



Universidade de Brasília
Instituto de Biologia



Comparação e descrição de parâmetros acústicos
do canto de *Volatinia jacarina* (Aves:
Emberizidae) no contexto de seleção sexual

Alexandre Ferreira de Souza Dias

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Regina H. F. Macedo

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade de Brasília, como requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre em Biologia Animal.

ALEXANDRE FERREIRA DE SOUZA DIAS

Comparação e descrição de parâmetros acústicos do canto de *Volatinia jacarina* (Aves: Emberizidae) no contexto de seleção sexual

Dissertação aprovada junto ao Programa de Pós Graduação em Biologia Animal da Universidade de Brasília como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

Banca Examinadora:

Prof^a. Dr^a. Regina H. F. Macedo
Orientadora – UnB

Prof^a. Dr^a. Marina Anciães
Membro Titular – INPA

Prof. Dr. Juan Reboreda
Membro Titular – Universidad de Buenos Aires

Prof^a. Dr^a. Rosana Tidon
Suplente - UnB

Brasília, março de 2009

Sumário

Agradecimentos.....	iii
Lista de figuras.....	iv
Lista de tabelas.....	vi
Resumo.....	vii
Abstract.....	viii

Capítulo 1. Variação intra-individual e inter-individual no canto de indivíduos de uma população de *Volatinia jacarina* no Brasil central

Introdução.....	1
Material e Métodos.....	8
Área de estudo.....	8
Coleta de dados.....	9
Marcação de indivíduos.....	9
Plumagem.....	9
Gravações.....	10
Análise das gravações.....	10
Análises estatísticas.....	12
Resultados.....	13
Estereotipia do canto.....	13
Consistência do canto entre dias diferentes.....	16
Consistência inter-anual.....	18
Indivíduos com cantos similares.....	20
Discussão.....	22

Capítulo 2. Atributos acústicos do canto de *Volatinia jacarina* refletem qualidade fenotípica de machos?

Introdução.....	26
Material e Métodos.....	31
Área de estudo.....	31
Coleta de dados.	31
Marcação de indivíduos.	31
Plumagem.....	32
Gravações.....	32
Medidas acústicas.....	33
Medidas físicas.....	38
Resultados.....	40
Discussão.....	42
Referências Bibliográficas.....	47
Anexo 1. Espectrogramas de cantos de 33 machos anilhados de <i>Volatinia jacarina</i> gravados em três estações reprodutivas consecutivas.	55
Anexo 2. Matriz de correlações entre 33 machos anilhados de <i>Volatinia jacarina</i> gravados em três estações reprodutivas consecutivas.....	60

Agradecimentos

À minha mãe e meu pai, a quem sou infinitamente grato pelo incomensurável apoio, amor e oportunidades que me deram durante toda minha vida.

A meus avós maternos, avós paternos, vó Djanira, e tia Myrinha, por todo o infinito carinho que me deram desde pequeno.

À minha namorada, Graziella Joanitti, pelo amor e enorme ajuda, e que me apoiou em todos os obstáculos sempre me dando forças.

À minha orientadora, Regina Macedo, a quem não tenho palavras para expressar como admiro seu trabalho como professora e pesquisadora.

Ao prof. Dr. Jeff Podos pela grande ajuda e disponibilidade para conversar desde o início do projeto.

Ao amigo Rafael Maia pela imensa paciência e ajuda com todas as análises estatísticas, pois sem ele não teriam sido possíveis.

Aos Prof. Dr. Diego Gil, prof. Dr. Alejandro Rios Chelén e Prof. Dr. Constantino Macías Garcia pela solidariedade em se disponibilizarem a me ajudar durante a fase inicial de análise dos dados.

A todas as pessoas que ajudaram na maratona do trabalho de campo, principalmente David Cho, Wanner Medeiros, Marcelo Moraes, Sofia Bethlem, Leonardo Castilho, Luiza Brasileiro e Raphael Igor Dias.

A todos os colegas do laboratório, pelo companheirismo em sala de aula e em viagens a congresso, em especial Raphael Igor Dias, Luiza Brasileiro, Rafael Maia, Roberto Victor e Eduardo Santos.

Ao Carlos Barros de Araújo, pela solidariedade e ajuda com as algumas das análises utilizadas.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pelo financiamento através da bolsa de estudos.

E finalmente a Ernesto Nazareth, Pixinguinha, Frederick Chopin, Franz Liszt, Ludwig van Beethoven, Johann Sebastian Bach, Johannes Brahms, Sergei Rachmaninoff, Villa-Lobos, Radamés Gnattali, Scott Joplin, Jelly Roll Morton, Nikolai Kapustin, Vladimir Horowitz, Maria Teresa Madeira, dentre tantos outros que me acompanharam com sua música durante as incontáveis vezes durante os deslocamentos até o local de coleta e a realização das análises.

Lista de figuras

- Figura 1.1. Imagem de satélite do *grid* formado por estacas espaçadas 20 m umas das outras na área de estudo na Fazenda Água Limpa, de propriedade da Universidade de Brasília.8
- Figura 1.2. Espectrogramas de cantos de oito machos de *Volatinia jacarina* gravados em três estações reprodutivas consecutivas, na Fazenda Água Limpa, Brasília, DF. Cada indivíduo está identificado pela sua numeração da anilha do CEMAVE, ICMBio.....13
- Figura 1.3. Gráfico indicando a média dos índices de similaridade intra-individual e inter-individual de cantos de 33 machos de *Volatinia jacarina* gravados em três estações reprodutivas consecutivas (totalizando 242 cantos amostrados). As barras representam o intervalo de confiança de 95%.....15
- Figura 1.4. Médias referentes ao “índice de similaridade intra-individual dentro de um mesmo dia”, ao “índice de similaridade intra-individual entre dias diferentes” e ao “índice de similaridade inter-individual”, para 11 machos de tizius gravados entre duas estações reprodutivas consecutivas. As barras representam os intervalos de confiança de 95%, e letras diferentes indicam médias diferentes.17
- Figura 1.5. Regressão linear entre a similaridade de cantos de um mesmo indivíduo gravado em dois dias diferentes e o intervalo entre estas gravações ($F_{2,8}=4,876$, $p=0,041$, $r^2 = 43,67\%$; $\beta = 0,04 \pm 0,28$, $p = 0,87$).19
- Figura 1.6. Espectrogramas do canto de um mesmo macho (D83697) de *Volatinia jacarina* que foi gravado nas três estações reprodutivas na Fazenda Água Limpa, Brasília, DF.20
- Figura 1.7. Espectrogramas do canto de um mesmo macho (D83682) de *Volatinia jacarina* que foi gravado nas duas últimas estações reprodutivas, na Fazenda Água Limpa, Brasília, DF.20
- Figura 1.8. Espectrogramas do canto de um mesmo macho (D83698) que foi gravado na primeira e na última estações reprodutivas, Fazenda Água Limpa, Brasília, DF. A porção do canto que sofreu variação está indicada entre as linhas paralelas.....21
- Figura 2.1. Espectrograma do canto de um macho de *Volatinia jacarina*, onde estão evidenciadas as notas introdutórias, não consideradas nas análises, e a parte do canto que foi considerada.34
- Figura 2.2. Exemplo de um gráfico de espectro de potência (*power spectrum*) de um canto de *Volatinia jacarina*. As frequências mínima e máxima são determinadas a partir da linha de corte de -24 dB.35
- Figura 2.3. Espectrograma de um canto de *Volatinia jacarina*, indicando-se as medidas acústicas extraídas de cada canto.36
- Figura 2.4. Distribuição triangular da duração (s) vs. banda de frequência (kHz) de 242 cantos gravados de 33 indivíduos de *Volatinia jacarina* em três estações reprodutivas consecutivas.37

Figura 2.5. Distribuição da duração (s) vs. banda de frequência (kHz) dos cantos de 33 machos de *Volatinia jacarina* gravados em três estações reprodutivas consecutivas utilizando-se até cinco amostras para calcular a média de cada indivíduo. Foi feita uma regressão linear a partir dos pontos de maior valor de banda de frequência para cada intervalo de 10 ms (reta tracejada e pontos indicados em escuro). O resíduo (distância vertical) do ponto mais distante acima da reta foi somado ao seu intercepto, gerando uma nova reta, definida como o limite superior da distribuição (reta formada pela linha contínua).38

Figura 2.6. Regressão polinomial entre índice de muda e índice de desempenho para 33 machos de *Volatinia jacarina* gravados em três estações reprodutivas ($F_{2,32}=6,285$; $p=0,005$; $r^2=0,232$).....41

Figura 2.7. Regressão linear entre índice de desempenho de canto e número de sementes no território de 13 machos de *Volatinia jacarina* ($F_{1,11}=12,71$; $p=0,004$; $r^2=0,494$).....42

Figura 2.8. Relação entre índice de desempenho e taxa de canto (nº de cantos/min) de 33 machos de *Volatinia jacarina* gravados em três estações reprodutivas consecutivas.....43

Lista de tabelas

Tabela 1.1. Valores de similaridade entre dois grupos de cantos individuais de *Volatinia jacarina*, gravados em dois dias diferentes dentro de uma mesma estação reprodutiva, na Fazenda Água Limpa, Brasília, DF.18

Tabela 1.2. Valores de similaridade intra-grupo para grupos compostos por indivíduos cuja estrutura do canto é parecida, ao se inspecionar visualmente os espectrogramas...22

Resumo

O canto de aves pode transmitir informações a respeito da qualidade do macho, e as fêmeas podem acessar esta informação durante a escolha de parceiros. Este estudo testou a existência de correlações entre parâmetros acústicos do canto de machos de *Volatinia jacarina* e atributos físicos dos mesmos. Inicialmente foi avaliado de forma quantitativa o nível de estereotipia nos cantos de uma população no Brasil central durante duas estações reprodutivas consecutivas. A análise de correlação cruzada de espectrogramas indicou que o índice de similaridade intra-individual médio ($0,70 \pm 0,08$) é quase três vezes maior que o índice de similaridade inter-individual médio ($0,24 \pm 0,05$), um dos valores de estereotipia vocal mais altos já relatados até o momento em aves. Os dados sugerem que esta espécie possui micro-dialetos, consistentes entre escalas geográficas muito pequenas. Foi visto também que seu canto sofre pequenas alterações ao longo de uma mesma estação reprodutiva e entre estações, o que indica a existência de plasticidade no canto de adultos. Em seguida, foi gerado um índice de desempenho de canto com base na distribuição triangular da duração do canto vs. largura de banda de frequências, observando-se quão próximo do limite superior desta distribuição cada macho se encontrava. Pelo método de regressão por passos foi observado que existe uma relação inversa entre o índice de desempenho de canto e o índice de muda, *i.e.* quão precocemente um indivíduo desenvolve sua plumagem nupcial. O índice de desempenho de canto também se correlacionou positivamente com a taxa de canto, e com a abundância de comida (densidade de sementes de gramíneas) no território de cada macho. Estes dados sugerem que o canto de *V. jacarina* pode conter informações honestas relacionadas à qualidade dos machos.

Palavras-chave: Seleção sexual, bioacústica, canto de aves, estereotipia vocal, correlação cruzada de espectrogramas, índice de desempenho de canto, limite superior de desempenho

Abstract

Bird songs may convey information about the quality of the male, and females can access this information during partner choice. The aim of this study was to test for correlations between acoustic parameters of songs from *Volatinia jacarina* males and their physical attributes. First we determined, through quantitative analysis, the degree of stereotypy in the songs of a population at central Brazil during two consecutive reproductive seasons. Spectrogram cross correlation analyses indicated that the average intra-individual similarity score (0.70 ± 0.08) is almost three times higher than the average inter-individual similarity score (0.24 ± 0.05), one of the highest stereotypy scores reported so far for birds. The data suggest that microdialects exist on this species, consistent between very small geographic scales. It was also observed that its song suffers small changes throughout the reproductive season, indicating the existence of plasticity on adult songs. In second place, a vocal performance index was generated using the triangular distribution of song duration vs. frequency bandwidth, based upon how close each male was to the upper-bound limit of this distribution. Stepwise regression analyses revealed a negative relationship between vocal performance and a molt index, *i.e.* how early in the season individuals molt into nuptial plumage. Vocal performance was also found to relate positively with song output, and with food abundance (density of grass seeds) within males' territories. These data suggest that blue-black grassquit songs contain reliable information regarding male quality.

Keywords: Sexual selection, bioacoustics, bird song, vocal stereotypy, spectrogram cross correlation, vocal performance index, upper bound limit

Capítulo 1 – Variação intra-individual e inter-individual no canto de indivíduos de uma população de *Volatinia jacarina* no Brasil central

Introdução

As aves são conhecidas pelo uso proeminente que fazem de sinais acústicos para se comunicarem. Tais sinais são chamados de cantos ou vocalizações e compreendem uma ampla gama de funções, incluindo atração de parceiros, defesa de territórios, contato para manter o par social, manutenção de coesão do grupo, interação com a prole, alarmes contra predadores, entre outras possibilidades (Marler e Slabbekoorn, 2004).

O canto das aves sofre pressões tanto de seleção intra-sexual quanto inter-sexual, e, devido a isso, variações vocais são esperadas dentro de uma mesma espécie. Tais variações podem ocorrer desde escalas macrogeográficas até microgeográficas (Catchpole e Slater, 2008). A partir da década de 1950, com a possibilidade de se gerar espectrogramas de sons gravados, estudos sobre variações geográficas em cantos de aves se intensificaram. Inicialmente, padrões macrogeográficos ganharam mais atenção, levando ao descobrimento de dialetos. Dialetos ocorrem quando indivíduos em uma mesma população executam cantos mais similares entre si do que em comparação a cantos de indivíduos de outras populações (Catchpole e Slater, 2008).

A maneira como o canto de uma espécie varia geograficamente difere bastante entre espécies. Em aves que não aprendem seus cantos, ou seja, que é desenvolvido de forma inata, os mesmos cantos tendem a ocorrer em amplas extensões geográficas, e se presume que a distribuição dos cantos varie de acordo com a distribuição dos genes relacionados ao canto, como já foi apontado para tiranídeos (Kroodsma, 1984; Lanyon, 1978 *in* Marler e Slabbekoorn, 2004) e maçaricos (Miller 1996 *in* Marler e Slabbekoorn, 2004).

Em aves que aprendem o seu canto pela imitação de tutores, como em espécies da subordem Passeri (“oscines”) (ordem Passeriformes), um maior grau de variação geográfica é esperado pelo fato de haver rápida evolução cultural entre populações (Vinodkumar *et al.* 2007). É o caso da espécie *Zonotrichia leucophrys* (Emberizidae), que possui dialetos com fronteiras bem marcadas entre populações (Baptista, 1975). O mesmo canto é ouvido através de algumas dezenas de quilômetros sem que haja transição gradual, mas sim uma mudança súbita no seu padrão geral. Considera-se que, em espécies de oscines, a variações geográfica do canto é determinada principalmente

pela transmissão cultural entre indivíduos, sem sobreposição significativa à distribuição filogeográfica.

Outros oscines que já foram documentados como tendo dialetos são *Molothrus aeneus* (Icteridae) (Warren, 2002), *Troglodytes troglodytes* (Troglodytidae) (Catchpole & Rowell, 1993), *Nectarinia coccinigaster* (Nectariniidae) (Grimes, 1974; e Payne, 1978), *Turdus iliacus* (Turdidae) (Bjerke e Bjerke, 1981), *Miliaria calandra* (Emberizidae) (McGregor e Thompson, 1988), *Carpodacus mexicanus* (Fringillidae) (Mundinger, 1975), e *Philesturnus carunculatus* (Callaeidae) (Jenkins, 1978). Krebs e Kroodsma (1980) chegam a afirmar que em quase todo oscine estudado em maior detalhe foi observada a presença de dialetos macrogeográficos.

Porém, alguns oscines podem possuir dialetos distribuídos em uma escala microgeográfica. Podos (2007) mostrou um padrão de variação vocal microgeográfica em duas populações de *Geospiza fortis* (Emberizidae) separadas por apenas 11 km na ilha de Santa Cruz em Galápagos. Indivíduos reagiram de maneira significativamente mais intensa a playbacks de cantos de sua própria localidade, em comparação a cantos do outra localidade, levando à conclusão de que estão geograficamente isolados, cantando em dialetos diferentes.

Dialetos podem ser influenciados pela plasticidade de canto (*i.e.* a capacidade que adultos têm de modificar seu canto, p. ex. acrescentando novos elementos) e pelo aspecto migratório de uma espécie. Um mesmo canto de *Poecile atricapillus* (Paridae) ocorre em populações da América do Norte desde o Atlântico até o Pacífico sem apresentar dialetos locais. No entanto, populações desta espécie residentes em ilhas próximas a Massachussetts, separadas por apenas alguns poucos quilômetros da costa, exibem dialetos distintos. A natureza migratória de *Poecile atricapillus* do continente pode prevenir a formação de dialetos devido ao fato de indivíduos não se restringirem a populações isoladas, aumentando assim seu contato com cantos de outras populações, enquanto que dialetos parecem ser a condição padrão em oscines mais residentes, como os *P. atricapillus* insulares (Kroodsma *et al.*, 1999a). Confirmando este padrão, Nelson *et al.* (1995) mostraram por meio de estudos em laboratório que a subespécie migratória *Zonotrichia leucophrys oriantha* possui maior capacidade de aprendizado do que a subespécie residente *Zonotrichia leucophrys nuttalli*. Por possuir uma maior plasticidade de canto, a subespécie migratória aprende um maior número de cantos quando jovem, reduzindo assim a probabilidade de se formarem dialetos.

Alguns estudos também revelam a presença de variação microgeográfica de vocalizações em outras ordens de aves, como psitacídeos (Psittaciformes) (Wright, 1996) e Trochilidae (Apodiformes) (Gaunt *et al.*, 1994), e mostram que a magnitude desta variação pode se dar em escalas realmente muito pequenas, como por exemplo entre leks de beija-flores do gênero *Colibri* (Gaunt, 1996).

Porém as variações microgeográficas podem se dar em uma escala ainda mais fina: a variação individual. Tal variação vocal entre os cantos de diferentes indivíduos em uma mesma população só passou a ser abordada em estudos mais recentes. A partir da década de 90, técnicas computadorizadas como a correlação cruzada de espectrogramas permitiram que se comparasse de modo quantitativo o quão estereotipado é o canto de um indivíduo em relação ao canto de outros indivíduos. Cantos esterotipados são aqueles cujo índice de similaridade intra-individual é significativamente maior do que o índice de similaridade inter-individual em uma mesma população. Embora existam relativamente poucos estudos sobre esta questão, Podulka *et al.* (2004) afirmam que provavelmente todos os oscines possuem uma inerente variação inter-individual, por vezes denominada “assinatura vocal”, e Terry *et al.* (2005) chegam a afirmar que a individualidade vocal é muito provavelmente uma característica de todas as espécies vocalmente ativas.

Algumas das espécies em que a estereotipia vocal já foi mostrada são *Botaurus stellaris* (Ardeidae, Ciconiiformes) (Gilbert *et al.*, 1994), *Crex crex* (Rallidae, Gruiformes) (Peake *et al.*, 1998), *Dasyornis broadbenti* (Dasyornithidae, Passeriformes) (Rogers e Paton, 2005) e algumas espécies de corujas (Strigidae, Strigiformes), como *Strix varia* (Freeman, 2000), e *Aegolius acadicus* (Otter, 1996). Terry *et al.* (2001) propõem que quando vocalizações individuais são suficientemente distintas, amostras de gravações podem ser rapidamente assinaladas a um indivíduo conhecido seja por inspeção visual e classificação de espectrogramas, ou por abordagens computadorizadas mais automatizadas. Este tipo de conhecimento é aplicado a *Botaurus stellaris*, cuja vocalização de longa distância ocorre com tamanho grau de estereotipia, que se torna possível realizar censos e monitoramento de indivíduos por métodos bioacústicos (Terry *et al.*, 2005).

