valores de correlação entre indivíduos de áreas de estudo diferentes, foi construído um modelo linear misto para verificar se valores de correlação cruzada de espectrogramas (*xcor*) entre indivíduos de uma mesma população diferiam daqueles de indivíduos de populações distintas. Comparei os índices de correlação entre os indivíduos da FAL assim como entre indivíduos da FAL e os do Arboreto. Para tanto, usei a variável resposta: *xcor*. As variáveis preditoras foram: tipo de comparação (Arboreto x FAL; FAL x FAL) e intervalo (em dias) entre as gravações dos dois indivíduos. Como as medidas se referem sempre à comparação entre dois machos, incluí como variáveis aleatórias as identidades de cada um dos dois machos. Os tamanhos amostrais foram: 98 comparações de valores médios de correlação cruzada entre populações (i.e. FAL e Arboreto); 190 comparações entre indivíduos da FAL; 7 machos do Arboreto e 20 machos da FAL. Foi usado um teste de razão de verossilhança para testar a significância do tipo de comparação.

Para a relação entre os valores de correlação cruzada dos cantos e as distâncias de território em uma mesma população (FAL) foram realizadas duas análises: (1) Teste de Mantel que compara matrizes de similaridade; e (2) modelo linear misto. No teste de Mantel, a matriz de valores de correlação cruzada foi correlacionada com a matriz de distância espacial entre machos (i.e., ninhos identificados por meio de indivíduos anilhados) da FAL, utilizando a correlação de Pearson (N = 20 machos). O modelo linear misto também foi construído para investigar essa relação. Para esse modelo a variável resposta foram os valores de *xcor* e as variáveis preditoras foram: distância (m)

entre territórios e intervalo (em dias) entre as gravações dos dois indivíduos. As variáveis aleatórias do modelo foram as identidades de cada um dos machos em comparação. O tamanho amostral para essa análise foi de 190 comparações envolvendo 20 indivíduos. Utilizei o teste de razão de verossilhança para testar a significância da distância espacial.

Para avaliar se os cantos dos indivíduos se distribuíam de forma agregada ou dispersa, ou seja, se refletiam algum padrão geográfico, utilizei as métricas acústicas e uma Autocorrelação Espacial (índice de Moran). Antes da análise, computei a média de cada parâmetro para cada indivíduo. A análise foi realizada separadamente para cada métrica acústica.

3. RESULTADOS

3.1. Consistência e repetibilidade de canto

Os resultados obtidos corroboram uma alta repetitividade geral do canto do tiziu, e altos valores de correlação intraindividual. Tais valores apresentam uma queda gradual nos índices de correlação para cantos dos mesmos indivíduos, gravados em dias diferentes e, em especial, em estações distintas. Foram obtidos altos valores médios de correlação para os cantos gravados no mesmo dia ($\text{lsmean} \pm \text{SE} = 0,756 \pm 0,026$; $N = 30$ indivíduos), sendo que o índice (1,000) indica que os sonogramas são idênticos. No entanto, os valores de correlação caíram tanto para comparações entre dias diferentes ($\text{lsmean} \pm \text{SE} = 0,626 \pm 0,026$; $N = 35$ indivíduos), quanto para comparações entre estações diferentes ($\text{lsmean} \pm \text{SE} = 0,439 \pm 0,047$; $N = 21$ indivíduos) (Figura 1). Cabe notar que as alterações detectadas nas análises estatísticas são perceptíveis visualmente nos sonogramas de alguns indivíduos. Embora anteriormente classificados como cantos de sílaba única, ressalto a presença característica de ao menos três elementos, ou

subsílabas, passíveis de alteração. Em alguns casos registrados, a alteração da subsílaba é perceptível visualmente (Figura 2).

Similarmente, obtivemos resultados significativos para todas as métricas na Análise Acústica de Repetitividade. Duração do canto, frequência 5% (Figura 3), frequência 95% (Figura 4a), frequência central e largura de banda (Figura 5) apresentaram valores elevados de Repetibilidade, particularmente para gravações de Mesmo Dia (Tabela 1). Frequência de Pico (Figura 4b) se mostrou exceção, com valores mais baixos de Repetibilidade ($R < 0.5$) (Tabela 1) e seguindo uma leve tendência ascendente. Duração do Canto e Frequência 5% podem ser consideradas as métrica mais consistentes, repetitiva e estáveis ($R > 0.8$) para todas as classes de tempo: mesmo dia, entre dias e entre estações reprodutivas (Tabela 1). Duração do Canto (Figura 3a), Frequência 95% (Figura 4a) e Largura de Banda (Figura 5b) apresentaram tendência de uma leve queda com o tempo, a exemplo dos valores de correlação. Porém, diferentemente destes, os intervalos de confiança dos valores de repetibilidade são sobrepostos, por isso não é possível afirmar que há diferença significativa entre as janelas de tempo.

3.2. Variação espacial e compartilhamento de canto

Não foi encontrada variação nos valores médios de correlação cruzada de espectrogramas quando comparamos indivíduos “entre populações” e “na mesma população” ($\chi^2 = 0,72$, $P = 0,40$; Médias \pm SD: Arboreto x FAL = $0,25 \pm 0,14$; FAL x FAL = $0,24 \pm 0,13$) (Figura 6).

Também não houve correlação entre as matrizes dos valores de correlação cruzado de cantos e distâncias entre indivíduos (teste de Mantel, $r = 0.06$, $p = 0.34$, $n =$

20 machos). A distância espacial também não explicou a variação nos valores de $xcor$ (modelo linear misto, teste de razão de verossimilhança, $\chi^2 = 1,15$, $P = 0,28$) (Figura 7).

Os valores de correlação espacial observados não foram maiores que o esperado ao acaso para nenhum dos parâmetros analisados, indicando a ausência de padrões de distribuição (Tabela 1).

4. DISCUSSÃO

O canto do tiziu é caracterizado por inúmeras repetições de sílabas aparentemente idênticas, emitidas concomitantemente com um display de voo. Por conta dessa característica comportamental, os altos valores de correlação entre cantos e repetibilidade de métricas acústicas para o mesmo indivíduo obtidos nas análises se encontram dentro das expectativas. Isso está de acordo com o entendimento que a consistência da performance no *display* sexual é um atributo sujeito a seleção sexual que, por sua vez, fornece informações relevantes acerca da qualidade do macho (Botero, 2009; Price, 2013).

No caso do canto, uma performance consistente se traduz na fidelidade do sinal que é emitido múltiplas vezes (Podos *et al.*, 2009). Essa proposição se mostrou verdadeira para o tiziu. Os valores de correlação foram particularmente altos para gravações de um mesmo indivíduo ao longo de um mesmo dia, confirmando a expectativa de que os cantos emitidos por machos dessa espécie se manteriam consistentes ao menos em curtos intervalos de tempo. Contudo, os valores médios de correlação foram gradativamente menores para janelas de tempo mais extensas (i.e., em dias diferentes de uma mesma estação reprodutiva e em estações diferentes). Dessa forma, aceitamos a nossa hipótese alternativa de que os indivíduos apresentariam plasticidade no canto ao longo de períodos mais longos de tempo.