Porém a maior parte destes estudos utilizou comparações qualitativas, e são poucos os estudos que fizeram comparações quantitativas de cantos de diferentes machos em uma mesma população. Pelo menos dois estudos já utilizaram o método de correlação cruzada de espectrogramas em espécies de oscines para se avaliar esta

questão. Na espécie *Stachyris ruficeps praecognita* (Timaliidae), foi encontrado um índice de similaridade inter-individual de $0,50 \pm 0,13$ e intra-individual de $0,81 \pm 0,04$ (Shieh e Liang, 2007). Em outro estudo, Holland *et al.* (1996) constataram que indivíduos da espécie *Miliaria calandra* (Emberizidae) não só possuem dialetos marcados, mas também possuem estereotipia individual em seus cantos, embora em um baixo grau. O índice médio da similaridade inter-individual dentro de um mesmo dialeto é de $0,63 \pm 0,03$, e entre indivíduos de dialetos diferentes $0,57 \pm 0,01$. A média de similaridade intra-individual dentro de uma mesma população foi de $0,78 \pm 0,01$. Ou seja, indivíduos desta espécie possuem de fato cantos estereotipados, porém o índice de similaridade inter-individual não é muito mais baixo que o intra-individual, o que indica um alto compartilhamento de características de canto.

Na subordem Tyranni (“suboscines”) (ordem Passeriformes), cujo canto é considerado inato, a variação esperada é menor pelo fato de o canto depender mais dos genes do que de transmissão cultural. Dessa forma o canto evolui mais lentamente, levando a uma menor variação geográfica, tanto em escalas macrogeográficas, quanto microgeográficas. No entanto, é importante observar que existem evidências de que alguns suboscines podem apresentar uma estereotipia significativa entre indivíduos, como foi mostrado para a espécie *Lipaugus vociferans* (Cotingidae). Fitzsimmons *et al.* (2008) mostraram que o canto de cada indivíduo, que consiste principalmente em duas curtas notas conspícuas, varia de acordo com o lek a que cada macho pertence e também de acordo com o indivíduo. Estes dados indicam a existência de dialetos em escala microgeográfica, e de assinatura vocal. Além disso, Vinodkumar *et al.* (2007) concluem que a espécie de suboscine *Procnias tricarunculata* (Cotingidae) possui aprendizado vocal, pois a variação genética entre quatro populações alopátricas não foi congruente com a variação vocal observada. Lein (2008) também mostrou que na espécie de suboscine *Empidonax fulvifrons* (Tyrannidae), o índice de similaridade intra-individual é significativamente maior do que o inter-individual. No entanto, os índices de similaridade entre machos em uma mesma serra montanhosa não foram maiores do que comparações com machos entre serras diferentes, o que indicou a ausência de dialetos.

Marler e Slabbekoorn (2004) afirmam que a distribuição microgeográfica vocal de aves reflete as relações sociais dos indivíduos em geral. Isto faz sentido sob a ótica da transmissão cultural do canto, considerando-se que juvenis aprendem o seu canto a partir de cantos de adultos presentes ao seu redor. É esperado, portanto, que um indivíduo tenha o canto mais parecido com o de machos que estavam cantando em suas

proximidades, inclusive seu pai social, durante sua fase de aprendizagem. Confirmando este ponto de vista, Wheelwright *et al.* (2008) revelaram pela primeira vez em um estudo extraordinariamente detalhado como se dá o aprendizado do canto de juvenis de uma espécie de oscine no ambiente natural. Mostrou-se que o emberizídio norte-americano *Passerculus sandwichensis* possui cantos marcadamente estereotipados, porém seu canto não é aprendido de um único tutor, mas sim a partir de uma mistura dos cantos ouvidos de seu pai social, e de machos vizinhos tanto em seu ano de nascimento quanto em seu primeiro ano reprodutivo. Portanto, cada juvenil é capaz de desenvolver um canto potencialmente único, a partir da combinação de elementos de diversos cantos ouvidos, inserindo assim variação no conjunto total de cantos da população

Os estudos mencionados mostram que há um crescente interesse sobre a questão da estereotipia vocal em aves, e novos estudos nesta área fornecerão bases importantes para o conhecimento de sistemas de comunicação acústica. Isso é especialmente relevante para a região tropical, área de megadiversidade, e que exibe uma acentuada carência de dados referentes a aspectos etológicos.

O presente estudo pretende analisar a estereotipia vocal na espécie *Volatinia jacarina* (Emberizidae, oscines), popularmente conhecido como tiziu, que ocorre desde o sul do México até o a Argentina. Seu tamanho é pequeno, variando entre 10 e 12 cm (Sick, 2001; Höfling *et al.*, 1999), e os indivíduos migram para o Brasil Central durante seu período reprodutivo, o qual coincide com o período chuvoso na região (Sick, 2001), aproximadamente de outubro a março. Não existem estudos elucidando padrões de migração desta espécie até o momento. As fêmeas e juvenis apresentam uma plumagem marrom-parda críptica, e os machos realizam uma muda durante o período reprodutivo para uma plumagem negra-azulada iridescente, com manchas subaxilares brancas. Ocupam principalmente áreas abertas, muitas vezes alteradas, com abundância de seu alimento principal, sementes de gramíneas (Sick, 2001), embora se alimentem também amplamente de insetos (Frisch e Frisch, 1964; Höfling *et al.*, 1999).

Os machos de *V. jacarina* defendem territórios bastante pequenos e aglomerados (Murray, 1982; Almeida e Macedo, 2001), onde executam seu chamativo *display* do alto de poleiros, notável por seu gasto de energia. O *display* dos machos constitui-se de um curto vôo vertical, sincronizado com uma emissão do canto e cinco ou mais batidas completas das asas, executadas em alta velocidade (Regina Macedo, dados não publicados), em que tanto a plumagem negra-azulada quanto as machas brancas

subaxilares tornam-se particularmente visíveis (Webber, 1985). Aterrissando no mesmo local, tornam a pular em seguida podendo realizar séries de 12 a 14 saltos por minuto, durante períodos extensos do dia (Sick, 2001). Os territórios são utilizados para nidificação, que é realizada em arbustos ou gramíneas (touceiras de capim) com ninhos próximos ao chão (Almeida & Macedo, 2001).

Machos de *V. jacarina* possuem somente um canto em seu repertório, e este canto constitui-se de apenas uma sílaba, o que o torna um modelo particularmente interessante para ser estudado. Em comparação, outros emberizídeos como *Melospiza melodia* podem possuir mais de 10 cantos diferentes em seu repertório (Searcy e Nowicki, 1999, in Marler e Slabbekoorn, 2004), e outros oscines podem chegar a extremos como, por exemplo, *Cistothorus platensis* (Troglodytidae), que possui de 300 a 400 cantos (Kroodsma *et al.*, 1999b), e *Toxostoma rufum* (Mimidae) com bem mais de 1.000 cantos (Boughey e Thompson, 1981).

Fandiño-Mariño e Vielliard (2004) publicaram a primeira descrição detalhada do canto de *V. jacarina*, onde foram feitas comparações qualitativas de cantos gravados em diferentes regiões do Brasil, México e Venezuela. Nesse estudo relatou-se que seu canto é constituído por uma única sílaba que se encontra concentrada em uma banda de frequência entre 2 e 13 kHz, e raramente ultrapassa 0,5 s de duração. Esta sílaba é emitida após uma série de curtas notas introdutórias de quantidade variada que aumentam em velocidade até a emissão do canto. A princípio, seu canto soa como um simples “buzz”, porém por meio de análises meticolosas de espectrogramas os autores constataram que seu canto é altamente complexo. Nesse estudo foram descritos três tipos de blocos que compõem o canto de *V. jacarina* (Vibrações, Modulações Isoladas e Arabescos), definidos visualmente a partir de padrões nos espectrogramas e que podem se combinar de diversas maneiras. Estes blocos não são separados por intervalos de silêncio.

A partir de análises qualitativas dos padrões observados visualmente, Fandiño-Mariño e Vielliard (2004) concluíram que o canto de *V. jacarina* é repetido com alto grau de similaridade por um mesmo indivíduo, e a estrutura do canto de cada indivíduo é pronunciadamente diferente, constituindo “um caso especial em que um ‘sistema de assinatura’ foi desenvolvido a um elevado nível de variabilidade inter-individual”. Além disso, os autores chamam a atenção para o fato de que a descrição de elementos elaborados em uma única sílaba complexa parece não possuir paralelo na literatura ornitológica (Fandiño-Mariño e Vielliard, 2004).

No entanto não são fornecidas análises quantitativas para se demonstrar esta previsão, como é afirmado pelos próprios autores: “ainda se busca uma melhor definição da variação individual de seus cantos, podendo-se assim estabelecer uma base estrutural para estudos futuros” e “tal estereotipia deve ser estimada a partir de programas especificamente projetados para este propósito” (Fandiño-Mariño e Vielliard, 2004). Além disso, foram comparadas no citado estudo amostras de cantos gravados em diferentes partes do Brasil, sem o enfoque em machos de uma mesma população.

Stutchbury *et al.* (2001) afirmam que machos de aves com territórios reprodutivos em períodos concentrados em alguns meses do ano tenderão a competir mais por fêmeas, cantando mais, por exemplo, e competindo inclusive por cópulas extra-par. Os autores associam estas características a aves de regiões temperadas, no entanto elas também se aplicam a populações de *V. jacarina* presentes no Brasil central, cujo clima é marcadamente sazonal, com uma estação de seca e outra chuvosa. Embora os indivíduos desta espécie sejam socialmente monogâmicos, um estudo sobre uma população desta região mostrou que cerca de 63% das ninhadas e 50% dos filhotes eram oriundos de fertilizações extra-par, e sugeriu que a morfologia e o comportamento de machos desta espécie estariam fortemente integrados em um contexto de sinalização sexual (Carvalho *et al.*, 2006).

Nesse tipo de sistema de acasalamento, com altas taxas de fertilização extra-par, machos podem ter evoluído características fenotípicas bem definidas que funcionem como bons indicadores de qualidade individual, incluindo-se neste grupo componentes estruturais do canto. Portanto o sistema de assinatura vocal a princípio é consistente com o sistema social de *V. jacarina*, pois machos com sinais mais estereotipados podem ser mais facilmente avaliados pelas fêmeas não só durante a formação de par, mas ao longo da estação, quando fertilizações extra-par provavelmente continuam ocorrendo.

O presente estudo pretende expandir os resultados de Fandiño-Mariño e Vielliard (2004) de modo a fornecer comparações quantitativas relativas à estereotipia individual do canto de diferentes machos de *V. jacarina* gravados em uma mesma população em ambiente natural, e em diferentes estações reprodutivas consecutivas. Para isso, pretende-se testar a hipótese de que o canto dos machos de *V. jacarina* em uma mesma população é indivíduo-específico, sendo altamente estereotipado. Prevê-se, primeiramente, que haverá baixa similaridade entre os cantos de diferentes machos (inter-individual). Espera-se também que haverá alta similaridade entre os cantos de um

mesmo indivíduo (intra-individual). Dessa forma, o índice de similaridade inter-individual médio será significativamente diferente do índice de similaridade intra-individual médio.

Material e Métodos

Área de estudo. O estudo foi realizado em um pomar abandonado ocupado predominantemente por capinzal, inserido em uma matriz de cerrado preservado na Fazenda Água Limpa (15°56'S 47°56'W), uma reserva de propriedade da Universidade de Brasília. A área é de aproximadamente 2,6 ha, e foi escolhida devido à presença conspícua de muitos tizius, que têm preferência por ambientes alterados ou em estágios iniciais de sucessão para se reproduzirem (Sick, 2001). Nela, foi demarcado um *grid* utilizando-se 86 estacas individualmente marcadas com uma letra e um número, e distantes em 20 m umas das outras (Figura 1.1).

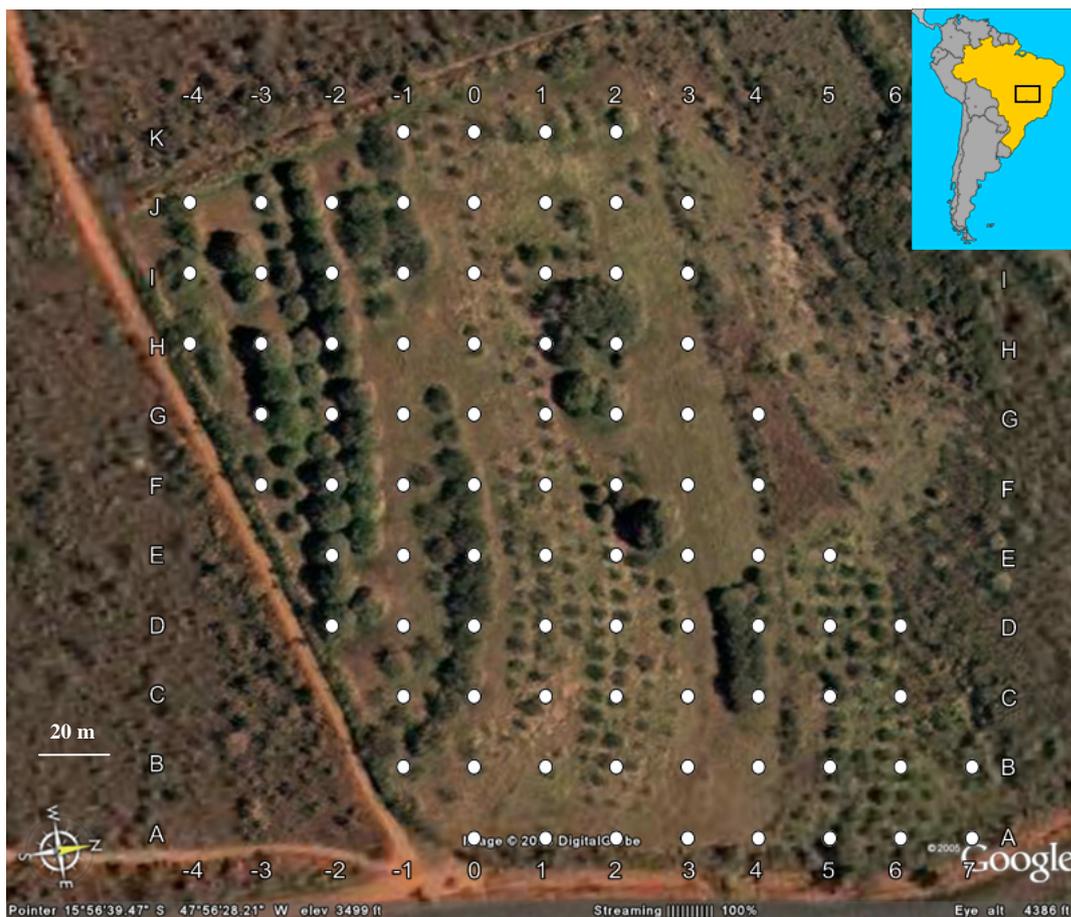


Figura 1.1. Imagem de satélite do *grid* formado por estacas espaçadas 20 m umas das outras na área de estudo na Fazenda Água Limpa, de propriedade da Universidade de Brasília.

Coleta de dados

Marcação de indivíduos. O trabalho total de campo correspondeu a aproximadamente 420 horas distribuídas ao longo das duas estações reprodutivas. A captura de machos foi realizada durante duas estações reprodutivas, sendo a primeira entre 13 de novembro de 2006 e 10 de janeiro de 2007, e a segunda entre 24 de outubro de 2007 e 28 de março de 2008. Na estação 2006-2007 foram capturados 108 indivíduos, e na estação 2007-2008, 265 indivíduos. Em ambos os anos os indivíduos da espécie puderam ser vistos na área a partir do final de outubro e começaram a realizar displays no final de dezembro. Somando-se a indivíduos anilhados em anos anteriores como parte de um projeto a longo prazo realizado na área (Laboratório de Comportamento Animal, Departamento de Zoologia, UnB) existe um total de 927 indivíduos que já foram anilhados nas proximidades desde 2004.

Durante esse período, indivíduos foram capturados com o auxílio de três a cinco redes de neblina, armadas diariamente a partir das 06:00 h da manhã na área de estudos. Os esforços de captura foram concentrados no período entre a chegada das aves da migração e o estabelecimento de territórios, quando indivíduos encontram-se forrageando ativamente em bandos grandes, facilitando assim sua captura. Porém, como machos não-anilhados são continuamente vistos na área de estudo, na segunda estação o período de capturas foi estendido até março.

Todos os indivíduos capturados foram marcados com uma combinação única de três anilhas plásticas coloridas e uma anilha metálica numerada do CEMAVE (ICMBio). O procedimento padrão de captura incluiu a extração das seguintes medidas de cada indivíduo: comprimento da asa esquerda, do tarso esquerdo, da cauda e do bico (na segunda estação também foram extraídas medidas de largura e altura do bico), feitas com paquímetro digital com precisão de 0,01 mm na primeira estação e paquímetro mecânico com precisão de 0,1 mm na segunda; massa corporal utilizando-se um dinamômetro de mola Pesola® (precisão de 0,2 g na primeira estação e precisão de 0,25g na segunda), número de ectoparasitas em cada uma das asas contados por inspeção visual contra a luz (apenas na segunda estação); presença de placa incubadora, presença de protuberância cloacal e número de mudas em cada parte do corpo.

Plumagem. Quando machos eram capturados, os seguintes dados foram coletados: desenho da mancha branca subaxilar de cada asa em transparências de acetato; percentagem de cobertura de plumagem nupcial medida em quatro regiões do corpo (cabeça, dorso, região do uropígio e peito) contando-se quantas das oito secções

de um disco plástico transparente de 1,4 cm de diâmetro estavam preenchidas por plumagem negra quando este era sobreposto ao corpo da ave. A estimativa do percentual de plumagem nupcial foi obtida através de uma média das quatro partes medidas, dividida por oito.

Gravações. Foram realizadas gravações de um total de 32 machos anilhados (8 na estação 2006-2007, 22 na estação 2007-2008, e 2 na estação 2005-2006 em um dia de gravação experimental) no *grid* por meio de um gravador analógico (SONY TC-D5 PRO II) nas estações 2005-2006 e 2006-2007, e um gravador digital (Marantz PMD 660) na estação 2007-2008, seguindo-se metodologia detalhada por Budney e Grotke (2009). Em todas as gravações foi utilizado um microfone unidirecional (Sennheiser K6). Em cada gravação foi registrada a combinação das anilhas do macho em questão (observada por binóculo), a hora, data, e a posição no *grid* em que ele se encontrava (informações registradas por voz).

As gravações posteriormente foram transferidas para o computador a uma resolução de 16 bits, com taxa de amostragem de 44.1 kHz em formato não-comprimido, e organizadas de acordo com o dia em que foram realizadas. De cada gravação diária foram extraídos os cantos gravados continuamente de um mesmo indivíduo, e posteriormente, de cada arquivo foram extraídos os 5 cantos com melhor qualidade de gravação (em geral presentes no final da gravação). As amostras de canto foram geradas de modo a se excluir as notas introdutórias e abranger até o limite visível do final do canto no espectrograma (gráfico definido pelos eixos “tempo x frequência”) Este procedimento foi realizado observando-se também os respectivos oscilogramas (“tempo x amplitude”). Para indivíduos que foram regravados na mesma estação ou em estações diferentes, novas amostras de 5 cantos foram geradas.

Os indivíduos, em sua maioria, foram gravados por pelo menos 2 minutos de canto ininterrupto, podendo chegar a 8 minutos, compreendendo dezenas de cantos consecutivos. No entanto três indivíduos tiveram apenas de 2 a 4 cantos gravados. Estes indivíduos foram considerados nas análises, assumindo-se que estes cantos são representativos de cada indivíduo.

Análise das gravações. A todas as amostras foi aplicado um filtro para remoção de frequências inferiores a 1 kHz, para atenuação dos ruídos de fundo. Este procedimento não prejudica a porção da gravação analisada, pois a frequência mínima do canto do de *V. jacarina* situa-se em torno de 2 kHz. A edição das gravações,

aplicação dos filtros e geração de espectrogramas (com Transformada Rápida de Fourier ‘FFT’ de 256 pontos) foram feitas através do software Adobe Audition ® v. 1.2.

No total foram geradas 242 amostras de cantos de 32 machos, sendo que 11 indivíduos tiveram seus cantos gravados pelo menos duas vezes dentro de uma mesma estação (separados por intervalos variáveis, desde 2 dias a 56 dias). Três indivíduos foram regravados em diferentes estações: o primeiro foi gravado nas estações 2005-2006 e 2007-2008; o segundo nas estações 2006-2007 e 2007-2008; e o terceiro foi gravado nas três estações.

A análise de correlação cruzada de espectrogramas (*spectrogram cross correlation*) foi utilizada para se gerar índices de similaridade (variando de 0 a 1) entre pares de amostras, que são baseados em diferenças presentes nas gravações como um todo (*i.e.* parâmetros de frequência, amplitude e tempo). Durante a análise, dois espectrogramas são gradativamente sobrepostos pelo software de modo que a cada estágio um coeficiente de correlação de Pearson é calculado. O maior valor de correlação é apresentado como o índice de similaridade entre cada par de gravações (Khanna *et al.*, 1997 *in* Terry *et al.*, 2005; Hopp *et al.*, 1998). É possível realizar análises de correlação cruzada de uma grande quantidade de gravações em poucos minutos. A partir de um determinado conjunto de amostras, o software realiza comparações entre todos os pares possíveis, fornecendo o resultado em forma de matriz.

Esta técnica vem sendo crescentemente empregada em estudos de bioacústica com sucesso (Baker e Logue, 2003), e tem a vantagem de oferecer uma medida global de comparação do canto. Como o índice de similaridade é afetado por diferenças de parâmetros temporais entre as amostras, esta técnica funciona particularmente bem com o canto de *Volatinia jacarina*, que consiste em uma única sílaba de curta duração sem intervalos de silêncio. Pelo fato de o canto ser bastante compactado no tempo, o índice resultante é uma medida fidedigna da similaridade entre a estrutura dos cantos analisados.

Análises de correlação cruzada de espectrogramas foram aplicadas sobre as 242 amostras, previamente normalizadas a 0dB, utilizando-se o software Raven Pro ® 1.3 (sendo que testes preliminares foram feitos no software Signal ® 4.0). O software Raven Pro ® 1.3 tem a vantagem de permitir que amostras com durações diferentes sejam comparadas, enquanto que o software Signal ® não o permite. Como se privilegiou fazer um recorte preciso do canto em cada amostra, para que a comparação

fosse mais acurada, as amostras tiveram durações ligeiramente diferentes (da ordem de milissegundos), o que favoreceu a escolha do software Raven Pro ®.

Matrizes de correlação cruzada foram geradas para amostras de cada estação separadamente, e para todas as estações juntas. Cada uma das células da matriz contém o índice de similaridade referente a uma combinação única de duas amostras, sendo a diagonal igual a 1, *i.e.* cada gravação comparada com ela mesma. Como a matriz é espelhada, apenas a metade abaixo da diagonal foi considerada. Células próximas à diagonal da matriz representam cantos de um mesmo indivíduo, e células distantes da diagonal representam comparações entre indivíduos diferentes.

As matrizes de correlação foram coloridas através do software Fitopac v. 1.6, (Shepherd, 2006), que atribui cores mais “quentes” a índices de similaridade mais altos, e cores mais “frias” a índices de similaridade mais baixos, o que facilita a visualização de padrões (o Anexo 2 contém uma representação gráfica da matriz de similaridade de todas os indivíduos comparados, para visualização de seu padrão geral).

Análises estatísticas. As médias de similaridade intra-individual foram geradas a partir das comparações entre cinco cantos de um indivíduo gravados em um mesmo dia. As médias de similaridade inter-individual foram geradas comparando-se cada indivíduo a todos os outros; as médias são ponderadas, levando-se em consideração que alguns indivíduos possuíam um número diferente de amostras. Neste cálculo não foram incluídas as regravações dentro de uma mesma estação ou entre estações. Estas duas médias foram comparadas através de um teste t de amostras pareadas.

Onze indivíduos foram gravados duas vezes dentro da mesma estação em intervalos de dias diferentes, o que permitiu que se fizesse uma comparação preliminar do quão conservado é o canto de cada indivíduo ao longo do tempo. Com estes dados foi feita uma regressão múltipla entre o “índice de similaridade entre cantos emitidos por um mesmo indivíduo em dias diferentes” e o “intervalo de dias entre os cantos”, controlando-se para o “índice de similaridade dos cantos emitidos por um indivíduo dentro de um mesmo dia”. Os coeficientes apresentados são padronizados (β).

Em relação a estes indivíduos, também foram comparadas, por meio de uma ANOVA hier, as médias de similaridade intra-individual em um mesmo dia, de similaridade intra-individual em dias diferentes, e de similaridade inter-individual. Em seguida as médias foram comparadas através de três testes t para amostras pareadas (como testes *post-hoc*), aplicando-se a correção de Bonferroni ao nível de significância ($\alpha = 0,05/3 = 0,017$).

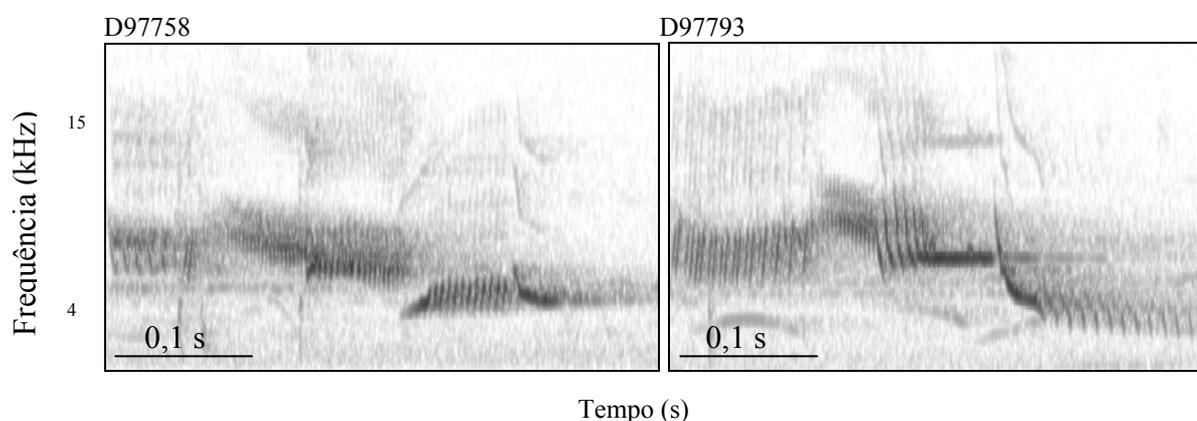
Como análise exploratória, foi possível separar em oito grupos os cantos gravados, de acordo com o padrão visual em seu espectrograma (utilizando-se como principal referência o padrão da porção final do canto). A similaridade dentro de cada um desses grupos foi comparada com a média geral de similaridade inter-individual e a média geral de similaridade intra-individual por meio do teste não-paramétrico de Mann Whitney para amostras com tamanhos diferentes. Foi aplicado também o teste de correlação de Pearson entre o índice de similaridade dentro de cada grupo e a distância entre os indivíduos mais afastados no grupo (usando-se como base as coordenadas do *grid* registradas durante a gravação) para averiguar se indivíduos mais próximos cantam de modo mais parecido.

As análises estatísticas foram realizadas através do software R (v. 2.7.2; R Development Core Team, 2008, disponível gratuitamente em <http://cran.r-project.org>), e as premissas estatísticas de normalidade, homocedasticidade e linearidade foram observadas.

Resultados

Estereotipia do canto

A inspeção visual dos espectrogramas dos cantos de cada indivíduo indicou que, a princípio, cada indivíduo possui uma estrutura básica em seu canto que é repetida a cada emissão, sendo que diferentes indivíduos possuem cantos com estruturas marcadamente diferentes. A Figura 1.2 mostra espectrogramas amostrados de oito indivíduos gravados durante as três estações reprodutivas (o Anexo 1 contém espectrogramas de todos os 32 machos gravados).



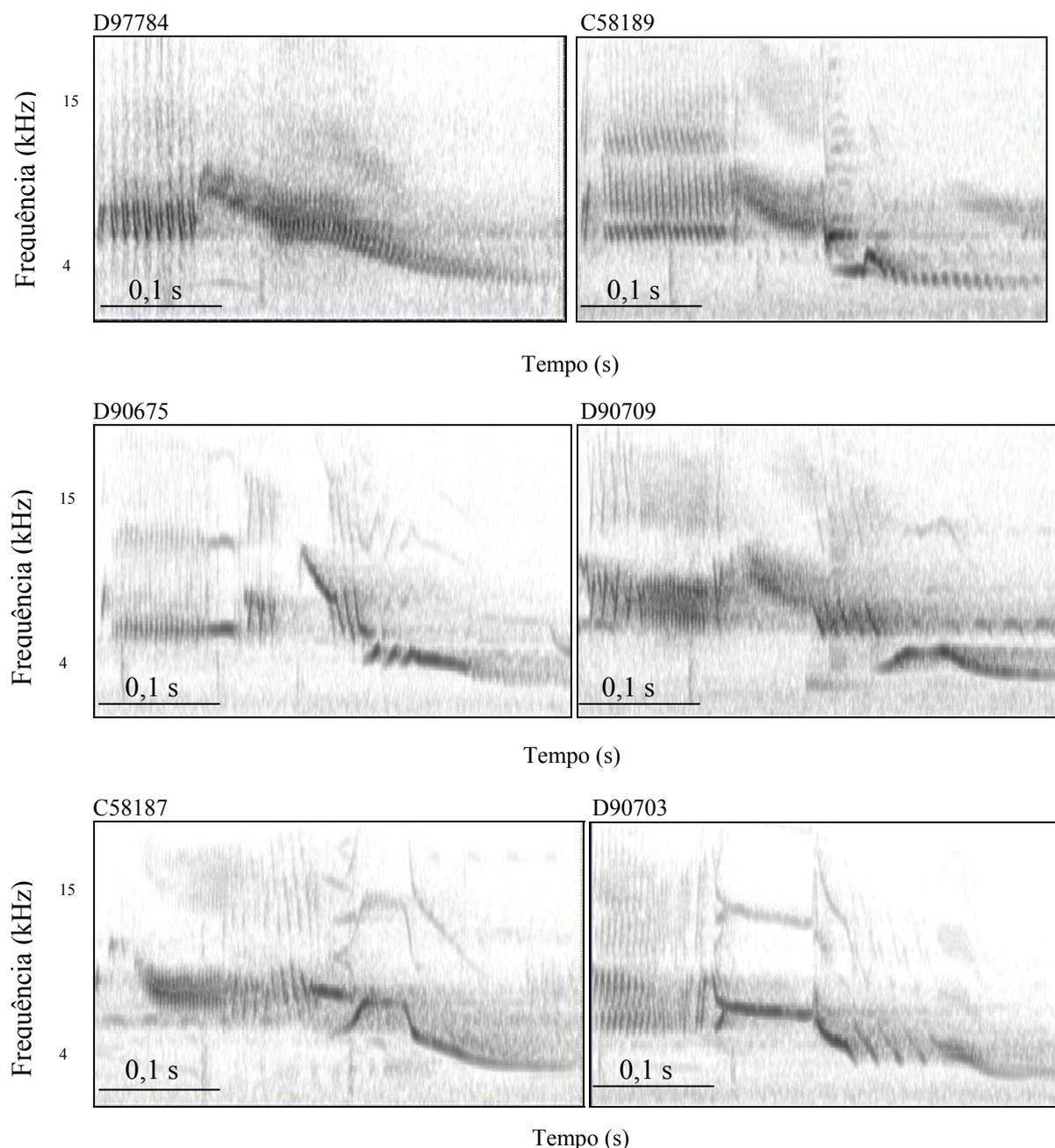


Figura 1.2. Espectrogramas de cantos de oito machos de *Volatinia jacarina* gravados em três estações reprodutivas consecutivas, na Fazenda Água Limpa, Brasília, DF. Cada indivíduo está identificado pela sua numeração da anilha do CEMAVE, ICMBio.

A matriz com os índices de similaridade para todas as estações (ver padrão geral no Anexo 2) confirmou quantitativamente que, de fato, o canto do tiziu é altamente estereotipado. Esta matriz contém 157 amostras (excluindo-se as regravações inter-
anuais e regravações dentro de uma mesma) e 12.880 comparações únicas. Na estação 2005-2006 (projeto piloto), a média de similaridade intra-individual foi de $0,75 \pm 0,01$

(n=2 indivíduos, 5 cantos amostrados por indivíduo), na estação 2006-2007 foi de $0,73 \pm 0,09$ (n=8 indivíduos, 5 a 10 cantos amostrados por indivíduo), e na estação 2007-2008 foi de $0,69 \pm 0,09$ (n=22 indivíduos, 3 a 15 cantos amostrados por indivíduo). A média inter-individual foi marcadamente baixa para as três estações: para a de 2005-2006 foi de $0,15 \pm 0,02$, para a de 2006-2007 foi de $0,23 \pm 0,06$ e para a de 2007-2008 foi de $0,24 \pm 0,04$. A média geral intra-individual para as três estações foi de $0,70 \pm 0,08$ e a média geral inter-individual foi de $0,24 \pm 0,05$ (Fig. 1.3).

As médias do índice de similaridade inter-individual e do índice de similaridade intra-individual são significativamente diferentes, analisando-se as três estações em conjunto ($t=28,2797$; $gl= 32$; $p<0,001$).

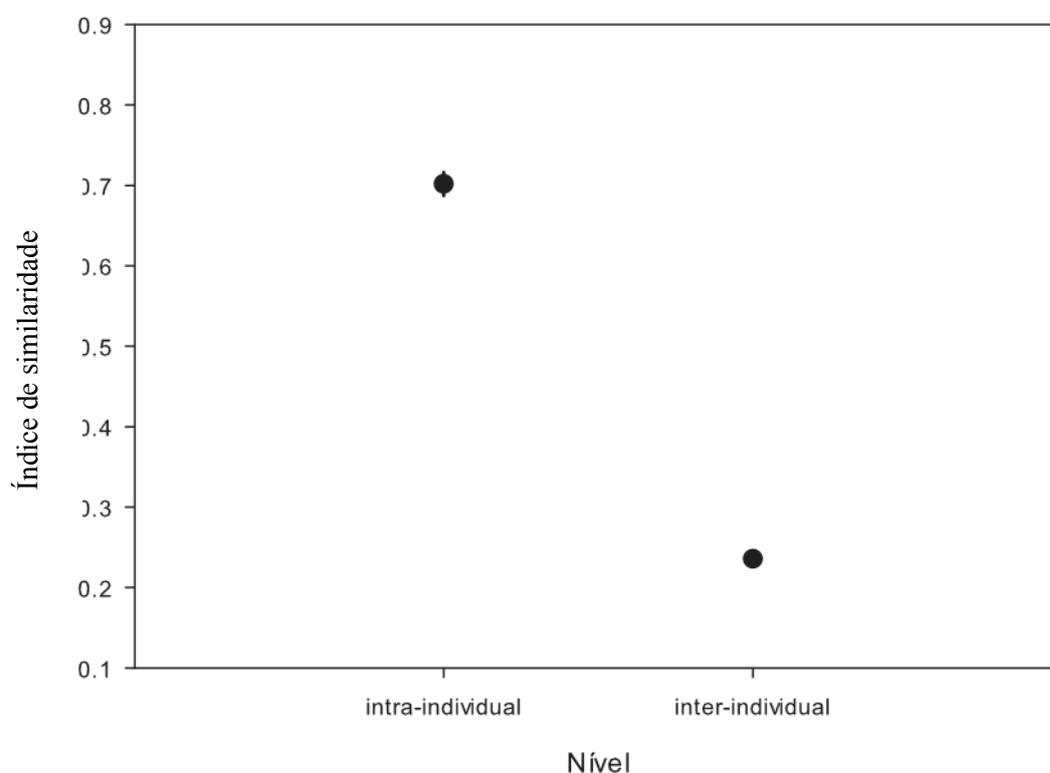


Figura 1.3. Gráfico indicando a média dos índices de similaridade intra-individual e inter-individual de cantos de 32 machos de *Volatinia jacarina* gravados em três estações reprodutivas consecutivas (totalizando 242 cantos amostrados). As barras representam o erro padrão.

Consistência do canto entre dias diferentes

A ANOVA hierárquica realizada com amostras dos 11 indivíduos regravados indicou que existe uma diferença significativa em relação ao índice de similaridade nas três categorias testadas ($F_{2,20} = 168,07$; $p < 0,001$); os três testes t subsequentes indicaram diferenças estatisticamente significativas entre as médias.

A média da similaridade intra-individual destes 11 indivíduos foi igual a $0,56 \pm 0,09$, significativamente mais baixa que a média intra-individual de cantos gravados em um mesmo dia, que foi de $0,69 \pm 0,10$ ($t = 4,7226$, $gl = 10$, $p < 0,001$). A média da similaridade intra-individual entre dias não chegou a ser tão baixa quanto a média de similaridade inter-individual, que foi de $0,25 \pm 0,05$ ($t = 13,274$, $gl = 10$, $p < 0,001$). Como era esperado, a diferença entre a “média da similaridade intra-individual em um mesmo dia” e a “média da similaridade inter-individual” também foi significativa ($t = 18,2135$, $gl = 10$, $p < 0,001$). Estas comparações estão ilustradas na Figura 1.4.

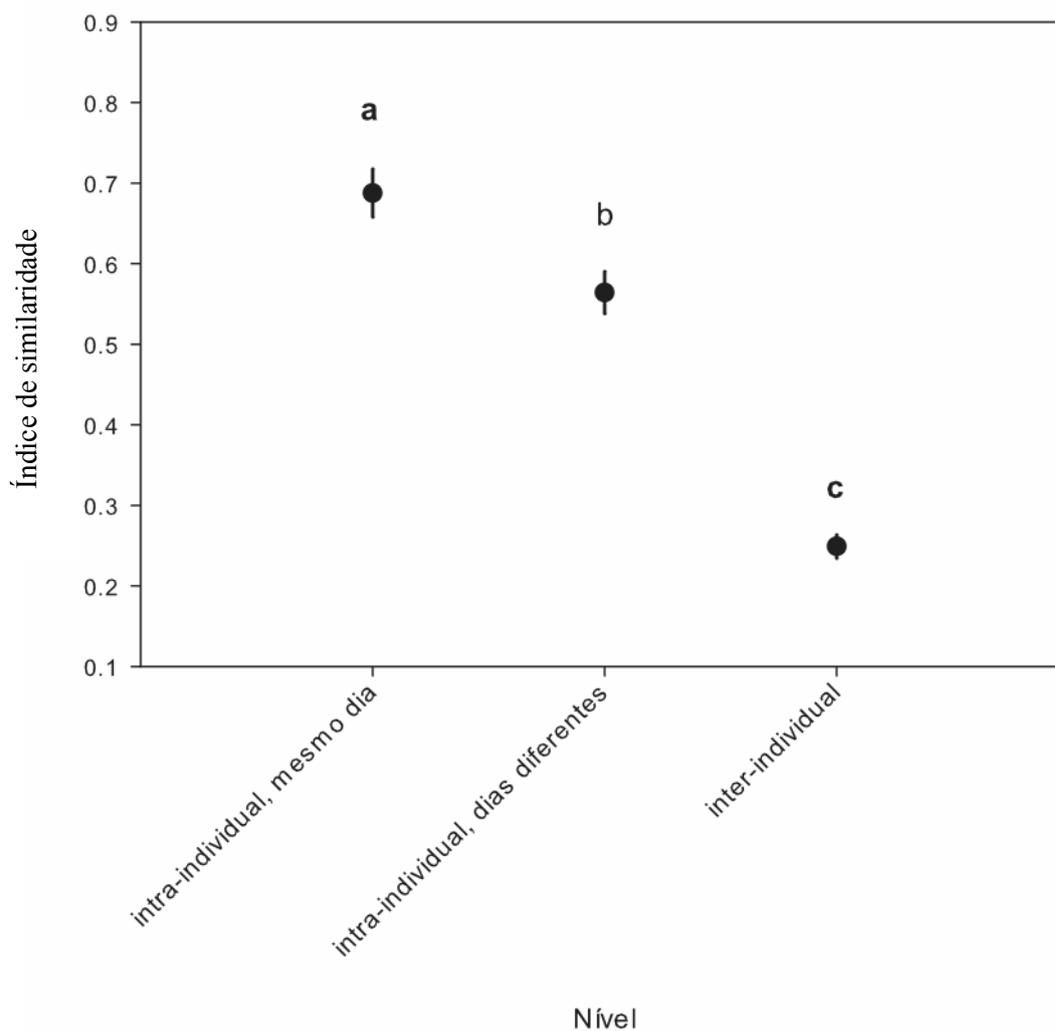


Figura 1.4. Médias referentes ao “índice de similaridade intra-individual dentro de um mesmo dia”, ao “índice de similaridade intra-individual entre dias diferentes” e ao “índice de similaridade inter-individual”, para 11 machos de tizius gravados entre duas estações reprodutivas consecutivas. As barras representam o erro padrão, e letras diferentes indicam médias diferentes.

A Tabela 1.1 mostra os indivíduos que foram regravados dentro de uma mesma estação reprodutiva, e o grau de conservação de seu canto (índice de similaridade) entre dois dias, para cada indivíduo. O intervalo entre as gravações, em número de dias, também é indicado.