Várias instâncias são associadas à mudança do canto das aves, dentre influências ligadas à história de vida e fisiologia dos animais, e influências decorrentes do ambiente no qual interagem. Em sua revisão, Kipper e Kiefer (2009) consideram que a plasticidade no canto dos adultos é um fenômeno difundido, pois, apesar de várias características do canto serem conservadas com o tempo, algumas métricas mudam gradualmente a cada ano de vida dos animais. Esse fenômeno pode ser, dentre outras razões, decorrente da experiência e prática do canto. Por exemplo, indivíduos mais velhos de *Mimus gilvus* emitem cada uma de suas sílabas de canto com mais consistência que os jovens, e seu canto também se torna mais consistente em resposta à dominância social e sucesso reprodutivo (Botero *et al.*, 2009). O canto também pode ser modificado em resposta a características acústicas ambientais a partir de ajustes nas métricas como frequência e amplitude, permitindo com que o som se propague de maneira mais eficiente conforme a estrutura de cada ambiente (Nemeth *et al.*, 2013). Restrições alimentares e alterações hormonais dos indivíduos são outra causa de mudança no canto (Risthard & Brumm, 2012). E mesmo entre os suboscines, cujo canto é considerado menos flexível pela menor influência do aprendizado, já foi registrada variação temporal, e.g., cantos atípicos já foram registrados para tiranídeos da espécie *Contopus cooperi* no meio de sua temporada reprodutiva, e um retorno ao canto estereotípico ao término da mesma (Robertson *et al.*, 2009)

Em outros casos, a consistência de certos comportamentos e características do canto pode ser dependente de contextos ambientais e temporais (Zsebok *et al.*, 2017). Isso é particularmente relevante no caso do nosso estudo, visto que os tizius migram após o término da estação chuvosa, e, ao regressarem, não mantêm os mesmos territórios em relação à temporada reprodutiva anterior. Nenhum dos indivíduos estudados por mais de uma estação reprodutiva ocupou o mesmo território com relação

ao ano anterior, e pelo menos um dos indivíduos alterou seu território de nidificação dentro da mesma estação. A seleção sexual por uma alta repetibilidade de canto em períodos extensos é provavelmente mais fraca, pois a cada estação reprodutiva o macho estará exposto a fêmeas diferentes, que já não tem como referência um modelo prévio de canto para realizar comparações. Dessa forma, a espécie pode estar alterando seu sinal frente às condições ambientais e populacionais presentes como, por exemplo, os diferentes níveis de interações agonísticas com seus conspecíficos (Gil & Gahr, 2002; Hof & Podos, 2013) ou fêmeas novas a cada nova estação. Esse último fator pode ser particularmente relevante visto que os indivíduos estabelecem territórios de maneira mais ou menos agregadas conforme a disponibilidade de alimento (e.g. Dias *et al.*, 2009; Manica *et al.*, 2014).

De modo geral, o padrão observado neste estudo foi que os tizius apresentam uma alta consistência do canto numa janela temporal dentro da mesma estação reprodutiva, mas que podem existir variações no canto em intervalos de tempo mais longos. Contudo, alguns resultados referentes a repetibilidade das métricas chamam a atenção. A repetibilidade da Duração do Canto, por exemplo, teve valores bastante elevados e pouco variáveis (com leve tendência descendente) em todas as janelas de tempo estudadas. Nossos resultados para essa métrica são muito altos mesmo levando em consideração os padrões apresentados por Zsebok *et al.* (2017), que consideraram valores significativos de $R > 0.25$ como indicativos de uma repetibilidade alta. Isso sugere que essas métricas em particular podem estar sendo submetidas a maiores pressões de seleção em prol de sua conservação. Isso pode se dar devido às restrições evolutivas (*evolutionary constraints*) decorrentes da relação conflitante (*trade-offs*) entre os vários outros elementos da exibição multimodal da espécie.

Já é conhecido que a duração do canto do tiziu correlaciona-se positivamente com a altura do salto (Manica *et al.*, 2016), e a pouquíssima variação dessa e das outras métricas analisadas neste estudo reforça a ideia de restrições evolutivas decorrente dos diferentes custos de manutenção de cada elemento do display (vide Podos *et al.*, 1996; Gil & Gahr, 2002; Taff *et al.*, 2012). Nesse caso, o máximo período de tempo que um indivíduo pode emitir seu canto está limitado pela altura máxima que pode saltar. Assim também, os atributos físicos que conferem vigor e altura de salto, além da plumagem iridescente, são selecionados em detrimento da complexidade e extensão tanto do canto quanto do repertório vocal. Em outras palavras, é possível que as forças de seleção sobre o display do tiziu tenha como consequência a produção de cantos extremamente curtos, pois a duração do canto estaria estritamente amarrada à duração do próprio salto, que é determinada pela sua altura. Esse tipo de *trade-off* também foi observado em *Melospiza melodia*, em que evolução da ornamentação do canto sofre pressão seletiva negativa decorrente da seleção de características que melhoram a coordenação de movimentos e a percepção espacial (Sewall *et al.*, 2013).

Existem outras instancias de variação em parâmetros do canto em função da performance vocal (revisado em Podos *et al.* 2009). Em vários dos casos mencionados, métricas, como a frequência absoluta ou mesmo a duração do canto, são variáveis em prol da manutenção de uma taxa de canto constante. Um canto repetitivo e consistente, por sua vez, pode ser uma ferramenta-chave em certos aspectos da vida das aves, garantindo a manutenção de territórios e um maior sucesso reprodutivo e (e.g. Vallet *et al.*, 1998; Botero *et al.*, 2009; Price, 2013). Portanto, as limitações físicas e fisiológicas impostas pela performance gerarão variações nos parâmetros das vocalizações, mas somente os machos de melhor qualidade atingirão os mais altos níveis de consistência de canto a despeito dessas limitações.

Com relação à variação espacial no canto, no entanto, os resultados corroboraram para a rejeição da hipótese proposta. Apesar dos dados brutos conterem indivíduos que exibem uma maior correlação de canto com alguns e não com outros, nenhum efeito da distância sobre essa variável foi encontrada, nem qualquer efeito de agregação ou dispersão da distribuição. É possível, portanto que outros fatores sejam influências mais preponderantes nas características do canto de cada indivíduo do que o efeito da “vizinhança de canto”.

Uma das condições para que exista o aprendizado e homogeneização do canto entre vizinhos é que haja variação entre localidades, do contrário, os machos não ganharão qualquer benefício proveniente da imitação do canto dos vizinhos, pois conseguirão se encaixar no ambiente de qualquer maneira (Slater, 1989). De fato, a comparação estatística entre áreas não demonstrou a existência de variação significativa entre elas, havendo indivíduos alta e fracamente correlacionados entre si tanto na mesma área quanto em áreas diferentes.