Tabela 1.1. Valores de similaridade entre dois grupos de cantos individuais de *Volatinia jacarina*, gravados em dois dias diferentes dentro de uma mesma estação reprodutiva, na Fazenda Água Limpa, Brasília, DF.

Anilha (CEMAVE)	Estação	Intervalo de dias entre as duas gravações	Similaridade entre as duas gravações (cinco amostras para cada dia)
C58189	2006-2007	2	0,54
D97779	2007-2008	7	0,67
C53901	2006-2007	8	0,65
D90675	2007-2008	8	0,57
D90620	2007-2008	10	0,66
D97746	2007-2008	11	0,53
D97784	2007-2008	13	0,62
C58187	2007-2008	35	0,59
D90709	2007-2008	36	0,54
D90724	2007-2008	41	0,44
D83624	2007-2008	56	0,40
Média		20,64	0,56 ± 0,09

Foi feita uma regressão linear múltipla entre “intervalo de tempo entre cantos gravados em diferentes dias” e o “índice de similaridade entre o grupo de amostras do primeiro e do segundo dia”, controlando-se para similaridade intra-individual dentro de

um mesmo dia ($F_{2,8} = 4,876$, $p = 0,041$, $r^2 = 43,67\%$). Houve um efeito significativo do intervalo em dias entre as duas gravações e a similaridade dos cantos ($\beta = -0,72 \pm 0,28$, $p = 0,03$), mas não houve relação entre a similaridade dos cantos de um indivíduo em um mesmo dia e a similaridade de cantos de dias diferentes ($\beta = 0,04 \pm 0,28$, $p = 0,87$) (Fig. 1.5). Ou seja, quanto maior o intervalo de dias, menor a fidedignidade com que um indivíduo repete seu próprio canto.

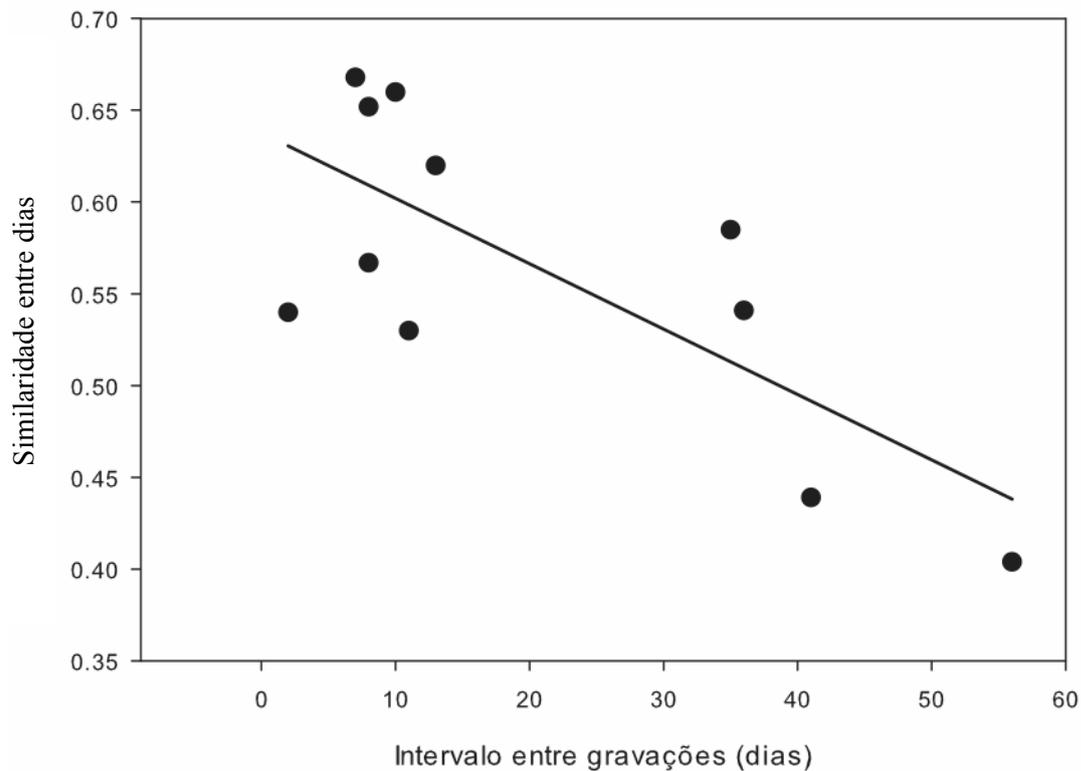


Figura 1.5. Regressão linear entre a similaridade de cantos de um mesmo indivíduo gravado em dois dias diferentes e o intervalo entre estas gravações ($F_{2,8}=4,876$, $p=0,041$, $r^2 = 43,67\%$; $\beta = -0,72 \pm 0,28$, $p = 0,03$).

Consistência inter-anual

Três indivíduos foram regravados entre diferentes estações reprodutivas. O primeiro deles foi gravado nas três estações consecutivas, e apresentou um índice de similaridade relativamente alto entre as amostras de todas as estações, com uma média de $0,58 \pm 0,08$ ($n = 5$ cantos para cada estação, totalizando 15 cantos do mesmo indivíduo). Sua estrutura continuou basicamente a mesma, como pode ser visto na Figura 1.6.

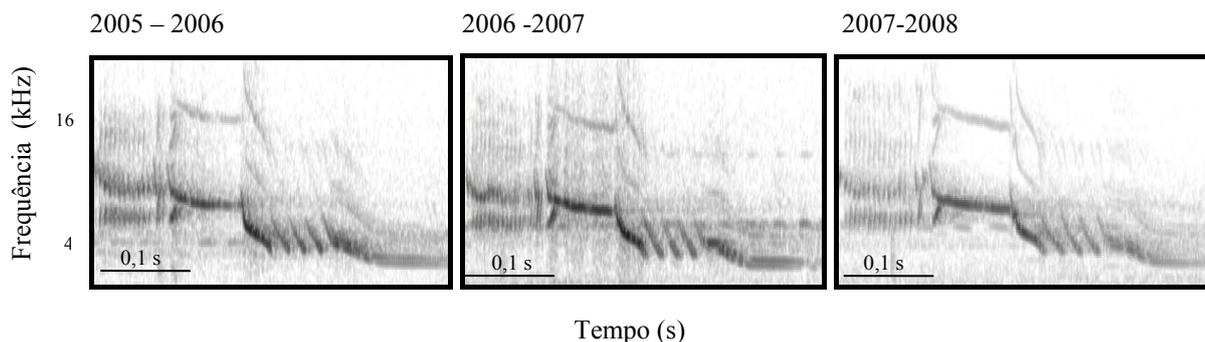


Figura 1.6. Espectrogramas do canto de um mesmo macho (D83697) de *Volatinia jacarina* que foi gravado nas três estações reprodutivas na Fazenda Água Limpa, Brasília, DF.

O segundo foi gravado nas estações 2006-2007 e 2007-2008. Seu índice de similaridade entre as estações foi de $0,55 \pm 0,05$ ($n = 5$ cantos para cada estação), e sua estrutura também permaneceu basicamente a mesma (Fig. 1.7).

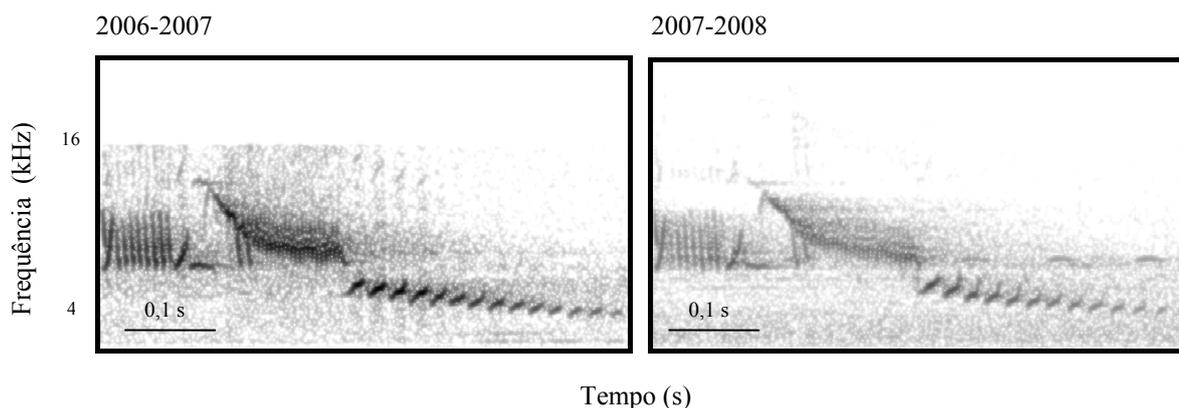


Figura 1.7. Espectrogramas do canto de um mesmo macho (D83682) de *Volatinia jacarina* que foi gravado nas duas últimas estações reprodutivas, na Fazenda Água Limpa, Brasília, DF.

O terceiro indivíduo foi gravado na primeira e terceira estações reprodutivas. Seu canto permaneceu essencialmente com a mesma estrutura, com a exceção de uma porção, que em 2005-2006 era mais modulada (*i.e.* ocupando uma maior banda de frequências), enquanto que a mesma porção na estação 2007-2008 apresentou-se menos modulada, como evidenciado na Fig. 1.8. De fato, a média de similaridade entre as amostras das duas estações apresentou-se relativamente baixa, sendo igual a $0,36 \pm 0,08$ ($n = 5$ cantos para a estação 2005-2006 e $n = 10$ para a estação 2007-2008, totalizando 15 cantos).

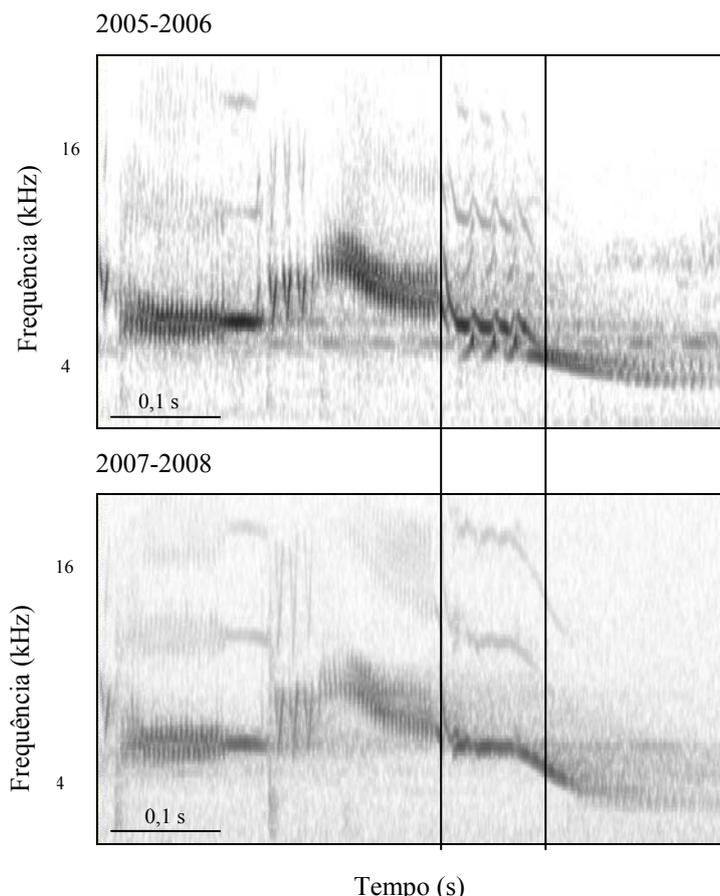


Figura 1.8. Espectrogramas do canto de um mesmo macho (D83698) que foi gravado na primeira e na última estações reprodutivas, Fazenda Água Limpa, Brasília, DF. A porção do canto que sofreu variação está indicada entre as linhas paralelas.

Indivíduos com cantos similares

Inspecionando-se a matriz de similaridades com cuidado (Anexo 2), foi visto que existem alguns pontos “quentes” no meio da matriz (longe da diagonal), onde não seriam esperados, por representarem comparações entre indivíduos diferentes. Estes indivíduos puderam ser separados de acordo com o padrão visual de seu espectrograma em oito grupos (2 a 4 indivíduos por grupo) [ver anexo 1]. A Tabela 1.2 apresenta os índices de similaridade dentro de cada grupo. O índice de similaridade inter-individual médio dentro desses grupos foi de $0,49 \pm 0,06$, significativamente maior que a média de similaridade inter-individual para todos os indivíduos gravados em ambas as estações reprodutivas (Mann Whitney $U = 12$; $n_1 = 8$; $n_2 = 32$; $p < 0,001$) e significativamente menor que a média de similaridade intra-individual para todos os indivíduos gravados em ambas as estações (Mann Whitney $U = 306$; $n_1 = 8$; $n_2 = 32$; $p < 0,001$).

Destes oito grupos, quatro são compostos por indivíduos que estavam cantando em posições no *grid* excepcionalmente próximas (grupos 3, 4, 5 e 7: < 80 m), o que leva

a crer que uma das origens de tal similaridade esteja relacionada com agrupamento geográfico dos indivíduos. No entanto, não houve correlação significativa entre os índices de similaridade intra-grupo e a distância entre estes indivíduos ($r = 0,159$, $p = 0,683$).

Tabela 1.2. Valores de similaridade intra-grupo para grupos compostos por indivíduos cuja estrutura do canto é parecida, ao se inspecionar visualmente os espectrogramas (os espectrogramas de cada indivíduo podem ser consultados no Anexo 1).

Grupo	Indivíduo	Similaridade grupo	intra- Pontos no <i>grid</i> onde o indivíduo foi gravado cantando	Distância (aproximada) entre os pontos mais extremos
1	D90709	0,40	J-1 e K-1	184 m
	D97766 (ry ry pr wb)		K-1 H3 e H4	
2	D97746	0,50	D-1 e E-1	100 m
	C58187		F3, G3 e G4	
3	D90703	0,55	A-1	0 m
	D83697		A-1	
4	D90620	0,54	A5 e A6	60
	D97784		A3	
	D97779		A4 e A6	
5	C58113	0,51	G3	28 m
	D83699		F3 e F4	
6	C58191	0,56	J2, J1, I1 e I2	222 m
	D97793		B7 e A7	
7	(Verde Vermelho Prata Amarelo)	0,41	A6 e A5	80 m
	D90675		A2 e A3	
8	C53901	0,44	A7	180 m
	D83663		D5 e E5	
	D83624		E0 e F1	
	D90724		H2	
Média		0,49 ± 0,06		

Discussão

Os resultados deste capítulo mostram pela primeira vez através de métodos quantitativos que existe um alto grau de estereotipia no canto de machos de *Volatinia jacarina*. A média de similaridade intra-individual é mais de três vezes maior do que a similaridade inter-individual, considerando-se todos os indivíduos gravados nas três estações reprodutivas. Alguns indivíduos chegaram a ter índices de similaridades intra-individual tão altos quanto 0,99, enquanto que o índice de similaridade entre diferentes indivíduos chegou a ser tão baixo quanto 0,03.

O valor médio de similaridade intra-individual é próximo do relatado para as espécies de oscines *Stachyris ruficeps praecognita* (Timaliidae) ($0,81 \pm 0,04$) (Shieh e Liang, 2007) e *Miliaria calandra* (Emberizidae) ($0,78 \pm 0,01$) (Holland *et al.*, 1996). No entanto o valor médio de similaridade inter-individual de *V. jacarina* é marcadamente mais baixo do que o relatado para as mesmas espécies: $0,50 \pm 0,13$ para *S. ruficeps* e $0,63 \pm 0,03$ para *M. calandra*. Ou seja, o canto do tiziu possui uma maior estereotipia em relação às duas espécies de oscines que já foram analisadas através de correlação cruzada de espectrogramas até o momento.

Portanto, a proposta do sistema de assinatura (Fandiño-Mariño e Vielliard, 2004) para o canto do tiziu é confirmada, a princípio. No entanto, é preciso levar em conta que através de inspeção visual de espectrogramas, diferentemente do esperado, foram encontrados oito padrões de estruturas de canto que se repetiram entre diferentes indivíduos da população. Foram observados até quatro indivíduos compartilhando uma mesma estrutura de canto. O valor médio de similaridade inter-individual dentro destes grupos foi de $0,49 \pm 0,06$, significativamente maior que a média de similaridade inter-individual para todos os indivíduos gravados nas duas últimas estações reprodutivas, porém ao mesmo tempo significativamente menor que a média de similaridade intra-individual dos mesmos. Ou seja, os cantos dentro de cada um dos grupos são mais parecidos entre si do que seria esperado para indivíduos diferentes, porém esta semelhança não chega a ser tão alta quanto seria esperado para cantos de um mesmo indivíduo.

Os padrões encontrados entre cantos de diferentes indivíduos dentro desses grupos podem ser devidos a estes tizius terem aprendido dos mesmos tutores quando jovens. Sabe-se que oscines (e portanto Emberizidae) possuem tanto um componente genético quanto de aprendizado em seu canto. Há uma janela de aprendizado nos seus

primeiros meses de vida que é crucial para a formação de seu canto, como confirmado por diversos estudos laboratoriais (Kroodsmá, 2005). Neste período, filhotes ouvem o canto de machos adultos (tutores), em geral seu pai social, que servirá de molde para a constituição de seu próprio canto. Já foi observado que, em algumas espécies de oscines, machos vizinhos possuem cantos significativamente mais similares do que indivíduos não-vizinhos, como por exemplo em *Setophaga ruticilla* (Parulidae) (Shackell *et al.*, 1998).

Machos de *V. jacarina* que possuem cantos altamente semelhantes podem ter nascido em ninhos próximos, ou talvez no mesmo ninho, tendo portanto ouvido os cantos dos mesmos tutores. Isto é parcialmente corroborado por uma análise exploratória da posição em que cada um destes indivíduos estava cantando. Dos oito grupos, quatro são compostos por machos que defenderam territórios excepcionalmente próximos, a distâncias inferiores a 80 m. No grupo 5, por exemplo, os indivíduos estavam cantando a no máximo 30 m um do outro, e no grupo 3 os machos estavam cantando no mesmo quadrante do *grid* (ou seja, a menos de 20 m de distância). É interessante também observar que no grupo 4, os três indivíduos estavam distribuídos linearmente ao longo da borda do território, separados por uma distância de apenas 60m.

Wheelwright *et al.* (2008) mostraram que filhotes de *Passerculus sandwichensis* (Emberizidae) não se baseiam no canto de apenas um tutor para formar seu próprio canto. Na verdade, seu canto é formado a partir de uma mistura de elementos ouvidos de diversos tutores. Apenas 12% dos filhotes de tal estudo tiveram seu canto mais parecido com o de seus pais sociais. O restante teve cantos mais parecidos com os de machos vizinhos cantando no ano de seu nascimento (35%) e cantando na sua primeira estação reprodutiva (26% para machos mais velhos e 26% para machos de mesma idade), mostrando que a janela de aprendizado desta espécie se estende até pelo menos a sua primeira estação reprodutiva. Nenhum dos filhotes apresentou maior similaridade com seu pai genético, no caso de filhotes gerados por fertilização extra-par, indicando que o componente de aprendizado é determinante nesta espécie. Filhotes nascidos em um mesmo ninho na maioria dos casos tiveram cantos diferentes.

É possível que mecanismos similares operem em *V. jacarina*, pois existem semelhanças notáveis com a espécie norte-americana *Passerculus sandwichensis*. Ambos são emberizídeos sazonais e migratórios que defendem territórios pequenos, e possuem um único canto em seu repertório, presumivelmente repetido por toda a vida

com alta fidelidade. O canto de *P. sandwichensis* é de curta duração (aprox. 2-3 s), composto por uma série de notas introdutórias que culminam em uma sílaba de vibração de banda larga e é finalizado por um trinado terminal. Embora um pouco mais longo que o canto de *V. jacarina*, o padrão chama atenção pela similaridade entre as duas espécies. Além disso, os índices de fertilização extra-par relatados para ambas as espécies são bastante altos: 45% em *P. sandwichensis* (Wheelwright *et al.*, 2008) e 50% em *V. jacarina* (Carvalho *et al.*, 2006).

É possível que machos de *V. jacarina* possuam micro-dialetos, perceptíveis em escalas geográficas muito pequenas, como já foi relatado para as espécies *Spizella passerina* (Emberizidae) (Liu, 2001 *in* Marler e Slabbekoorn, 2004) e *P. sandwichensis* (Wheelwright *et al.*, 2008). Tais micro-dialetos, ou “linhagens de canto”, podem persistir na população se machos retornarem para os mesmos territórios a cada estação reprodutiva, transmitindo assim seus cantos para gerações seguintes de filhotes nascidos nas proximidades. Maia (2008) relatou que a taxa média de retorno de machos *V. jacarina* na área do estudo é de 26%, e alguns indivíduos já foram vistos fazendo display exatamente no mesmo poleiro em diferentes estações reprodutivas (observação pessoal). Estes dados sugerem que linhagens de canto podem ser mantidas em *V. jacarina*, mesmo que em uma baixa proporção.

Uma explicação alternativa é que machos cantando em territórios próximos convergiram para um mesmo canto, imitando o canto do vizinho, como já foi descrito para a espécie *Spizella pusilla* (Emberizidae), por exemplo, embora ela possua mais de um canto em seu repertório (Marler e Slabbekoorn, 2004). Para que algo similar seja possível em *V. jacarina*, é necessário que exista plasticidade no canto de adultos, tornando possível a incorporação de modificações e novos elementos em seu canto.

Espécies de aves com apenas um canto em seu repertório em geral repetem este canto ao longo de toda sua vida, porém mais de um autor já apontou para a possibilidade de haver variação significativa entre os cantos emitidos por um mesmo macho (Ratcliffe e Weisman, 1985; Searcy e Nowicki, 1999 *in* Marler e Slabbekoorn, 2004; e Searcy *et al.* 2000, *in* Marler e Slabbekoorn, 2004). Os resultados referentes à consistência dos cantos de um mesmo indivíduo de *V. jacarina* ao longo do tempo corroboram a idéia acima mencionada. A média da similaridade intra-individual de 11 indivíduos gravados em intervalos diferentes neste estudo foi igual a 0,56, significativamente mais baixa que a média intra-individual de cantos gravados em um mesmo dia, porém não chegou a ser tão baixa quanto o índice de similaridade inter-

individual da população como um todo em ambas as estações reprodutivas, o que sugere que a identidade vocal é mantida. Além disso, foi encontrada uma correlação significativa negativa entre índice de similaridade intra-individual e intervalo de tempo entre os cantos gravados. Estes resultados sugerem que embora os cantos emitidos por um indivíduo em um mesmo dia sejam altamente conservados, estes sofrem alterações cada vez maiores ao longo da estação, indicando que pode haver plasticidade de canto nesta espécie.

Quanto aos indivíduos gravados entre diferentes estações, dois deles apresentaram índices de similaridade relativamente altos (0,58 e 0,55) sugerindo que seu canto continuou essencialmente o mesmo (o que pode ser constatado pela visualização dos espectrogramas), porém não permaneceu com uma conservação tão alta quanto a verificada entre cantos emitidos por estes mesmos macho em um mesmo dia (0,73 e 0,64, respectivamente). O outro macho que foi gravado em duas estações reprodutivas apresentou uma alteração em seu canto, perceptível pela inspeção visual dos espectrogramas e pelo seu baixo índice de similaridade entre estações (0,36). Esta alteração na estrutura, portanto, sugere que existe alguma plasticidade de canto nesta espécie, e que possivelmente tal plasticidade seja variável individualmente.

Até o momento não foram feitos experimentos em relação à aprendizagem de canto de *V. jacarina*, e não se sabe se existem dialetos entre populações desta espécie. Embora estes dados sejam preliminares, eles sugerem que o tiziu possui plasticidade em seu canto, e que indivíduos vizinhos podem ter o canto mais parecido. No entanto, estudos futuros, incluindo análises laboratoriais, são necessários para se conhecer estes padrões com maior clareza. Com os dados atuais também será possível testar se indivíduos com cantos mais parecidos são mais aparentados entre si, pois amostras de sangue foram extraídas de cada macho gravado.

Em conclusão, este é o primeiro estudo a confirmar por métodos quantitativos que o canto de machos de *Volatinia jacarina* é altamente estereotipado, provavelmente possuindo o maior grau de estereotipia em oscines relatado até o momento na literatura. Os dados sugerem que esta espécie possui micro-dialetos, consistentes entre escalas geográficas muito pequenas. Foi visto também que seu canto sofre pequenas alterações ao longo de uma mesma estação reprodutiva e entre estações, o que indica a existência de plasticidade no canto de adultos.

Capítulo 2 – Atributos acústicos do canto de *Volatinia jacarina* refletem qualidade fenotípica de machos?

Introdução

Muitas pesquisas confirmam que o canto de aves tem duas funções principais: repelir machos rivais e atrair fêmeas. Experimentos simples mostram que fêmeas respondem com solicitações de cópula a cantos de machos, e machos podem ser intimidados pelo canto de rivais (Marler e Slabbekoorn, 2004; Catchpole e Slater, 2008).

Cantos de aves são uma categoria de sinal, e assim podem transmitir com honestidade informações a respeito do seu emissor. Searcy e Nowicki (2005) sugeriram que sinais serão honestos se: a) alguma característica do sinal for consistentemente correlacionada com algum atributo do sinalizador ou seu ambiente; e b) receptores se beneficiarem em obter a informação sobre esse atributo.

Existem diversas características presentes no canto de um macho que podem influenciar na escolha da fêmea devido ao fato de refletirem algum aspecto da qualidade de seu emissor. Abaixo discuto algumas destas principais características, de acordo com revisões feitas por Gil e Gahr (2002), Nowicki e Searcy (2004) e Podos *et al.* (2004).

A primeira destas características é a taxa de canto, definida como o número de cantos por minuto executados ininterruptamente por um macho. Estudos de campo indicam que este traço está sob efeito positivo de seleção sexual em algumas espécies. Por exemplo, taxas de canto em machos de *Sylvia atricapilla* (Sylviidae) estão correlacionadas à data de formação de par (Hoi-Leitner *et al.*, 1995), mesmo depois de se controlar a análise para qualidade de território. Ou seja, quanto maior a taxa de canto de um macho, mais cedo ele consegue acasalar. Carvalho *et al.* (2006) mostraram que machos de *Volatinia jacarina* (Emberizidae) mais bem sucedidos em formar par possuem taxas de canto significativamente maiores do que machos que não formaram par. Em laboratório, fêmeas de *Zonotrichia leucophrys* (Emberizidae) mostram uma preferência sexual por cantos longos e com altas taxas de repetição por minuto (Wasserman e Cigliano, 1991), e esta preferência também já foi demonstrada para cerca de 11 espécies de pelo menos nove diferentes famílias (Rædesater *et al.*, 1987; Eens *et al.*, 1991; revisão de Marler e Slabbekoorn, 2004).

A taxa de canto pode estar correlacionada positivamente ao tamanho do território do macho (ex. *Pachycephala pectoralis*: Van Dongen e Mulder, 2008). Porém este atributo acústico pode também estar relacionado a uma maior qualidade genética do

macho. Machos de *Taeniopygia guttata* (Estrildidae) fornecem cuidado parental mas não defendem território, e em experimentos de laboratório os machos com maiores taxas de canto não só foram mais preferidos por fêmeas, mas também tiveram proles com maior massa corporal (Collins *et al.*, 1994). Outra correlação interessante é encontrada na espécie *Hirundo rustica* (Hirundinidae), em que a probabilidade de uma fêmea ter filhos resultantes de fertilização extra-par é inversamente proporcional à taxa de canto do macho com que está pareada (Møller *et al.*, 1998).

A taxa de canto é considerada um sinal custoso e potencialmente honesto, e alguns estudos fornecem evidência para isto. Já foi mostrado, por exemplo, que machos de *Ficedula hypoleuca* (Muscicapidae) cantam mais quando providos de alimento extra em seu território (Alatalo *et al.*, 1990). Adicionalmente, quando a temperatura ambiente é mais alta, machos desta espécie cantam com uma maior taxa (Gottlander, 1987). O pressuposto é que em territórios com maiores recursos, machos geralmente estarão mais bem alimentados, ou terão capacidade de encontrar comida mais facilmente, podendo assim passar mais tempo cantando.

Outros estudos indicaram correlação entre taxa de canto e qualidade individual, sob vários aspectos. Exemplos podem ser citados, com diferentes espécies: altas taxas de ectoparasitismo têm um impacto negativo sobre a taxa de canto (*Hirundo rustica*: Møller, 1991); machos com maiores taxas de canto possuem ninhadas maiores (*Carpodacus mexicanus*: Mennill *et al.*, 2006; *Vidua chalybeata*: Payne e Payne, 1977). Uma dessas espécies, *Vidua chalybeata*, é parasita de ninho, portanto não existem benefícios diretos fornecidos pelo macho à fêmea, como território ou cuidado parental, somente sua carga genética. Isso sugere que a taxa de canto pode sinalizar a qualidade genética de um macho (hipótese dos “bons genes” - ver revisão de Dias *et al.*, 2008). Além disso, Greig-Smith (1982) mostrou que na espécie *Saxicola torquata* (Muscicapidae) existe uma correlação positiva entre a taxa de canto e a participação do macho no cuidado parental, consistindo na alimentação aos filhotes e defesa dos mesmos contra predadores. Estes dados indicam que a taxa de canto pode ser um importante sinalizador de condição corporal, qualidade genética e comportamental de um macho.

Uma segunda característica importante se refere ao desempenho de trinado durante o canto, forma pela qual muitas espécies emitem seu canto. Trinados são sílabas de canto repetidas em alta velocidade. Trinados rápidos são comparativamente mais difíceis de se produzir porque requerem maiores níveis de desempenho vocal, com

movimentos mais rápidos do trato vocal e da respiração (Podos *et al.*, 2004). Em três estudos de laboratório realizados com *Serinus canaria* (Fringillidae), cantos de *playback* com trinados mais rápidos estimularam nas fêmeas *displays* de solicitação de cópula mais elaborados ou freqüentes (Vallet e Kreutzer, 1995; Vallet *et al.*, 1998; e Draganoiu *et al.*, 2002).

A representação gráfica da relação entre a taxa de trinado e a banda de freqüência de canto para 34 espécies de emberizídeos ocorre na forma de uma distribuição triangular, mostrando a existência de limites de desempenho de canto (Podos, 1997). Cantos com maiores taxas de trinado necessariamente possuem bandas de freqüência menores, enquanto que cantos com taxas de trinado menores podem ter tanto bandas de freqüência largas quanto curtas. Esta troca, que envolve uma relação custo-benefício (*trade-off*), é devido ao fato de que, para cantar bandas de freqüência maiores, um indivíduo precisa abrir mais seu bico (Podos, 1997). Quanto maior a velocidade do trinado, menor será o intervalo de tempo disponível para se abrir e fechar o bico a cada nota emitida, limitando a abertura máxima do bico, e resultando assim em uma menor banda de freqüência do canto.

Ballentine *et al.* (2004) forneceram evidência de que tanto a banda de freqüência quanto a taxa de trinado, analisadas em conjunto, estão sujeitas à seleção sexual. Em um experimento de laboratório, os autores apresentaram a fêmeas de *Melospiza georgiana* (Emberizidae) pares de cantos que diferiam apenas quanto à sua distância do "limite de desempenho" (equivalente à diagonal superior do triângulo na distribuição mencionada acima). As fêmeas fizeram mais *displays* de solicitação de cópula a cantos possuindo simultaneamente trinados mais rápidos e bandas mais largas, ou seja, cantos que refletiam maiores graus de dificuldade em serem produzidos e, portanto, mais próximos do limite de desempenho.

Um terceiro parâmetro importante é a pureza tonal. Algumas aves mantêm a pureza-tonal na estrutura de seus cantos por meio de ajustes precisos e rápidos do volume do trato vocal, como por exemplo por meio de mudanças na abertura do bico (Westneat *et al.*, 1993). Movimentos do bico e de outras partes do trato vocal são finamente coordenados com a atividade da siringe (Podos *et al.*, 1996). Uma perda de precisão nos ajustes de abertura do bico leva a uma redução da qualidade de pureza tonal do canto (Hoese *et al.*, 2000). Strote e Nowicki (1996) mostraram em um experimento de laboratório que fêmeas de *Melospiza melodia* (Emberizidae) possuem preferência por cantos de machos com menos harmônicos.

A complexidade de canto é ainda outro parâmetro, que é mensurado como o número de tipos diferentes de cantos ou de sílabas que um macho possui em seu repertório. Por exemplo, estudos de campo mostraram que machos de *Acrocephalus schoenobaenus* (Sylviidae) com maior número de sílabas em seu repertório formam par mais rapidamente (Buchanan e Catchpole, 1997; Catchpole, 1980), enquanto que machos de *Acrocephalus arundinaceus* (Acrocephalidae) que cantam maior número de sílabas obtêm mais fertilizações extra-par (Hasselquist *et al.*, 1996). Fêmeas de *Sturnus vulgaris* (Sturnidae) também escolhem ativamente machos com maiores repertórios (Mountjoy e Lemon, 1996). No entanto, o tamanho de repertório não é um bom preditor de sucesso de pareamento quando se controla estatisticamente para qualidade de território ou data de chegada do macho (Searcy, 1992a; Gil e Slater, 2000; Gil e Gahr, 2002).

Outro aspecto do canto que afeta a preferência de fêmeas é se o canto é local ou pertencente a populações de outras regiões. Fêmeas em geral rejeitam *playbacks* de cantos gravados de outras populações e preferem cantos de machos de sua própria população (Searcy, 1992b; O’Loghlen e Rothstein, 1995). No entanto, Nowicki *et al.* (2004) chamam a atenção para a ausência de vias causais que expliquem a evolução deste padrão de preferência das fêmeas. Em algumas espécies territoriais, vizinhos próximos compartilham uma percentagem significativa de seus repertórios. Já foi mostrado, por exemplo, que a capacidade de um macho de *Melospiza melodia* (Emberizidae) em manter seu território está correlacionada com o grau de similaridade entre o seu canto e o de vizinhos, em vez do tamanho de seu repertório (Beecher *et al.*, 2000).

Nowicki *et al.* (2002b) mostraram em um estudo de laboratório que a qualidade do aprendizado do canto de machos é ainda outra característica que pode afetar as preferências da fêmea na espécie *Melospiza melodia*. Fêmeas fizeram mais *displays* de solicitação de cópula a cantos de machos que reproduziam com maior fidelidade o modelo aprendido. Os cantos utilizados como modelo foram gravados da mesma população de onde as fêmeas foram capturadas. É possível também que a fidelidade com que um indivíduo repete seu próprio canto seja um traço sexualmente selecionado, no entanto até o momento não existem estudos que tenham testado esta hipótese.

Finalmente, existem outros detalhes acerca do canto que podem afetar o sucesso do macho, tais como sílabas especiais ou a frequência de pico do canto. Em algumas espécies, a presença de um único tipo de sílaba no canto explica a maior parte da

variância no sucesso do macho. Na espécie *Anthus spinoletta* (Motacillidae), a única variável no canto que prediz sucesso de pareamento é um tipo específico de ‘buzz’, com uma banda larga de frequências, e que não é particularmente complexo ou modulado (Rehsteiner *et al.*, 1998).

Conforme os exemplos acima citados, diversas características acústicas presentes no canto podem ser bons indicadores da qualidade do macho. No entanto, a via de ligação entre estes dois fatores só foi explicada na década de 1990, através da Hipótese do Estresse de Desenvolvimento (Nowicki *et al.*, 1998; Nowicki e Searcy, 2004). De acordo com essa hipótese, a ligação entre características do canto e qualidade individual existe porque os núcleos cerebrais responsáveis pelo aprendizado e controle do canto se desenvolvem principalmente durante os primeiros meses após a eclosão do filhote. Durante esse período, os filhotes são mais suscetíveis a estresses nutricionais e de outros tipos, como o frio. Apenas indivíduos possuindo bons desempenhos diante do estresse ou indivíduos menos expostos ao estresse são capazes de investir suficientes recursos no desenvolvimento cerebral para otimizar o aprendizado do canto.

Características do canto que são aprendidas, portanto, se tornam indicadores confiáveis de qualidade do macho, com a honestidade mantida devido aos custos de desenvolvimento das estruturas cerebrais relacionadas ao canto (Nowicki *et al.*, 2002a, Nowicki e Searcy, 2005). Indivíduos com desenvolvimento cerebral prejudicado provavelmente serão menos capazes de encontrar comida, defender bons territórios e serem bons pais, e carregarão este tipo de informação em características de seu canto, que a fêmea poderá utilizar como pistas para avaliar a qualidade de um macho e escolher seu parceiro.

A espécie utilizada no presente estudo é o tiziu, *Volatinia jacarina* (Emberizidae), que ocorre desde o sul do México até o a Argentina. Os machos de *V. jacarina* defendem territórios bastante pequenos e aglomerados (Murray, 1982; Almeida e Macedo, 2001), onde constroem seus ninhos próximos ao chão, em arbustos ou gramíneas (Almeida & Macedo, 2001). A taxa média de retorno de machos relatada para esta espécie é de 26% (Maia, 2008). Seu canto é um caso particular na classe Aves, por possuir um alto grau de estereotipia individual, sendo composto por apenas uma sílaba, altamente complexa (ver Capítulo 1). Os cantos são emitidos durante longos períodos do dia em conjunto com seu *display*, que envolve um curto vôo vertical com repetidas batidas das asas. Aterrissando no mesmo local, tornam a pular em seguida podendo realizar séries de 12 a 14 saltos por minuto, durante períodos extensos do dia

(Sick, 2001). Considerando-se estes fatores, e o fato de que a taxa de fertilização extra-par nesta espécie chega ao alto índice de 50% (Carvalho *et al.*, 2006), é provável que determinadas características do canto dos machos estejam sob forte efeito de seleção sexual e que, portanto, sinalizem sua qualidade.

Este capítulo tem por objetivo avaliar se, na espécie *Volatinia jacarina*, alguns atributos acústicos do canto podem refletir a qualidade de um macho. Para isso, quatro hipóteses foram geradas: (1) A condição corporal (peso/tarso) é correlacionada a alguma das variáveis acústicas (VA) (taxa de canto, índice de desempenho, fidedignidade de repetição); (2) O índice de muda (velocidade em se realizar a muda para a plumagem nupcial) é correlacionado a alguma das VA; (3) O número de sementes no território é correlacionado a alguma das VA; e (4) O número de ectoparasitas presentes nas asas é correlacionado a alguma das VA.

Material e Métodos

Área de estudo. As gravações foram feitas durante um período de dois anos em um pomar abandonado ocupado predominantemente por gramíneas, inserido em uma matriz de cerrado preservado na Fazenda Água Limpa (15°56'S 47°56'W), de propriedade da Universidade de Brasília.

O trabalho total de campo correspondeu a aproximadamente 420 horas distribuídas ao longo das duas estações reprodutivas. A captura dos indivíduos foi realizada durante duas estações reprodutivas, sendo a primeira entre 13 de novembro de 2006 e 10 de janeiro de 2007, e a segunda entre 24 de outubro de 2007 e 28 de março de 2008. Foram capturados 108 indivíduos na primeira estação, e 265 indivíduos na segunda. Em ambos os anos os indivíduos da espécie puderam ser vistos na área a partir do final de outubro e começaram a realizar displays no final de dezembro.

Coleta de dados

Marcação de indivíduos. A captura foi realizada com o auxílio de três a cinco redes de neblina, armadas a partir das 06:00 h da manhã diariamente na área de estudos. Todos os indivíduos capturados foram anilhados com uma combinação única de três anilhas plásticas coloridas e uma anilha metálica numerada do CEMAVE (ICMBio). As seguintes medidas foram extraídas tanto de machos como fêmeas: comprimento do tarso esquerdo, da asa esquerda, do bico e da cauda, utilizando-se um paquímetro digital com

precisão de 0,01 mm na primeira estação e um paquímetro mecânico com precisão de 0,1 mm na segunda; massa corporal medida através de um dinamômetro de mola Pesola® (precisão de 0,2 g na primeira estação e precisão de 0,25 g na segunda); número de ectoparasitas em cada uma das asas contados por inspeção visual contra a luz (apenas na segunda estação); presença de placa incubadora, presença de protuberância cloacal e número de mudas em cada parte do corpo.

Plumagem. Alguns dados foram coletados apenas de machos: desenho da mancha branca subaxilar de cada asa em transparências de acetato; percentagem de cobertura de plumagem nupcial medida em quatro regiões do corpo (dorso, cabeça, região do uropígio e peito) contando-se quantas das oito secções de um disco plástico transparente de 1,4 cm de diâmetro estavam preenchidas por plumagem negra quando este era sobreposto ao corpo da ave. O percentual de plumagem nupcial de cada macho foi gerado a partir da média das quatro regiões corporais medidas, dividida por oito; e coleta de penas nupciais para futuras análises de espectrofotometria (2 penas brancas de cada mancha branca subaxilar, 5 penas nupciais do dorso e do peito).