Outro fator de maior importância é o fato de que os tizius são aves migratórias (Almeida & Macedo, 2001), cujos indivíduos tendem a se estabelecerem e a aglomerarem seus territórios nos ambientes com maior disponibilidade de sementes (Dias *et al.* 2009; Manica *et al.* 2014). Nessas condições, pode se argumentar que não há janela de tempo disponível para que os indivíduos se estabeleçam em territórios conforme a similaridade ou dissimilaridade de seus cantos. Em concentrações de indivíduos como essas, é possível, portanto, que os sinais mais individualizados sejam mais vantajosos em termos de seleção sexual e de defesa de territórios (Vallet *et al.*, 1998; Beecher & Campbell, 2005).

5. CONCLUSÃO

Em suma, este trabalho reforça que, em espécies que investem fortemente em defesa de territórios e exibições custosas para a atração de parceiros, o canto tende a se mostrar altamente consistente e individualizado. Esses resultados se agregam a outros estudos que já ressaltaram as vantagens de um canto mais consistente e com elementos estereotípicos como um indicador confiável da qualidade reprodutiva.

Entretanto, conforme aqui demonstrado, mesmo cantos consistentes e estereotípicos podem apresentar janela de variação e alguma plasticidade, o que pode ser uma consequência natural da presença de aprendizado do canto, ou de restrições evolutivas sob a forma de *trade-offs* motores e fisiológicos derivados dos elementos do *display* multimodal já estudado na espécie. Assim, reitera-se o papel de múltiplas influências evolutivas e comportamentais sob o canto, que podem atuar tanto como pressão seletiva a favor de consistência, quanto como força antagonista às possíveis vantagens ligadas à variação no canto.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguilar, T. M., Dias, R. I., Oliveira, A. C., & Macedo, R. H. (2008). Nest-site selection by Blue-black Grassquits in a Neotropical savanna: do choices influence nest success?. *Journal of Field Ornithology*, 79(1), 24-31.
- Almeida, J. B., & Macedo, R. H. (2001). Lek-like mating system of the monogamous blue-black grassquit. *The Auk*, 118(2), 404-411.
- Baptista, L. F., & Petrinovich, L. (1984). Social interaction, sensitive phases and the song template hypothesis in the white-crowned sparrow. *Animal Behaviour*, 32(1), 172-181.
- Baptista, L. F., & Trail, P. W. (1992). The role of song in the evolution of passerine diversity. *Systematic Biology*, 41(2), 242-247.
- Baptista, L. F., & Keister, R. A. (2005). Why birdsong is sometimes like music. *Perspectives in biology and medicine*, 48(3), 426-443.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2014). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *arXiv preprint arXiv:1406.5823*.
- Beecher, M. D., & Campbell, S. E. (2005). The role of unshared songs in singing interactions between neighbouring song sparrows. *Animal Behaviour*, 70(6), 1297-1304.
- Beecher, M. D., Campbell, S. E., & Nordby, J. C. (2000). Territory tenure in song sparrows is related to song sharing with neighbours, but not to repertoire size. *Animal behaviour*, 59(1), 29-37.
- Bioacoustics Research Program. (2014). Raven Pro: Interactive Sound Analysis Software (Version 1.5) [Computer software]. Ithaca, NY: Cornell Lab of Ornithology. Retrieved from <http://www.birds.cornell.edu/raven>.
- Botero, C. A., Rossman, R. J., Caro, L. M., Stenzler, L. M., Lovette, I. J., de Kort, S. R., & Vehrencamp, S. L. (2009). Syllable type consistency is related to age, social status and reproductive success in the tropical mockingbird. *Animal Behaviour*, 77(3), 701-706.
- Byers, B. E. (2006). Extrapair paternity in chestnut-sided warblers is correlated with consistent vocal performance. *Behavioral Ecology*, 18(1), 130-136.
- Catchpole, C. K., & Slater, P. J. (2003). *Bird song: biological themes and variations*. Cambridge university press.
- Clayton, N. S. (1987). Song tutor choice in zebra finches. *Animal Behaviour*, 35(3), 714-721.
- Cramer, E. R. (2013). Measuring consistency: spectrogram cross-correlation versus targeted acoustic parameters. *Bioacoustics*, 22(3), 247-257.
- Dias, A. F. D. S. (2009). Comparação e descrição de parâmetros acústicos do canto de *Volatinia jacarina* (Aves: Emberizidae) no contexto de seleção sexual.
- Dias, R. I., Kuhlmann, M., Lourenço, L. R., & Macedo, R. H. (2009). Territorial clustering in the blue-black grassquit: reproductive strategy in response to habitat and food requirements? *The Condor*, 111(4), 706-714.

- Diniz, P., Ramos, D. M., & Macedo, R. H. (2015). Attractive males are less than adequate dads in a multimodal signalling passerine. *Animal Behaviour*, *102*, 109-117.
- Eberhardt, L. S. (1994). Oxygen consumption during singing by male Carolina wrens (*Thryothorus ludovicianus*). *The Auk*, 124-130.
- Fandiño-Mariño, H., & Vielliard, J. M. (2004). Complex communication signals: the case of the Blue-black Grassquit *Volatinia jacarina* (Aves, Emberizidae) song. Part I-A structural analysis. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, *76*(2), 325-334.
- Gil, D., & Gahr, M. (2002). The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends in Ecology & Evolution*, *17*(3), 133-141.
- Hof, D., & Podos, J. (2013). Escalation of aggressive vocal signals: a sequential playback study. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *280*(1768), 20131553.
- Hughes, M., Hultsch, H. and Todt, D. (2002), Imitation and Invention in Song Learning in Nightingales (*Luscinia megarhynchos* B., Turdidae). *Ethology*, *108*: 97-113.
- Kirschel, A. N., Blumstein, D. T., Cohen, R. E., Buermann, W., Smith, T. B., & Slabbekoorn, H. (2009). Birdsong tuned to the environment: green hylia song varies with elevation, tree cover, and noise. *Behavioral Ecology*, *20*(5), 1089-1095.
- King, A. P., & West, M. J. (1983). Epigenesis of cowbird song—a joint endeavour of males and females. *Nature*, *305*(5936), 704.
- Kipper, S., & Kiefer, S. (2010). Age-related changes in birds' singing styles: on fresh tunes and fading voices? In *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 41, pp. 77-118). Academic Press.
- Kroodsma, D. E. (1984). Songs of the Alder Flycatcher (*Empidonax alnorum*) and Willow Flycatcher (*Empidonax traillii*) are innate. *The Auk*, 13-24.
- Kroodsma, D. E., & Pickert, R. (1984). Repertoire size, auditory templates, and selective vocal learning in songbirds. *Animal Behaviour*, *32*(2), 395-399.
- Kroodsma, D. E., Liu, W. C., Goodwin, E., & Bedell, P. A. (1999). The ecology of song improvisation as illustrated by North American sedge wrens. *The Auk*, 373-386.
- Lenth, R. V. (2016). Least-squares means: the R package lsmeans. *Journal of statistical software*, *69*(1), 1-33.
- Lovell, S. F., & Lein, M. R. (2004). Song variation in a population of Alder Flycatchers. *Journal of Field Ornithology*, *75*(2), 146-151.
- Luther, D., & Gentry, K. (2013). Sources of background noise and their influence on vertebrate acoustic communication. *Behaviour*, *150*(9-10), 1045-1068.
- Macedo, R. H., Manica, L., & Dias, R. I. (2012). Conspicuous sexual signals in a socially monogamous passerine: the case of neotropical Blue-black Grassquits. *Journal of Ornithology*, *153*(1), 15-22.
- Manica, L. T., Maia, R., Dias, A., Podos, J., & Macedo, R. H. (2014). Vocal output predicts territory quality in a Neotropical songbird. *Behavioural Processes*, *109*, 21-26.