Gravações. Ao todo foram gravados um total de 32 machos anilhados (9 na estação 2006-2007, 25 na estação 2007-2008, e 2 na estação 2005-2006 em um dia de gravação experimental) utilizando-se um gravador analógico (SONY TC-D5 PRO II) nas estações 2005-2006 e 2006-2007, e um gravador digital (Marantz PMD 660) na estação 2007-2008, seguindo-se metodologia detalhada por Budney e Grotke (2009). Todas as gravações foram feitas com um microfone unidirecional (Sennheiser K6). Em cada gravação foi anotada a combinação das anilhas do macho em questão, observada por binóculo, e informações relativas ao dia, horário e local.

As gravações foram transferidas para o computador a uma resolução de 16 bits, com taxa de amostragem de 44.1 kHz em arquivos não-comprimidos, (.wav), e organizadas de acordo com o dia em que foram realizadas. Cinco amostras de cantos de cada indivíduo foram extraídas de modo a se excluir as notas introdutórias e abranger até o limite visível do final do canto no espectrograma (observando-se também os respectivos oscilogramas).

Um filtro para remoção de frequências inferiores a 1 kHz foi aplicado a todas as amostras, para atenuação dos ruídos de fundo, o que não prejudica a porção da gravação analisada, pois a frequência mínima do canto do tiziu situa-se em torno de 2 kHz. A edição das gravações, aplicação dos filtros e geração de espectrogramas (com

FFT de 256 pontos) e todas as medições acústicas foram feitas através do software Adobe Audition ® v. 1.2.

Medidas acústicas. Os parâmetros acústicos usados nas análises foram: taxa de canto (nº de cantos por minuto), índice de desempenho (a partir da distribuição “banda de frequência vs. duração”, detalhado abaixo), e fidedignidade de repetição (índice de similaridade intra-individual em um mesmo dia). Para todas as medidas acústicas foram utilizadas as médias dos parâmetros obtidos de cinco cantos de cada indivíduo, gravados em um mesmo dia e escolhidos a partir de gravações em que o indivíduo emitiu vários cantos de modo contínuo. Nessa amostragem foram priorizadas gravações de cantos com poucos ruídos de fundo e que não estivessem sobrepostos a outros cantos.

A duração de cada canto, em milissegundos, foi estimada a partir dos gráficos de oscilograma e espectrograma em conjunto. As notas introdutórias não foram consideradas em nenhuma das medidas por não fazerem parte da porção mais complexa do canto. Portanto o início do canto foi considerado a partir do final da última nota introdutória, que é facilmente identificável visualmente através do espectrograma, com uma precisão de milissegundos (Figura 2.1). O final do canto não tem um limite preciso pois diminui gradualmente em amplitude e é necessária uma observação cuidadosa do espectrograma para se definir onde termina cada canto. No entanto, dos cinco cantos medidos de cada indivíduo, a maior medida de duração raramente excedia em 20 milissegundos a menor medida de duração, indicando que as medidas são consistentes.

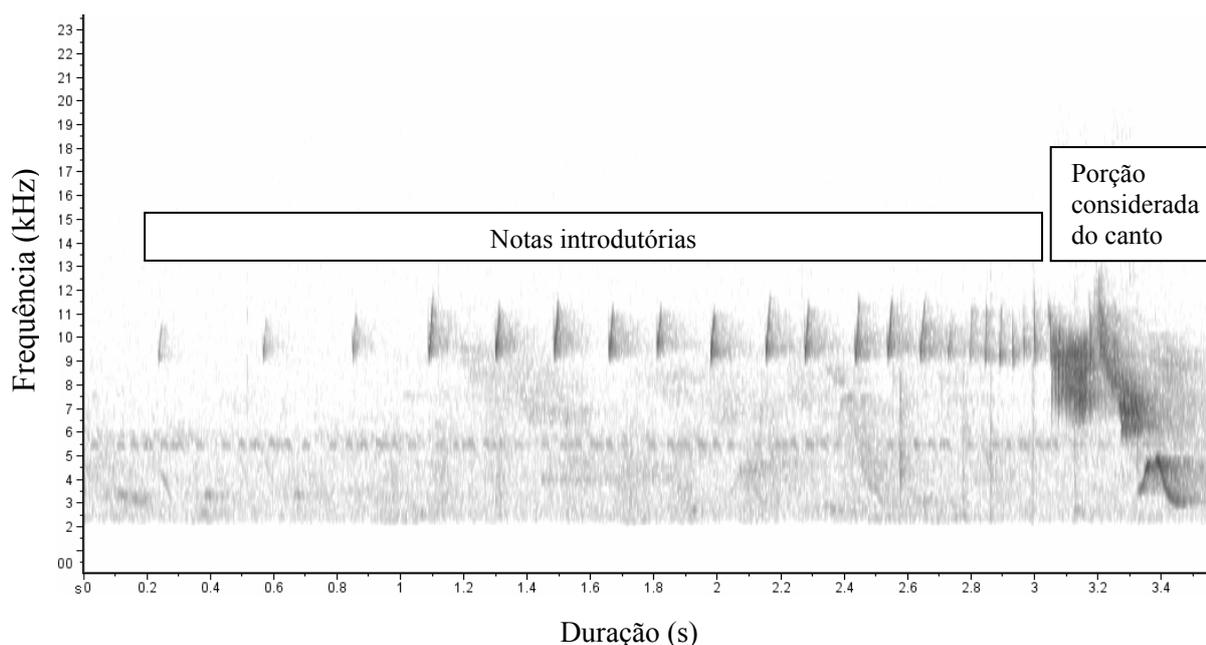


Figura 2.1. Espectrograma do canto de um macho de *Volatinia jacarina*, onde estão evidenciadas as notas introdutórias, não consideradas nas análises, e a parte do canto que foi considerada.

A taxa de canto (n° de cantos/minuto) foi calculada a partir do número de cantos emitidos ininterruptamente por cada indivíduo durante o maior segmento gravado, o que variou de aproximadamente 2 a 8 minutos.

A largura da banda de frequências de cada canto foi calculada através da diferença entre a frequência máxima e a frequência mínima (em kHz). Estes valores foram obtidos a partir do gráfico de espectro de potência (*power spectrum*) fazendo-se um *scan* sobre toda a porção do canto considerada. Os eixos do espectro de potência são frequência (kHz) e amplitude (dB) (Fig. 2.2). Devido ao fato de a escala de decibéis ser exponencial, 99% da energia de um sinal gravado estão concentrados entre 0 e -24 dB. Devido a isso, a linha de corte de -24 dB foi utilizada para se obter os valores de frequência mínima e máxima. Harmônicos que excedessem a linha de -24dB não foram considerados, pois a análise se baseou apenas em frequências fundamentais (metodologia utilizada por Podos, 1997). Todas as medidas extraídas a partir do espectro de potência foram confirmadas no respectivo espectrograma (com Transformada Rápida de Fourier 'FFT' de 1024 pontos, apropriado para se extrair medidas de frequência). Caso as medidas entre ambos os gráficos diferissem mais que 400 kHz, a medida do espectrograma foi priorizada.

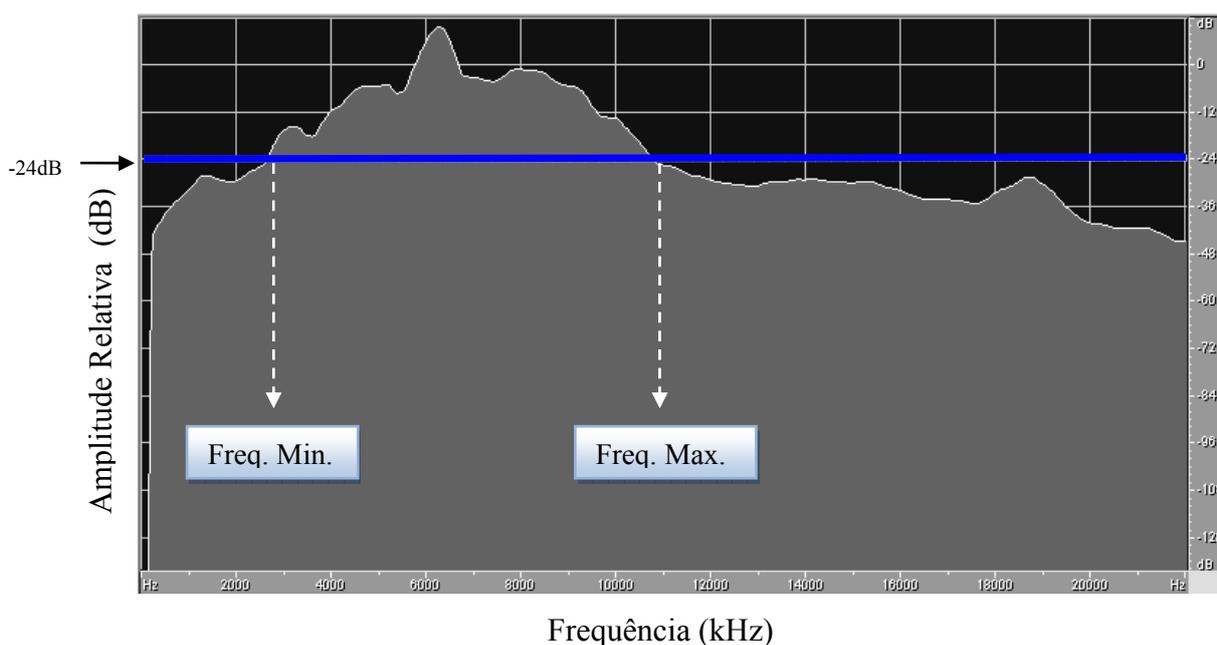


Figura 2.2. Exemplo de um gráfico de espectro de potência (*power spectrum*) de um canto de *Volatinia jacarina*. As frequências mínima e máxima são determinadas a partir da linha de corte de -24 dB, indicada em azul.

A Figura 2.3 ilustra as medidas acústicas que foram extraídas de cada canto.

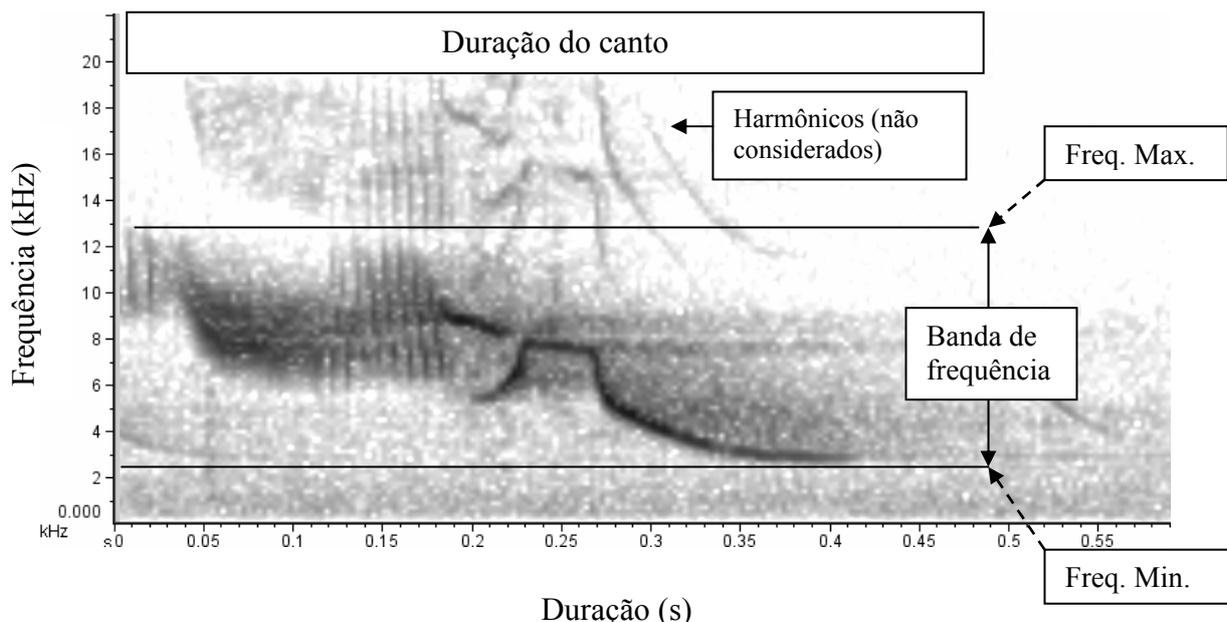


Figura 2.3. Espectrograma de um canto de *Volatinia jacarina*, indicando-se as medidas acústicas extraídas de cada canto.

Um índice de desempenho de canto foi gerado (conforme comunic. pess. Diego Gil) para se analisar simultaneamente a duração e a banda de frequências de cada canto. O gráfico “duração vs. banda de frequências” gerado para todos os indivíduos gravados, considerando-se de 2 a 5 amostras de cada um ($n= 242$), possui uma distribuição claramente triangular (Fig. 2.4), o que propicia a geração de um índice de desempenho de canto. Esta distribuição é muito similar à encontrada por Podos (1997), que analisou a distribuição de “duração vs. frequência de trinado” de 34 espécies de emberizídeos. No referido estudo, as espécies analisadas possuem trinado em seu canto (repetição rápida de sílabas iguais), porém, como o tiziu não emite trinados, uma medida análoga pela qual se optou é a duração do canto. A distribuição indica que existe um limite de desempenho, pois cantos com curta duração apresentam valores necessariamente baixos de largura de banda de frequência (*i.e.* não há pontos no quadrante superior esquerdo do

gráfico), e cantos com durações mais longas possuem tanto valores baixos quanto altos de largura de banda.

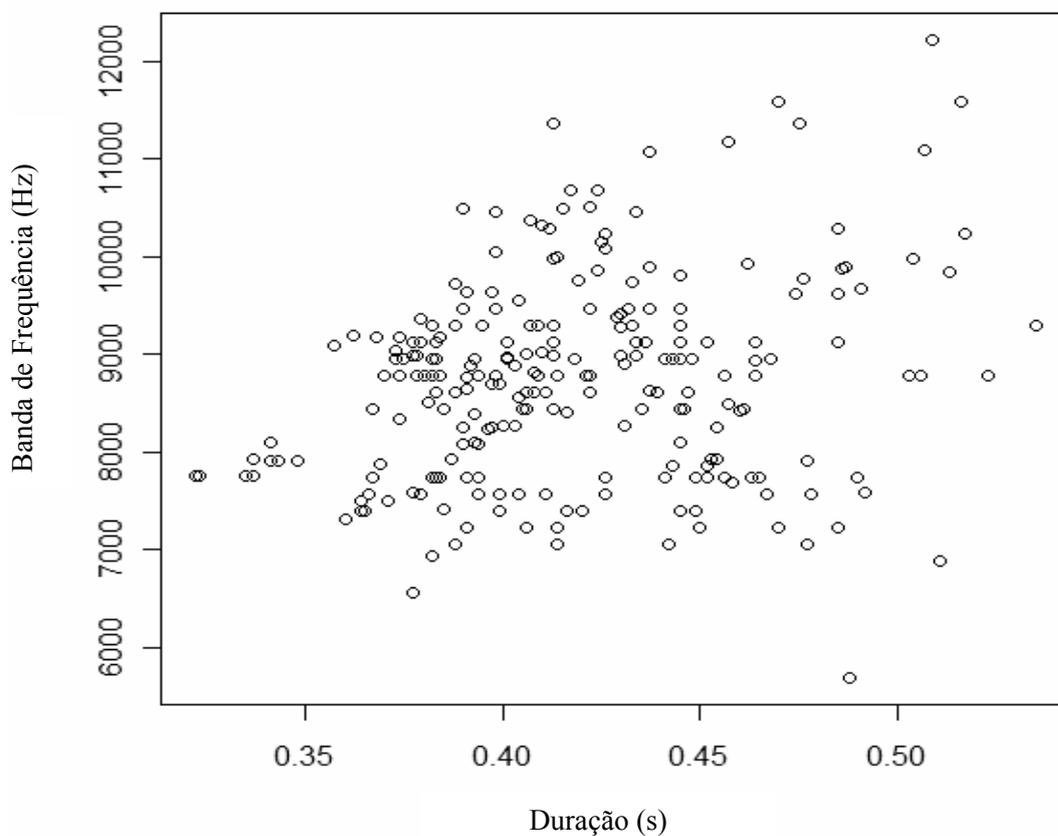


Figura 2.4. Distribuição triangular da duração (s) vs. banda de frequência (kHz) de 242 cantos gravados de 32 indivíduos de *Volatinia jacarina* em três estações reprodutivas consecutivas.

Podos (1997) sugeriu que a distância ortogonal de cada ponto até a reta do limite superior deste triângulo é uma medida de desempenho do canto, sendo que indivíduos mais próximos da reta possuem cantos mais difíceis de serem realizados do ponto de vista mecânico, enquanto que indivíduos mais distantes da reta possuem cantos comparativamente mais fáceis de serem emitidos. Esta medida foi extraída da mesma forma de cantos de *Volatinia jacarina*, consistindo no índice de desempenho de canto.

Foi gerado um novo gráfico utilizando-se a média das 5 amostras de cada indivíduo, fazendo com que cada ponto representasse apenas um indivíduo. A partir deste gráfico foi calculada a equação da reta do limite superior utilizando-se os pontos

de maior valor de banda de frequência para cada intervalo de 10 milissegundos (metodologia similar a Podos, 1997 e Ballentine *et al.*, 2004). No entanto, alguns pontos encontraram-se acima desta reta, o que não a tornaria uma boa referência de limite máximo de desempenho. Para corrigir isto, o resíduo do ponto mais distante acima da reta foi somado ao seu intercepto, fazendo com que todos os pontos ficassem abaixo dela ($y = 13229x + 5364.535$, $F_{1,18} = 18.9$, $p < 0,001$) (segundo comunic. pess. Rafael Maia; Fig. 2.5).

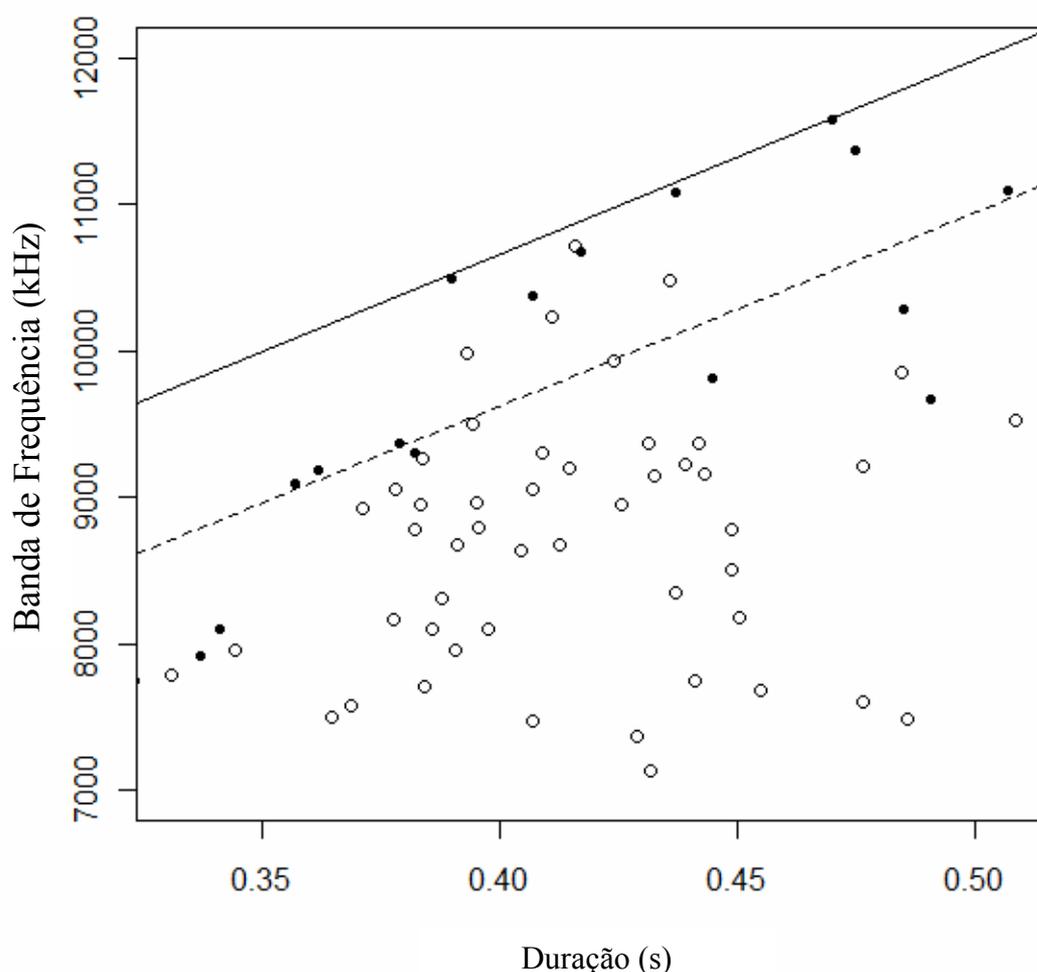


Figura 2.5. Distribuição da duração (s) vs. banda de frequência (kHz) dos cantos de 32 machos de *Volatinia jacarina* gravados em três estações reprodutivas consecutivas utilizando-se até cinco amostras para calcular a média de cada indivíduo. Foi feita uma regressão linear a partir dos pontos de maior valor de banda de frequência para cada intervalo de 10 ms (reta tracejada e pontos indicados em escuro). O resíduo (distância vertical) do ponto mais distante acima da reta foi somado ao seu intercepto, gerando

uma nova reta, definida como o limite superior da distribuição (reta formada pela linha contínua).

O índice de desempenho de canto foi calculado a partir da distância ortogonal de cada ponto até a reta de limite de desempenho. Para facilitar a interpretação dos dados, as medidas de desempenho de canto foram transformadas para valores negativos (multiplicados por -1). Assim, índices de desempenho mais baixos indicam pontos mais distantes da reta, *i.e.* cantos mais “fáceis” de serem emitidos, enquanto que valores altos indicam pontos mais próximos do limite de desempenho sendo, portanto, cantos mais “difíceis” de serem emitidos.

O índice de similaridade intra-individual, que reflete a fidedignidade com que cada macho repete seu próprio canto, foi calculado a partir de correlações cruzadas de espectrogramas de cinco amostras de canto gravadas em um mesmo dia para cada indivíduo (ver Cap. 1).

Medidas físicas

Os parâmetros físicos utilizados nas análises foram: condição corporal (peso/tarso), índice de muda (precocidade em se realizar a muda da plumagem nupcial), número de sementes no território e número de ectoparasitas presentes nas asas.

O índice de condição corporal foi gerado dividindo-se a massa do indivíduo pelo comprimento de seu tarso. Valores altos deste índice indicam indivíduos proporcionalmente mais pesados, e valores baixos indicam indivíduos proporcionalmente mais leves, independentemente do tamanho.

O índice de muda foi gerado a partir dos dados de percentagem de plumagem nupcial de cada macho. Como existe uma correlação positiva entre a data de captura e o percentual de plumagem nupcial, o índice de muda foi calculado através da regressão linear deste percentual pela data de captura, utilizando-se o ano como covariável (Maia, 2008). No cálculo desta regressão só foram utilizados os dados dos 32 machos gravados. Os dados de percentual de plumagem foram transformados pela função arco-seno para que sua distribuição se tornasse normal, e para que a relação com o tempo fosse linear. Não houve interação entre data de captura e o ano, ou seja, a inclinação da reta de “percentual de plumagem *vs.* data de captura” pode ser considerada a mesma nas três estações reprodutivas analisadas. Em seguida foram extraídos os resíduos de cada ponto em relação à reta, após se controlar para as variáveis ano e dia de captura, o que

consistiu no índice de muda. Os valores utilizados na análise final, portanto, são padronizados em relação a cada estação reprodutiva. Valores altos deste índice indicam machos que estão em um estágio adiantado de muda de plumagem nupcial em relação aos outros, e valores baixos indicam indivíduos em um estágio mais defasado de muda.

Na estação reprodutiva 2007-2008 foram realizadas diversas marcações dos poleiros onde cada indivíduo anilhado foi avistado cantando. A partir destes pontos foi traçado um polígono no mapa do *grid*, que foi definido como sendo o território de cada indivíduo. Através do maior transecto do polígono de cada território foram feitas contagens de sementes em cinco amostras igualmente espaçadas; de modo que a distância entre as amostras variou de acordo com o tamanho de cada transecto. Utilizando-se um *quadrat* de 1x1 m, foi contado o número de ramos de gramíneas que possuíam sementes, consistindo portanto em uma medida da densidade de sementes de cada território. Esta amostragem foi feita entre os meses de março e abril, pouco depois do término da estação reprodutiva, e consiste em uma medida de qualidade territorial. Utilizando a metodologia proposta por Lessels e Boag (1987), constatou-se que os dados de sementes possuem uma alta repetibilidade ($r=0,39$, $F_{14,60}=4,18$, $p<0,001$), *i.e.* as medidas dentro de um mesmo território tendem a ser parecidas entre si e ao mesmo tempo diferentes das medidas de outros territórios.

A contagem do número de ectoparasitas foi feita em 27 machos. Como a maior parte dos indivíduos capturados apresentou ausência de ectoparasitas, e alguns poucos apresentaram muitos parasitas (na ordem de dezenas), esta variável foi transformada em uma variável binária, indicando ausência ou presença de ectoparasitas.

Análises estatísticas. Para as análises estatísticas foi utilizado o método de regressão múltipla por passos, que indica qual o modelo que melhor explica a relação entre diferentes variáveis. Foi feito um teste de regressão múltipla para cada uma das quatro variáveis físicas correlacionando-as com as variáveis acústicas. Os coeficientes apresentados são padronizados (β), e o nível de significância (α) utilizado foi de 0,05.

Como análise exploratória, foram realizados testes de correlação de Pearson entre as três variáveis acústicas, utilizando-se o nível de significância ajustado para a correção de Bonferroni ($\alpha=0,05/3=0,017$).

Todas as análises estatísticas foram realizadas através do software R (v. 2.7.2; R Development Core Team, 2009, disponível gratuitamente em <http://cran.r-project.org>), e as premissas estatísticas de normalidade, homocedasticidade e linearidade foram observadas.

Resultados

Com relação ao índice de condição corporal (tarso/peso), nenhuma das variáveis acústicas incluídas na regressão foi capaz de explicar a variação destes dados. O mesmo ocorreu com a variável “número de parasitas”, que não mostrou relação significativa com nenhuma das variáveis acústicas incluídas na regressão por passos.

Já o índice de muda apresentou uma relação curvilínea com a variável acústica “índice de desempenho de canto” ($F_{2,28} = 4,755$; $p = 0,017$; $r^2 = 0,20$; Fig. 2.6). Houve um efeito significativo entre as variáveis de índice de muda e índice de desempenho (termo linear: $\beta = -0,283 \pm 0,169$, $p = 0,030$; termo quadrático: $\beta = 0,293 \pm 0,142$, $p = 0,048$). Este modelo apresentou maior aderência (*model fit*) à distribuição dos dados do que o modelo linear, como pode ser inferido pelo efeito significativo do termo quadrático. As demais variáveis acústicas incluídas na regressão por passos não foram significativamente capazes de explicar a variação dos dados de índice de muda.

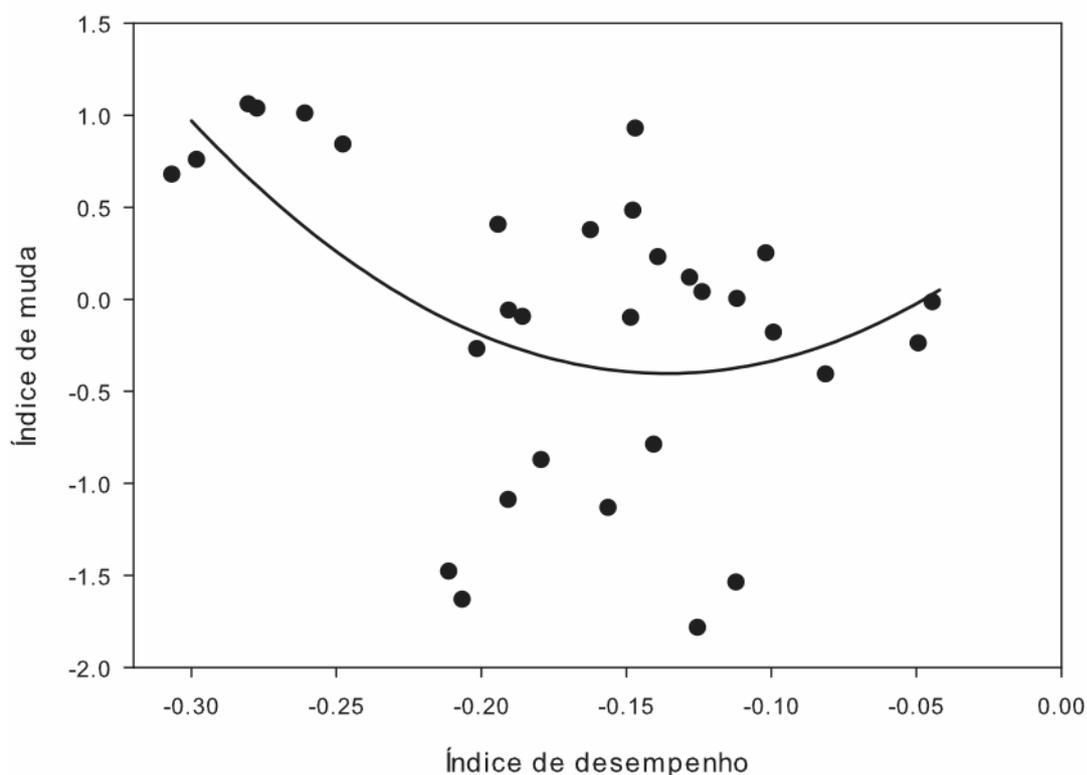


Figura 2.6. Regressão polinomial entre índice de muda e índice de desempenho para 32 machos de *Volatinia jacarina* gravados em três estações reprodutivas ($F_{2,28} = 4,755$; $p = 0,017$; $r^2 = 0,20$).

Uma forte relação positiva foi encontrada entre o número de sementes amostradas no território e o índice de desempenho do canto do macho do território ($\beta = 0,769 \pm 0,216$,

$p= 0,004$; $F_{1,11}=12,72$; $r^2 = 0,494$; Fig. 2.7). Isto indica que indivíduos com cantos mais próximos do limite de desempenho possuem territórios com maior número de sementes. As demais variáveis acústicas incluídas na regressão por passos não foram significativamente capazes de explicar a variação dos dados de número de sementes.

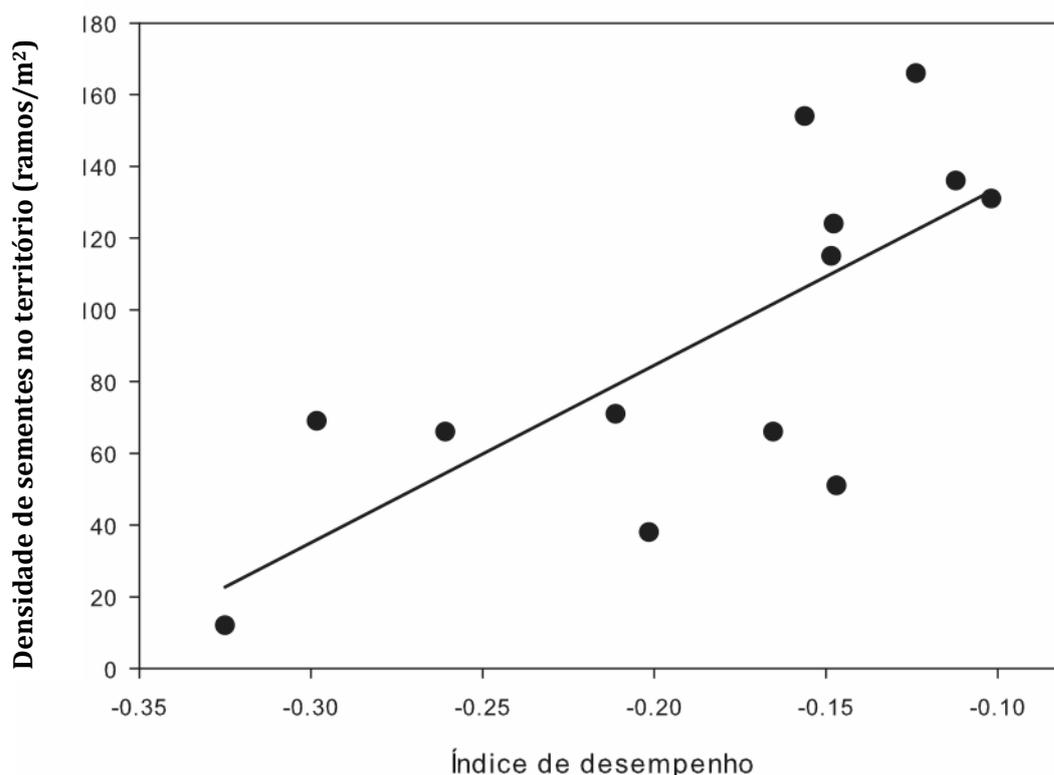


Figura 2.7. Regressão linear entre índice de desempenho de canto e densidade de sementes amostradas no território de 13 machos de *Volatina jacarina* ($F_{1,11}=12,71$; $p= 0,004$; $r^2 = 0,494$).

Dentre as três variáveis acústicas de canto analisadas (taxa de canto, índice de desempenho e fidedignidade de repetição), apenas taxa de canto e índice de desempenho foram significativamente correlacionadas ($r= 0,485$, $p= 0,005$) (nível de significância ajustado para a correção de Bonferroni, $\alpha= 0,05/3 = 0,017$). A figura 2.8 mostra a tendência de relação entre estas as duas variáveis.

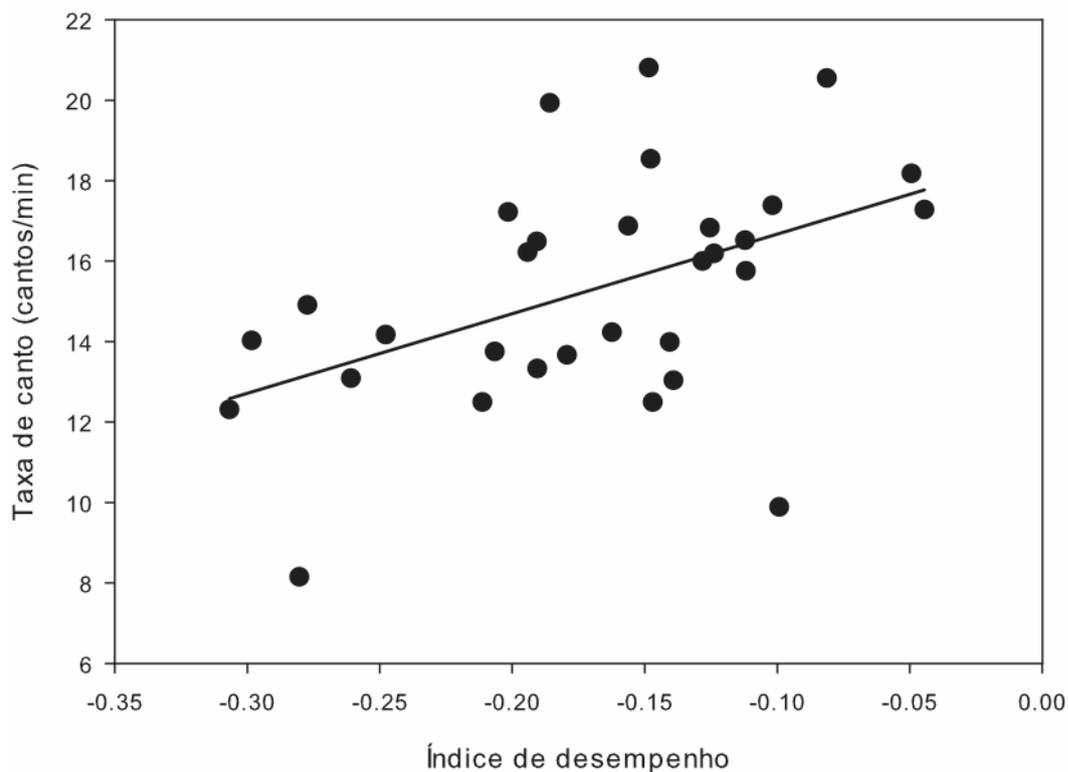


Figura 2.8. Relação entre índice de desempenho e taxa de canto (nº de cantos/min) de 32 machos de *Volatinia jacarina* gravados em três estações reprodutivas consecutivas.

Discussão

Os dados foram consistentes com duas das quatro hipóteses testadas. Os resultados indicam haver uma relação significativa e positiva entre o índice de desempenho de canto de machos de tizius e o número de sementes por território. Adicionalmente, o trabalho mostrou que também existe uma relação curvilínea entre o índice de desempenho de canto e o índice de muda.

A variável acústica de maior interesse neste trabalho foi o índice de desempenho de canto, formado a partir da duração e da banda de frequência de cada canto. Esta é a primeira vez que um índice constituído destes parâmetros é utilizado em um estudo bioacústico. Sua base está no trabalho de Podos (1997), que mostrou que a distribuição de “velocidade de trinado vs. banda de frequência” para o canto de 34 espécies de emberizídeos é triangular, sugerindo que existe um limite máximo de desempenho do canto. Trinados com bandas de frequência mais largas requerem movimentos de alta magnitude do trato vocal, como por exemplo, abertura do bico (Podos, 1997). Ao cantar

trinados mais rápidos, a ave tem menos tempo para abrir seu bico, enquanto que trinados mais lentos permitem uma abertura maior do bico a cada repetição da nota emitida.

Como o canto de *V. jacarina* não possui trinados, partiu-se para a análise de outros parâmetros do canto, e foi descoberto que a distribuição da duração de seu canto *vs.* a banda de frequência é triangular, o que sugere fortemente um limite de desempenho referente a esses dois parâmetros. Isto é particularmente surpreendente considerando-se que o canto de *V. jacarina* é extremamente curto (aprox. 0,5 s). Foi observado que cantos com duração mais curta têm necessariamente bandas de frequência mais curtas, enquanto que cantos mais longos podem ter tanto bandas de frequência largas quanto curtas.

Este *trade-off* é análogo ao encontrado por Podos (1997), pois indivíduos que emitem cantos mais curtos têm menos tempo para abrir e fechar o bico, limitando assim a largura da banda de frequências de seu canto. Este autor sugeriu que cantos mais próximos do limite de desempenho (*upper bound limit*) são mais difíceis de serem produzidos do ponto de vista mecânico, enquanto que cantos mais fáceis de serem emitidos encontram-se mais distantes do limite de desempenho.

O canto de machos de *V. jacarina* possui o maior grau de estereotipia já relatada até o momento na literatura, e, embora seu canto sofra alterações ao longo de uma mesma estação reprodutiva, estas ocorrem em uma baixa escala (Cap. 1). Com base nisso, é razoável assumir que o índice de desempenho de canto é um valor consistente para cada indivíduo, e portanto pode sinalizar informações importantes a respeito de sua qualidade.

A associação entre desempenho de canto e qualidade individual pode ser explicada pela Hipótese do Estresse de Desenvolvimento (Nowicki *et al.*, 1998; Nowicki e Searcy, 2004). Com base nos pressupostos dessa hipótese, apenas indivíduos capazes de reagir bem ao estresse nutricional ou físico quando filhotes são capazes de desenvolver um aparato neuro-muscular mais finamente coordenado permitindo a execução de cantos mais próximos do limite de desempenho. Além disso, tais cantos “virtuosísticos” podem requerer um maior dispêndio de energia (Lambrechts, 1996, *in* Ballentine *et al.*, 2004), portanto apenas machos de maior qualidade genética ou em melhor condição corporal seriam capazes de arcar com os custos de produzi-los (“princípio da desvantagem” proposta por Zahavi, 1975).

A perspectiva de “limite máximo de desempenho de canto” relacionada a outros aspectos etológicos é ainda algo praticamente não explorado na literatura. O único estudo até o momento a analisar um limite de desempenho de canto (inferido a partir da distribuição “velocidade de trinado vs. banda de frequência”) em um contexto de seleção sexual foi o de Ballentine *et al.* (2004). Os autores mostraram que fêmeas de *Melospiza georgiana* (Emberizidae) fizeram mais *displays* de solicitação de cópula a gravações de cantos com trinados mais rápidos e bandas de frequência mais largas, ou seja, cantos mais próximos do limite de desempenho. Estes dados indicam que fêmeas usam o desempenho vocal para avaliar a qualidade de machos.