- Manica, L. T., Macedo, R. H., Graves, J. A., & Podos, J. (2016). Vigor and skill in the acrobatic mating displays of a Neotropical songbird. *Behavioral Ecology*, arw143.
- Marler, P. (1970). A comparative approach to vocal learning: song development in White-crowned Sparrows. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 71(2p2), 1.
- Morton, E. S. (1975). Ecological sources of selection on avian sounds. *The American Naturalist*, 109(965), 17-34.
- Morton, E. S. (1986). Predictions from the ranging hypothesis for the evolution of long distance signals in birds. *Behaviour*, 99(1), 65-86.
- Nemeth, E., Pieretti, N., Zollinger, S. A., Geberzahn, N., Partecke, J., Miranda, A. C., & Brumm, H. (2013). Bird song and anthropogenic noise: vocal constraints may explain why birds sing higher-frequency songs in cities. *Proceedings of the Royal Society B*, 280(1754), 20122798.
- Payne, R. B. (1983). The social context of song mimicry: song-matching dialects in indigo buntings (*Passerina cyanea*). *Animal Behaviour*, 31(3), 788-805.
- Payne, R. B. (1985). Behavioral continuity and change in local song populations of village indigobirds *Vidua chalybeate*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 70(1), 1-44.
- Petrinovich, L., Patterson, T., & Baptista, L. F. (1981). Song dialects as barriers to dispersal: A re-evaluation. *Evolution*, 35(1), 180-188.
- Podos, J., & Warren, P. S. (2007). The evolution of geographic variation in birdsong. *Advances in the Study of Behavior*, 37, 403-458.
- Podos, J. (1996). Motor constraints on vocal development in a songbird. *Animal Behaviour*, 51(5), 1061-1070.
- Podos, J. (1997). A performance constraint on the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (Passeriformes: Emberizidae). *Evolution*, 51(2), 537-551.
- Podos, J. (2018). Animal behavior: Song learning out of the box. *Current Biology*, 28(20), R1195-R1197.
- Podos, J., Lahti, D. C., & Moseley, D. L. (2009). Vocal performance and sensorimotor learning in songbirds. *Advances in the Study of Behavior*, 40, 159-195.
- Price, J. J. (2013). Why is birdsong so repetitive? Signal detection and the evolution of avian singing modes. *Behaviour*, 150(9-10), 995-1013.
- Rivera-Gutierrez, H. F., Pinxten, R., & Eens, M. (2010). Songs differing in consistency elicit differential aggressive response in territorial birds. *Biology Letters*, rsbl20100962.
- Ritschard, M., & Brumm, H. (2012). Zebra finch song reflects current food availability. *Evolutionary Ecology*, 26(4), 801-812.
- Robertson, B. A., Fontaine, J. J., & Loomis, E. (2009). Seasonal patterns of song structure variation in a subsong passerine. *The Wilson Journal of Ornithology*, 121(4), 815-818.
- Sewall, K. B., Soha, J. A., Peters, S., & Nowicki, S. (2013). Potential trade-off between vocal ornamentation and spatial ability in a songbird. *Biology Letters*, 9(4), 20130344.

- Sick, H. (2001). *Ornitologia Brasileira* (new edition, revised and updated by J. Fernando Pacheco). *Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro, Brazil*.
- Sicsú, P., Manica, L. T., Maia, R., & Macedo, R. H. (2013). Here comes the sun: multimodal displays are associated with sunlight incidence. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *67*(10), 1633-1642.
- Slater, P. J. (1989). Bird song learning: causes and consequences. *Ethology Ecology & Evolution*, *1*(1), 19-46.
- Stoffel, M. A., Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2017). rptR: repeatability estimation and variance decomposition by generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, *8*(11), 1639-1644.
- Taff, C. C., Steinberger, D., Clark, C., Belinsky, K., Sacks, H., Freeman-Gallant, C. R., ..., & Whittingham, L. A. (2012). Multimodal sexual selection in a warbler: plumage and song are related to different fitness components. *Animal Behaviour*, *84*(4), 813-821.
- Vallet, E., Beme, I., & Kreutzer, M. (1998). Two-note syllables in canary songs elicit high levels of sexual display. *Animal Behaviour*, *55*(2), 291-297.
- Wilson, P. L., & Vehrencamp, S. L. (2001). A test of the deceptive mimicry hypothesis in song-sharing song sparrows. *Animal Behaviour*, *62*(6), 1197-1205.
- Zsebök, S., Herczeg, G., Blázi, G., Laczi, M., Nagy, G., Szász, E., Markó, G., Török, J. and Garamszegi, L.Z., (2017). Short-and long-term repeatability and pseudo-repeatability of bird song: sensitivity of signals to varying environments. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *71*(10), p.154.

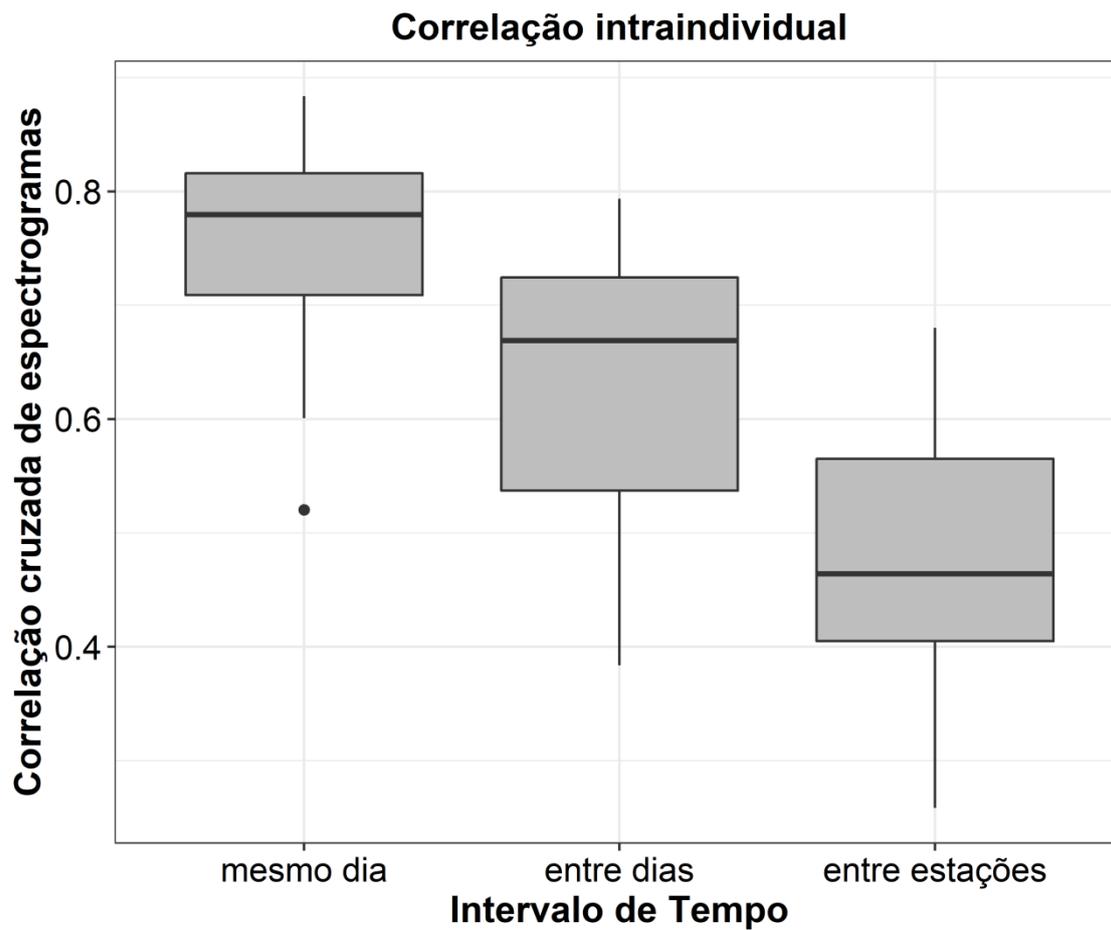


Figura 1. Medianas e quartis para correlações cruzadas de cantos (a) no mesmo dia (N=30 indivíduos), (b) entre dias de uma mesma estação (N = 35), e (c) entre estações (N = 21). Intervalos de confiança não se sobrepõem para nenhuma das classes, e os contrastes entre elas são significativos (mesmo dia ~ entre dias, $p > 0,001$; mesmo dia ~ entre estações, $p > 0,0001$; entre dias ~ entre estações, $p = 0,001$).

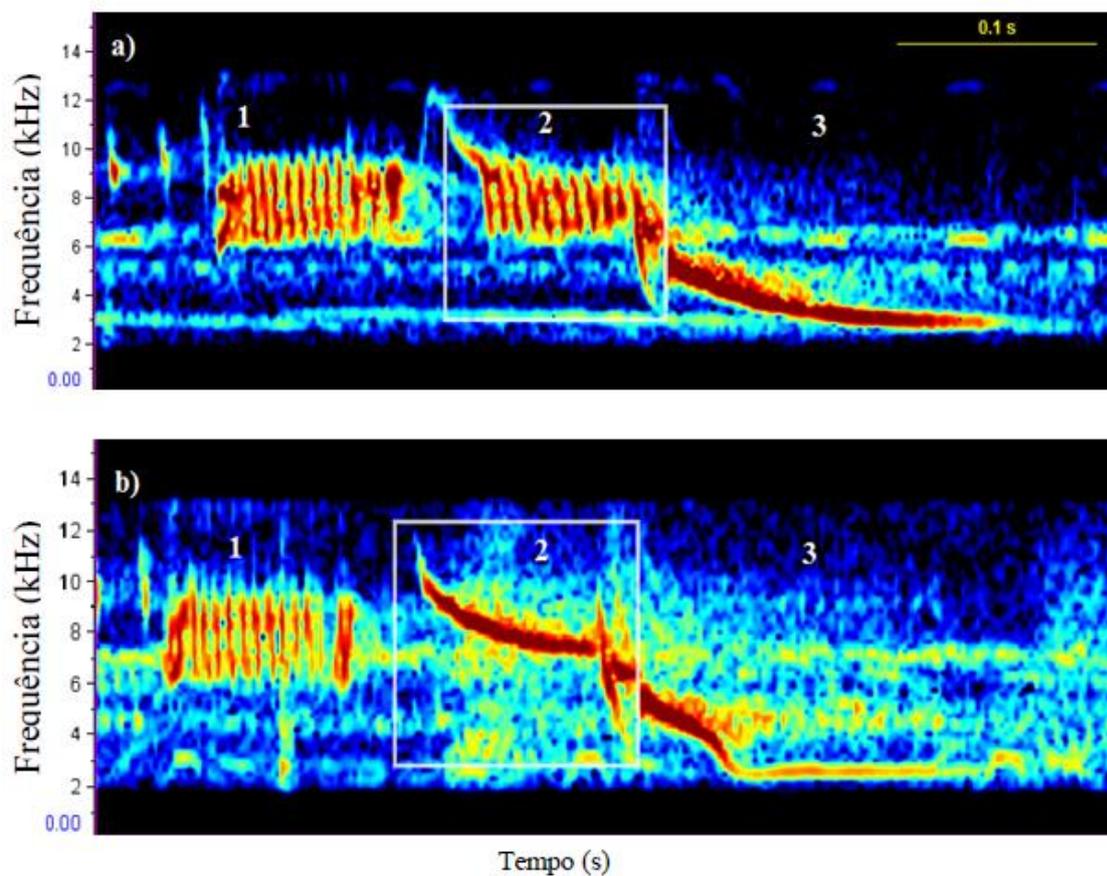


Figura 2. Espectrogramas exemplificando uma alteração na “assinatura de canto” do macho AMA PRA VRM VRM entre duas estações reprodutivas: a) 2008-2009 e b) 2010-2011. O breve trilo do elemento 2 na sílaba de canto se converte numa nota de tom puro entre as estações (alterações destacadas nas caixas). Nota-se também a queda gradual da cadência da sílaba (elemento 3) que se modifica numa modulação descendente mais brusca.

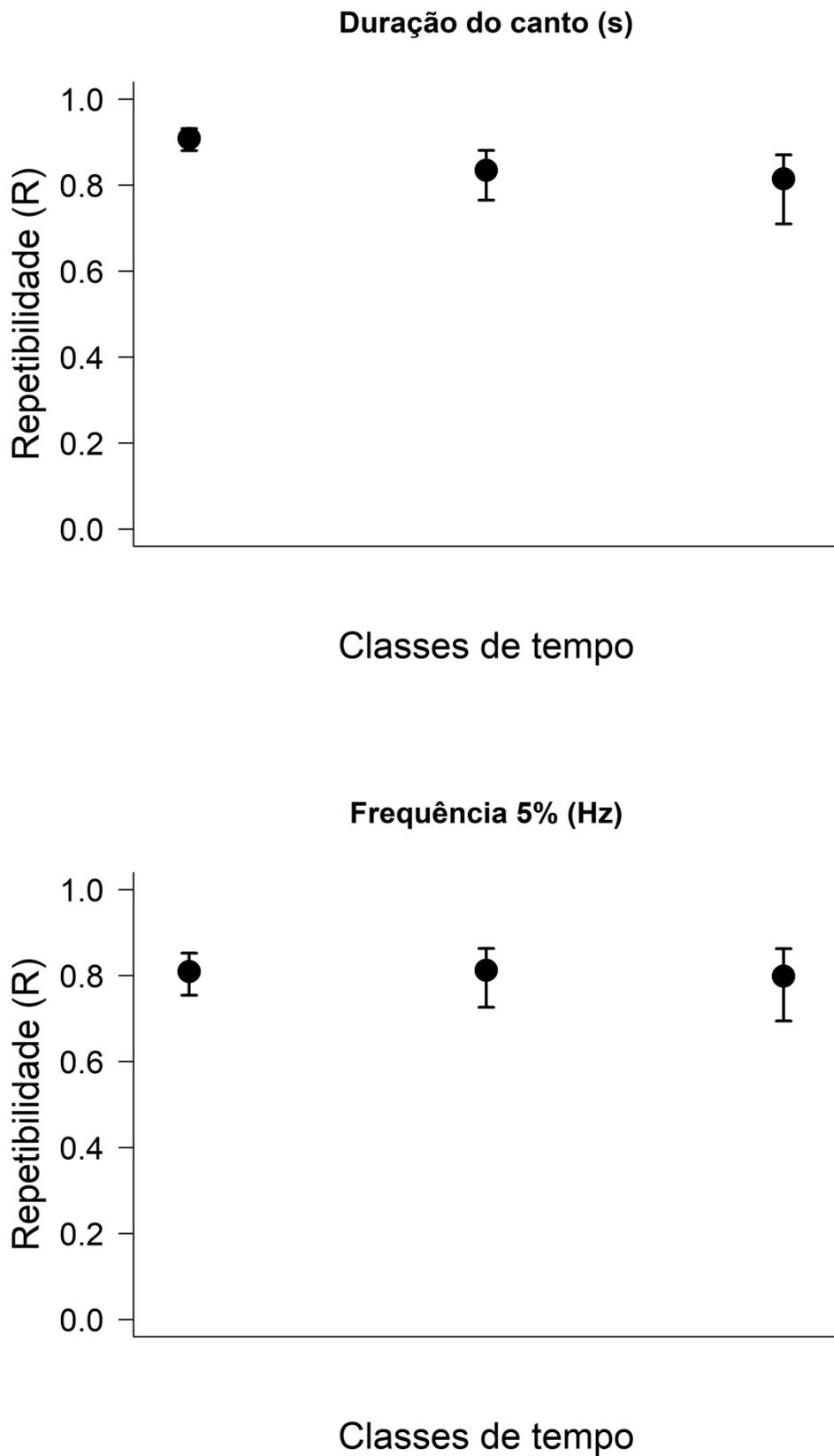


Figura 3. Repetibilidade (R) para as métricas acústicas: a) duração do canto, b) frequência em cada uma das classes de tempo, respectivamente: mesmo dia, entre dias, entre estações.

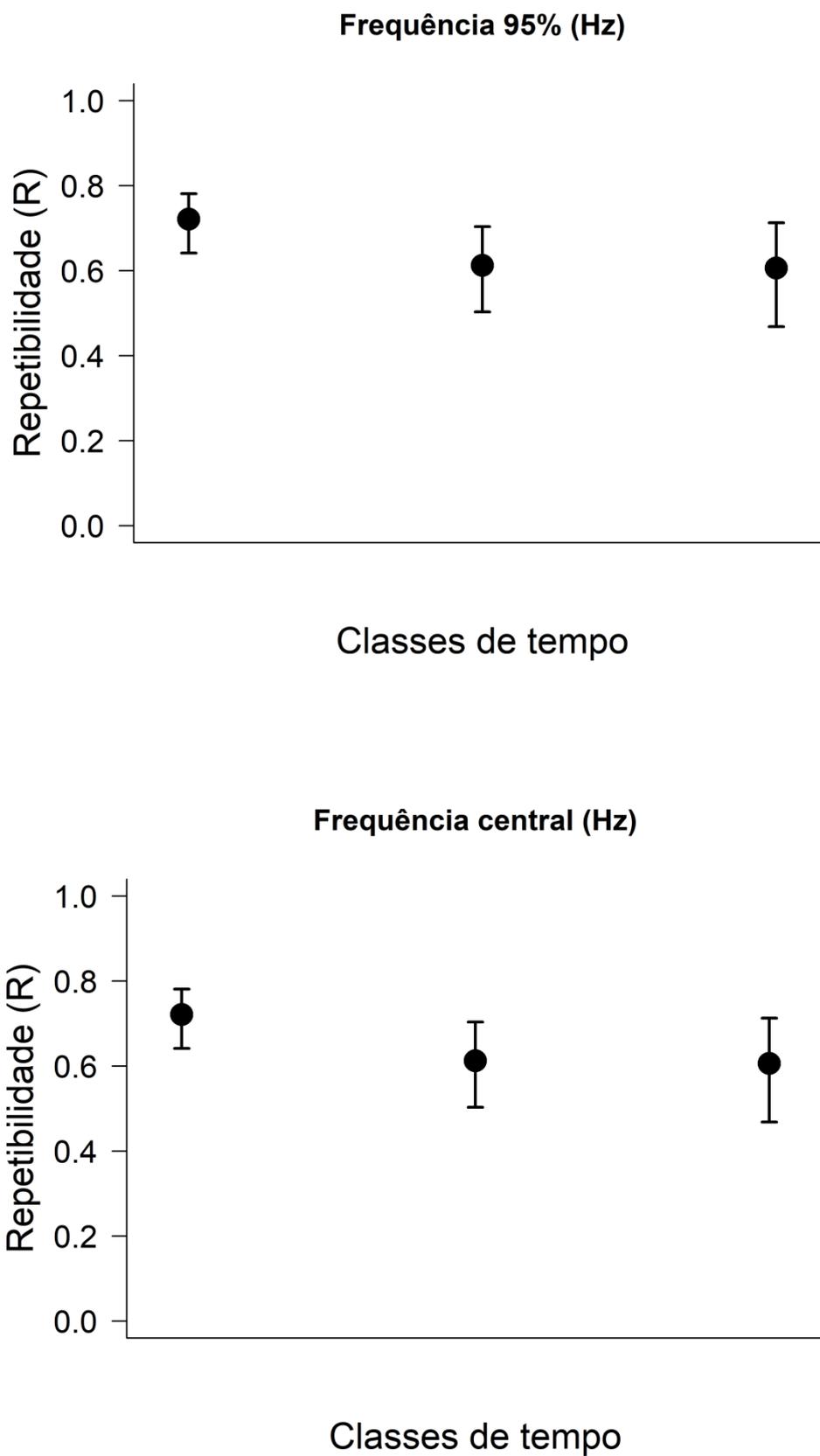


Figura 4. Repetibilidade (R) para as métricas acústicas: a) frequência 95% b) frequência central em cada uma das classes de tempo: mesmo dia, entre dias e entre estações respectivamente.

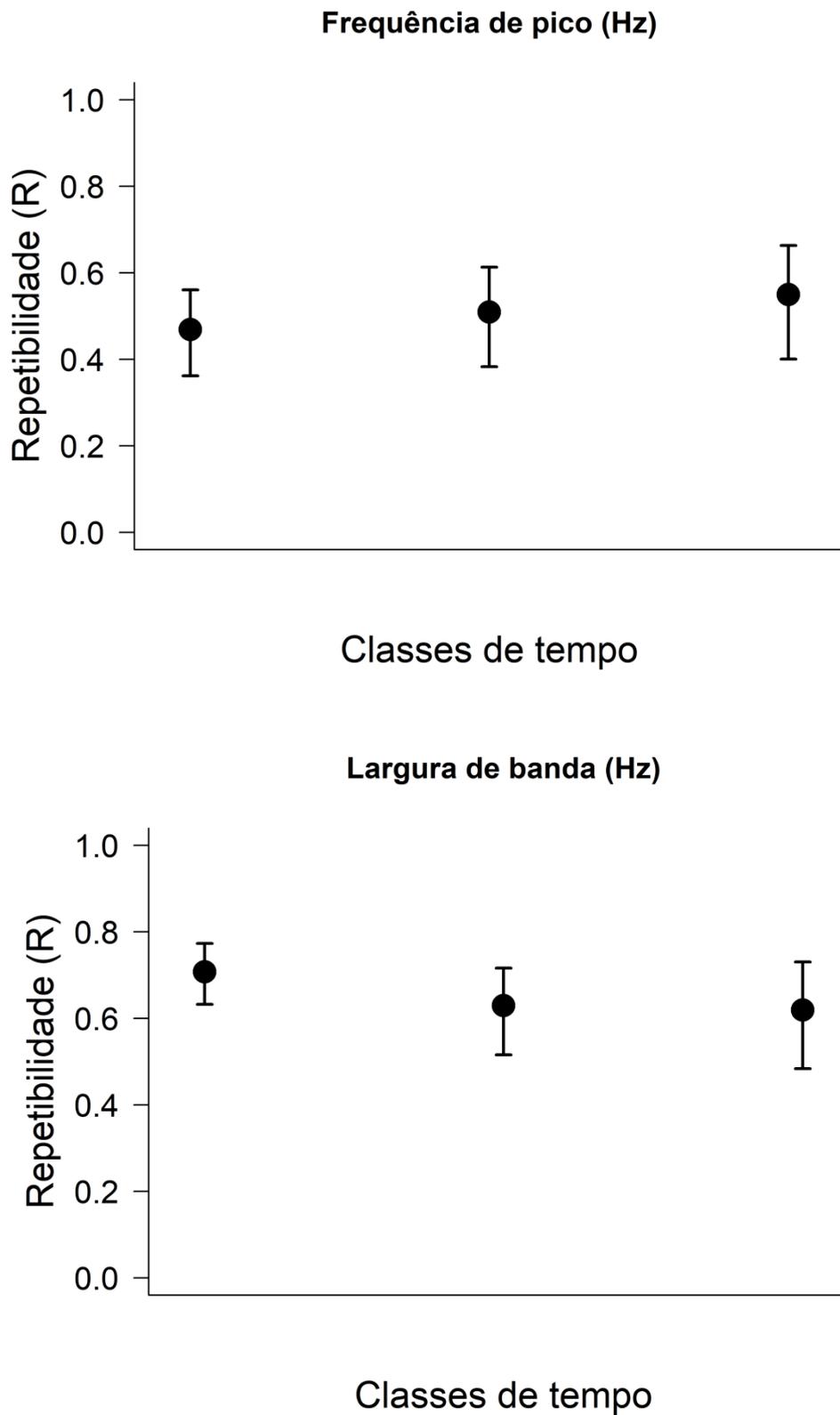


Figura 5. Repetibilidade (R) para: a) frequência de pico e b) largura de banda em cada uma das classes de tempo: mesmo dia, entre dias, entre estações.

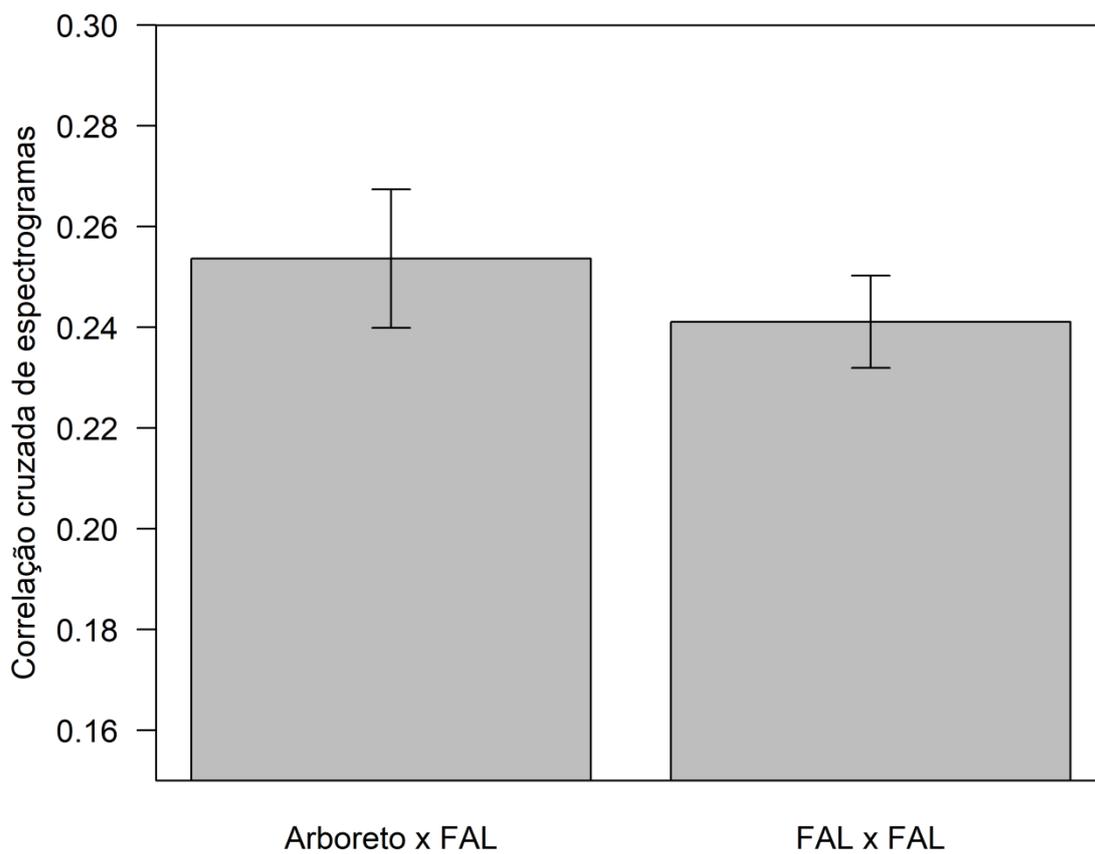


Figura 6. Valores médios para a comparação de correlações cruzadas de cantos de indivíduos em populações de áreas diferentes (Arboreto X FAL) (média = 0.25, SE \pm 0,14) e indivíduos da mesma área (FAL X FAL) (média = 0.24, SE \pm 0,13). Não houve diferença significativa entre as áreas.

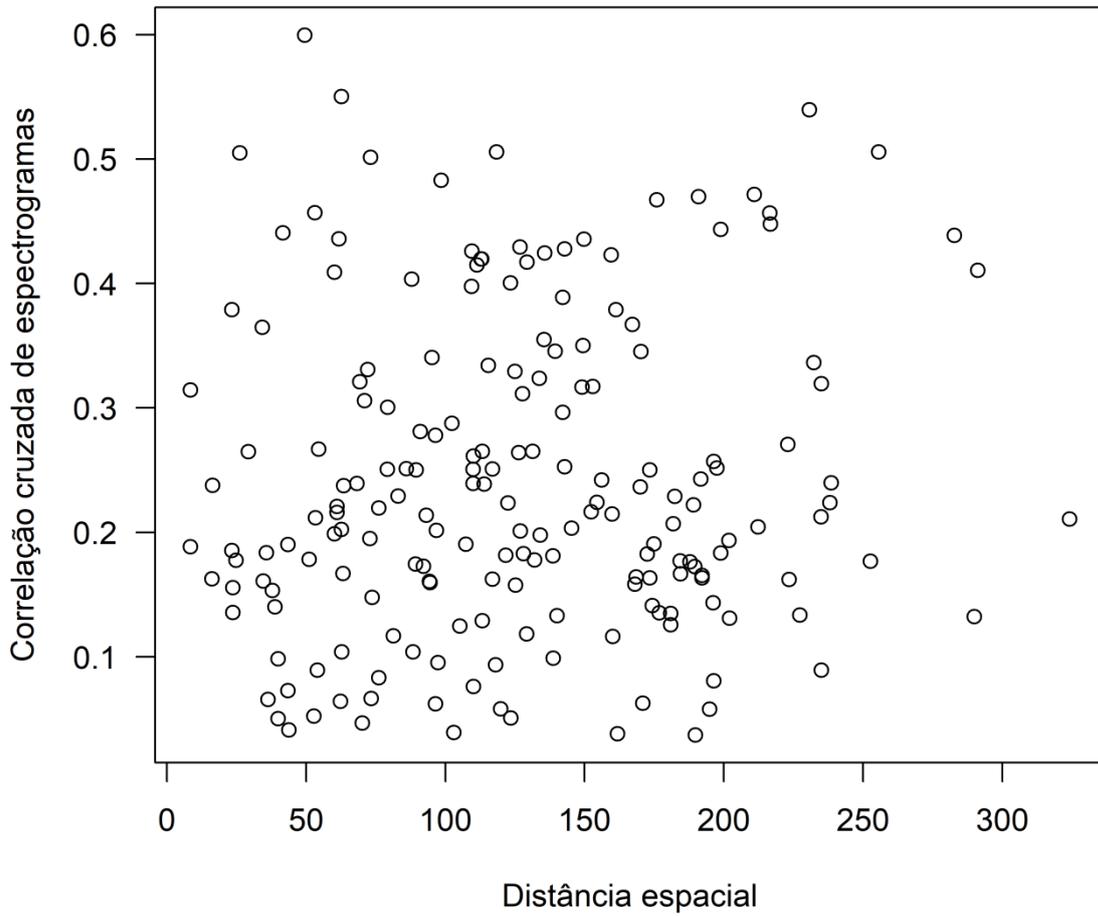


Figura 7. Distribuição dos índices de correlação entre indivíduos ($n = 190$ comparações entre 20 machos) em função da distância entre seus territórios. Não foi encontrada correlação significativa entre as variáveis ($\chi^2 = 1,15$, $P = 0,28$).

Tabela 1. Repetibilidade (R), erro padrão (SE), intervalos de confiança (CI) para cada uma das métricas analisadas. Valores de R acima de 0.7 podem ser considerados bastante elevados.

Métrica	Mesmo dia	Entre dias	Entre estações
Duração do canto (s)	R = 0.909 SE = 0.014 CI = [0.874, 0.931]	R = 0.834 SE = 0.033 CI = [0.752, 0.879]	R = 0.815 SE = 0.04 CI = [0.716, 0.872]
Frequência 5% (Hz)	R = 0.81 SE = 0.029 CI = [0.75, 0.854]	R = 0.812 SE = 0.035 CI = [0.733, 0.861]	R = 0.799 SE = 0.043 CI = [0.691, 0.861]
Frequência 95% (Hz)	R = 0.721 SE = 0.035 CI = [0.642, 0.776]	R = 0.612 SE = 0.054 CI = [0.502, 0.707]	R = 0.606 SE = 0.065 CI = [0.457, 0.72]
Frequência Central (Hz)	R = 0.765 SE = 0.033 CI = [0.689, 0.818]	R = 0.778 SE = 0.04 CI = [0.688, 0.841]	R = 0.799 SE = 0.042 CI = [0.696, 0.859]
Frequência de pico (Hz)	R = 0.469 SE = 0.05 CI = [0.374, 0.562]	R = 0.509 SE = 0.058 CI = [0.381, 0.612]	R = 0.55 SE = 0.066 CI = [0.4, 0.665]
Largura de banda 90% (Hz)	R = 0.707 SE = 0.035 CI = [0.633, 0.77]	R = 0.629 SE = 0.056 CI = [0.504, 0.729]	R = 0.619 SE = 0.064 CI = [0.469, 0.716]

Tabela 2. Valores de autocorrelação (índice de Moran) para cada uma das métricas analisadas. A ausência de valores significativos ($P > 0.05$) indica uma distribuição perfeitamente aleatória dos dados.

	Observado	Esperado	P
Duração do canto	-0,06	-0,05	0,91
Frequência 5%	-0,06	-0,05	0,92
Frequência 95%	-0,08	-0,05	0,57
Frequência central	-0,10	-0,05	0,28
Frequência de pico	-0,08	-0,05	0,52
Largura de Banda	-0,03	-0,05	0,66