É provável que mecanismos similares de seleção sexual em relação ao índice de desempenho ocorram em machos de *V. jacarina*. O presente estudo mostrou que existe uma relação positiva significativa entre índice de desempenho e número de sementes por território. As demais variáveis acústicas (taxa de canto e fidedignidade de repetição) não mostraram relação significativa com o número de sementes.

O número de sementes em um território pode ser considerado uma medida de qualidade territorial e, por conseguinte, da qualidade do próprio macho, considerando-se que territórios com maior oferta alimentar propiciarão à fêmea e aos filhotes um ambiente com maiores recursos energéticos. Estes dados sugerem pela primeira vez que parâmetros acústicos do canto de *V. jacarina* podem ser bons indicadores da qualidade de um macho, refletida no número de sementes em seu território. Portanto, de acordo com a definição de Searcy e Nowicki (2005), o canto de machos desta espécie pode ser um sinal honesto da qualidade individual, pois se mostrou correlacionado “a um atributo do sinalizador ou seu ambiente”, neste caso o número de sementes em seu território, e “os receptores [fêmeas] se beneficiam em obter a informação sobre este atributo”. No entanto, futuros estudos em laboratório são necessários para se testar se fêmeas de *V. jacarina* de fato preferem cantos emitidos com um maior índice de desempenho.

Já em relação ao índice de muda, novamente a única variável acústica capaz de explicar significativamente a variação dos dados foi o índice de desempenho de canto. No entanto, diferentemente do esperado, a relação entre as duas variáveis é em grande parte negativa, descrita pela regressão polinomial na Figura 2.6, que pode ser interpretada dividindo-se o gráfico em duas partes. A primeira metade da curva indica uma forte relação negativa entre desempenho de canto e índice de muda, ou seja, indivíduos com a muda de plumagem nupcial mais avançada possuem baixos valores de desempenho de canto. Na segunda metade, existe uma leve relação positiva entre as

duas variáveis, indicando que indivíduos com níveis de desempenho de canto bastante próximos do limite possuem o índice de muda dentro da média esperada para a população (*i.e.* valores próximos de 0).

Estes dados sugerem que existe um *trade-off* entre as duas variáveis, não sendo possível possuir ao mesmo tempo valores altos de índice de muda e de desempenho de canto. Este *trade-off* pode ser explicado em termos de alocação de energia. Indivíduos que investem pesadamente em terem sua muda de plumagem nupcial mais cedo na estação não são capazes de emitir cantos no limite do desempenho. Tais cantos provavelmente requerem um maior dispêndio de energia, pois exigem movimentos musculares proporcionalmente mais rápidos do bico (Lambrechts, 1996, *in* Ballentine *et al.*, 2004). É provável que a muda da plumagem nupcial mais cedo na estação reprodutiva também requeira um gasto substancial de energia, considerando-se que são trocadas as penas que revestem todo o corpo. Costa e Macedo (2005) mostraram que a percentagem de plumagem nupcial em *V. jacarina* pode ser um importante sinalizador de qualidade, pois está correlacionada negativamente com o número de endoparasitas em um macho.

Diante deste conflito entre a expressão do sinal acústico e do sinal visual, é possível que ambos sinalizem em conjunto uma terceira medida de qualidade do macho. Tal medida pode ser obtida em estudos futuros a partir dos resíduos do gráfico “índice de muda *vs.* índice de desempenho de canto”, onde valores positivos indicarão indivíduos com a muda mais avançada do que seria esperado para um determinado valor de desempenho de canto. Também é possível que, ao se amostrar um maior número de indivíduos, a distribuição entre essas duas variáveis se mostre triangular. Caso isso aconteça, será possível extrair-se um novo índice analisando-se simultaneamente as duas variáveis em relação a um limite máximo, seguindo uma metodologia similar à utilizada para se gerar o índice de desempenho de canto.

O índice de condição corporal (tarso/peso), por sua vez, não mostrou relação significativa com nenhuma das variáveis acústicas analisadas. Este resultado foi diferente do esperado, pois o índice de condição corporal está associado à qualidade do indivíduo em mais de uma maneira. Costa e Macedo (2005) e Aguilar *et al.* (2008) mostraram que machos de *V. jacarina* com altos índices de condição corporal possuem menor carga de endoparasitas; e Doucet (2002) e Maia (2008) mostraram que machos desta espécie com maiores índices de condição corporal apresentam plumagem mais brilhante e saturada.

O número de ectoparasitas presentes nas asas (a última das hipóteses testadas), também não teve relação significativa com nenhuma das variáveis acústicas analisadas. No entanto existem estudos que analisaram a carga de endoparasitas nesta espécie e mostraram que a taxa de *display* de machos de *V. jacarina* (e portanto a taxa de canto) está negativamente correlacionada com o número de endoparasitas, sugerindo que a taxa de canto pode ser um importante sinal de qualidade individual (Costa e Macedo, 2005). Mas em um estudo de cativeiro foi visto que fêmeas de *V. jacarina* não mostram maior preferência por machos não-parasitados (tratados), sugerindo que a preferência destas pode não depender apenas de caracteres sexuais afetados por parasitismo (Aguilar *et al.*, 2008). Até o momento não existem estudos que correlacionem características do canto com níveis de endoparasitas em *V. jacarina*.

A despeito da ausência de relação com as variáveis físicas, a taxa de canto se mostrou positivamente correlacionada com o índice de desempenho, indicando que indivíduos que investem em cantar um maior número de vezes por minuto emitem cantos mais difíceis de serem produzidos. É possível que estes dois sinais atuem em conjunto para sinalizar a qualidade de um macho. Possivelmente, machos com maior oferta alimentar em seu território podem arcar com os custos de se cantar durante mais tempo ao longo do dia e com maior gasto de energia (cantos com maior desempenho), enquanto que machos com menos alimento em seu território têm que passar mais tempo forrageando, e portanto menos tempo cantando.

Em conclusão, este é o primeiro estudo bioacústico a mostrar que um índice de desempenho de canto pode ser gerado com base na duração do canto e sua banda de frequência, devido à natureza triangular da distribuição destas variáveis. É provável que este índice possa ser gerado para outras espécies, até mesmo nas que possuem trinado em seu canto, neste caso utilizando-se a duração e a banda de frequência de sílabas avulsas, em vez do canto como um todo.

Adicionalmente, os dados indicam que o canto de *Volatinia jacarina* provavelmente consiste em um sinal honesto da qualidade de um macho, refletida na quantidade de recursos em seu território. Futuros estudos analisando a preferência de fêmeas por cantos com diferentes níveis de desempenho virão a trazer importantes contribuições para este assunto.

Referências bibliográficas

AGUILAR, T. M.; MAIA, R.; SANTOS, E. S. A.; MACEDO, R. H. Parasite levels in blue-black grassquits correlate with male displays but not female mate choice. **Behavioral Ecology**, v. 19, p. 292-301, 2008.

ALATALO, R. V.; GLYNN, C.; LUNDBERG., A. Singing rate and female attraction in the pied flycatcher: An experiment. **Animal Behaviour**, v. 39, p. 601-603, 1990.

ALMEIDA, J.B.; MACEDO, R.H. Lek-like mating system of the monogamous blue-black grassquit. **The Auk**, v. 118, p. 404-411, 2001.

BAKER, M. C.; LOGUE, D. M. Population Differentiation in a Complex Bird Sound: A Comparison of Three Bioacoustical Analysis Procedures. **Ethology**, v. 109, p. 223-242, 2003.

BALLENTINE, B.; HYMAN, J.; NOWICKI, S. Vocal performance influences female response to male bird song: an experimental test. **Behavioral Ecology**, v. 15, p. 163-168, 2004.

BAPTISTA, L. F. Song dialects and demes in sedentary populations of the white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys nuttalli*). **University of California Publications in Zoology**, v. 105, p.1-52, 1975.

BEECHER, M. D.; CAMPBELL, S. E.; NORDBY, J. C. Territory tenure in song sparrows is related to song sharing with neighbours, but not to repertoire size. **Animal Behaviour**, v. 59, p. 29-37, 2000.

BJERKE, T. K., BJERKE, T. H. Song dialects in the redwing (*Turdus iliacus*). **Ornis Scandinavica**, v.12, p.40-50, 1981.

BOUGHEY, M. J, THOMPSON, N. S. Song variety in the brown thrasher (*Toxostoma rufum*), **Zeitschrift für Tierpsychologie**, v. 56, p.47-58, 1981.

BUCHANAN, K. L.; CATCHPOLE, C. K. Female choice in the sedge warbler, *Acrocephalus Schoenobaenus*: multiple cues from song and territory quality. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B**, v. 264, p. 521-526, 1997.

BUDNEY G. F.; GROTKER, R. W. Field recording techniques - techniques for audio recording vocalizations of tropical birds. Library of Natural Sounds. Disponível em: <<http://www.birds.cornell.edu/MacaulayLibrary/contribute/fieldtechniques.html>>. Acesso em: 30 de janeiro 2009.

CARVALHO, C.B.; MACEDO, R.H.; GRAVES, J.A. Breeding strategies of a socially monogamous Neotropical passerine: extra-pair fertilizations, behavior and morphology. **The Condor**, v. 108, p. 579-590, 2006.

CATCHPOLE, C. K. Sexual selection and the evolution of complex songs among European warblers of the genus *Acrocephalus*. **Behaviour**, v. 74, p. 149-166, 1980.

CATCHPOLE, C. K., ROWELL, A. Song sharing and local dialects in a population of the European wren *Troglodytes troglodytes*. **Behaviour**, v. 125, p.67–78, 1993.

CATCHPOLE, C. K., SLATER, P. J. B. **Bird Song: Biological Themes and Variations**. Cambridge: Cambridge University Press, 335 pp. 2008.

COLLINS, S. A.; HUBBARD, C.; HOUTMAN, A. M. Female mate choice in the zebra finch: The effect of male beak colour and male song. **Behavioural Ecology & Sociobiology**, v. 35, p. 21-25, 1994.

COSTA, F. J. V.; MACEDO, R. H. Coccidian oocyst parasitism in the blue-black grassquit: influence on secondary sex ornaments and body condition. **Animal Behaviour**, v. 70, p. 1401-1409, 2005.

DIAS, A. F. S.; DIAS, R. I; MAIA, R. Breeding Strategies of Tropical Birds in *International Commission on Tropical Biology and Natural Resources* in Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS), UNESCO, Oxford, UK [<http://www.eolss.net>], 2008.

DOUCET, S. M. Structural plumage coloration, male body size, and condition in the blue-black grassquit. **The Condor**, v. 104, p. 30-38, 2002.

DRAGANOIU, T.; NAGLE, L.; KREUTZER, M. Directional female preference for an exaggerated male trait in canary (*Serinus canaria*) song. **Proceedings of the Royal Society of London B, Series B**, v. 269, p. 2525-2531, 2002.

EENS, M.; PINXTEN, R.; VERHEYEN, R. F. Male song as a cue for mate choice in the European starling. **Behaviour**, v. 116, p. 210-238, 1991.

FANDIÑO-MARIÑO, H.; VIELLIARD, J.M.E. Complex communication signals: the case of the Blue-black Grassquit *Volatinia jacarina* (Aves, Emberizidae) song. Part I - A structural analysis. **Anais da Academia Nacional de Ciências**, v. 76, p. 325-334, 2004.

FITZSIMMONS, L. P.; BARKER, N. K.; MENNILL, D. J. Individual variation and lek-based vocal distinctiveness in songs of the Screaming Piha (*Lipaugus vociferans*), a suboscine songbird. **The Auk**, v. 125, p. 908-914, 2008.

FREEMAN, P. L. Identification of individual barred owls using spectrogram analysis and auditory cues. **Journal of Raptor Research**, v.34, p.85-92, 2000.

FRISCH, S; FRISCH, J. D. **Aves Brasileiras**. São Paulo: Irmãos Vitale S/A. 245 pp. 1964.

GAUNT, S. L. L. Song displays, song dialects, and lek mating systems in hummingbirds. **The Acoustical Society of America**, v. 99, p. 2532-2574, 1996.

GAUNT, S. L. L.; BAPTISTA, L. F.; SÁNCHEZ, J. E.; HERNÁNDEZ, D. Song learning as evidenced from song sharing in two hummingbird species (*Colibri coruscans* and *C. thalassinus*). **The Auk**, v. 111, p. 87–103. 1994

GIL, D.; GAHR, M. The honesty of bird song: Multiple constraints for multiple traits. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 17, p. 133-141, 2002.

GIL, D.; SLATER, P. J. B. Multiple song repertoire characteristics in the willow warbler (*Phylloscopus trochilus*): correlations with female choice and offspring viability. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 47, p. 319–326, 2000.

GILBERT, G; MCGREGOR, P. K.; TYLER, G. Vocal individuality as a census tool, practical considerations illustrated by a study of two rare species. **Journal of Field Ornithology**, v.65, p.335-348, 1994.

GOTTLANDER, K. Variation in the song rate of the male pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*): Causes and consequences. **Animal Behaviour**, v. 35, p. 1037-1043, 1987.

GREIG-SMITH, P. W. Song-rates and parental care by individual male stonechats (*Saxicola torquata*). **Animal Behaviour**, v. 30, p. 245-252, 1982.

GRIMES, L.G. Dialects and geographical variation in the song of the splendid sunbird *Nectarinia coccinaster*. **Ibis**, v.116, p. 314–329, 1974.

HASSELQUIST, D.; BENSCH, S.; SCHANTZ, T. V. Correlation between male song repertoire, extra pair paternity and offspring survival in the great reed warbler. **Nature**, v. 381, p. 229–232, 1996.

HOESE, W. J.; PODOS, J.; BOETTICHER, N. C.; NOWICKI, S. Vocal tract function in birdsong production: experimental manipulation of beak movements. **The Journal of Experimental Biology**, v. 203, p. 1845-1855, 2000.

HOI-LEITNER, M.; NECHTELBERGER, H.; HOI, H. Song rate as a signal for nest site quality in blackcaps (*Sylvia atricapilla*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 37, p. 399-405, 1995.

HÖFLING, E.; CAMARGO, H. F. A. **Aves no Campus**. 3. ed. São Paulo: EDUSP, 157 pp. 1999.

HOLLAND, J.; MCGREGOR, P.; ROWE, C. Changes in Microgeographic Song Variation of the Corn Bunting *Miliaria calandra*. **Journal of Avian Biology**, v. 27, p. 47-55, 1996.

HOPP, S. L.; OWREN, M. J.; EVANS, C. S. (eds.). **Animal Acoustic Communication. Sound Analysis and Research Methods**. Berlin: Springer. 421 pp. 1998.

JENKINS, P. F. Cultural transmission of song patterns and dialect development in a freeliving bird population. **Animal Behaviour**, v.26, p.50–78, 1978.

Krebs, J. R.; Kroodsma, D. E. Repertoires and geographical variation in bird song. In *Advances in the Study of Behavior*, Rosenblatt, J. S.; Hinde, R. A.; Beer, C; Busnel, M. C. (eds.), p. 143–177. Academic Press, New York. 1980.

KROODSMA, D. E. Songs of the Alder Flycatcher (*Empidonax alnorum*) and Willow Flycatcher (*Empidonax traillii*) are innate. **The Auk**, v.101, p.13–24, 1984.

KROODSMA, D. E. In: HANDBOOK OF BIRD BIOLOGY. **Vocal Behavior**. Princeton, c. 7, p. 7-88. 2004.

KROODSMA, D. **The Singing Life of Birds: The Art and Science of Listening to Birdsong**. Boston: Houghton Mifflin Company, 496 pp. 2005.

KROODSMA, D. E.; BYERS, B. E.; HALKIN S. L.; HILL C.; MINIS D.; BOLSINGER, J. R.; DAWSON, J.-A.; DONELAN, E.; FARRINGTON, J.; GILL, F.; HOULIHAN, P.; INNES, D.; KELLER, G.; MACAULAY, L.; MARANTZ, C. A.; ORTIZ, J.; STODDARD, P. K.; WILDA, K. Geographic variation in black-capped chickadee songs and singing behavior. **The Auk**, v. 116, p. 387–402, 1999a.

KROODSMA, D. E., LIU, W.-C; GOODWIN, E.; BEDELL. P. A. The ecology of song improvisation as illustrated by North American sedge wrens, **The Auk**, v. 116, p. 373–386, 1999b.

LEIN, M. R. Song Variation In Buff-Breasted Flycatchers (*Empidonax fulvifrons*). **The Wilson Journal of Ornithology**, v. 120, p. 256-267, 2008.

LESSELS, C. M. BOAG, P. T. Unrepeatable Repeatabilities: a Common Mistake. **The Auk**, v.104, p.116–121, 1987.

MAIA, R V. Q. **Coloração estrutural iridescente do tiziu (*Volatinia jacarina*, Aves:Emberizidae): Mecanismos de produção, variação e função**. 106 pp. Dissertação (mestrado em Ecologia) – Departamento de Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília, 2008.

MARLER, P.; SLABBEKOORN, H. **Nature's Music – The Science of Birdsong**. California: Elsevier Academic Press, 504 pp. 2004.

MCGREGOR, P. K.; THOMPSON, D. B. A. Constancy and change in local dialects of the corn bunting. **Ornis Scandinavica**, v.19, p.153–159, 1988.

MENNILL, D. J.; BADYAEV, A. V.; JONART, L. M.; HILL, J. E. Male House Finches with Elaborate Songs have Higher Reproductive Performance. **Ethology**, v. 112, p. 174-180, 2006.

MUNDINGER, P. Song dialects and colonization in the house finch, *Carpodacus mexicanus*, on the east coast. **The Condor**, v.77, p. 407–422, 1975.

MURRAY, B.G. JR. Territorial behaviour of the blue-black grassquit. **The Condor**, v. 84, p. 119, 1982.

MØLLER, A. P. Parasite load reduces song output in a passerine bird. **Animal Behaviour**, v. 41, p. 723-730, 1991.

MØLLER, A. P.; SAINO, N.; TARAMINO, G.; FERRARIO, S.; GALEOTTI, P. Paternity and multiple signalling: effects of a secondary sexual character and song on paternity in the barn swallow. **The American Naturalist**, v. 151, p. 236-242, 1998.

MOUNTJOY, D. J.; LEMON, R. E. Female choice for complex song in the European starling: a field experiment. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 38, p. 65–71, 1996.

NELSON, D. A.; MARLER, P.; PALLERONI, A. A comparative approach to vocal learning: intraspecific variation in the learning process. **Animal Behaviour**, v. 50, p. 83-97, 1995.

NOWICKI, S., PETERS, S. & PODOS, J. Song learning, early nutrition and sexual selection in songbirds. *American Zoologist*. v. 38, p.179–190, 1998.

NOWICKI, S.; SEARCY, W. A. Song function and the evolution of female preferences: why birds sing, why brains matter. **Ann N Y Acad Sci**, v. 1016, p. 704-723, 2004.

NOWICKI, S.; SEARCY, W. A. Song and Mate Choice in Birds: How the Development of Behavior Helps us Understand Function. **The Auk**, v. 122, p. 1-14, 2005.

NOWICKI, S.; SEARCY, W. A.; PETERS, S. Brain development, song learning and mate choice in birds: a review and experimental test of the "nutritional stress hypothesis". **J. Comp. Physiol. A Neuroethol. Sens. Neural. Behav. Physiol.**, v. 188, p. 1003-1014, 2002a.

NOWICKI, S.; SEARCY, W. A.; PETERS, S. Quality of song learning affects female response to male bird song. **Proceedings of the Royal Society of London Series B**, v. 269, p. 1949-1954, 2002b.

O'LOGHLEN, A. L.; ROTHSTEIN, S. I. Culturally correct song dialects are correlated with male age and female song preferences in wild populations of brown-headed cowbirds. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 36, p. 251–259, 1995.

OTTER, K. Individual variation in the advertising call of male Northern saw-whet owls. **Journal of Field Ornithology**, v.67, p.398-405, 1996.

PAYNE, R. B. Microgeographic variation in songs of splendid sunbirds *Nectarinia coccinigaster*: Population phenetics, habitats, and song dialects. **Behaviour**, v. 65, p.282–308, 1978.

PAYNE, R. B.; PAYNE, K. Social organization and mating success in local song populations of village indigobirds, *Vidua chalybeata*. **Zietschrift für Tierpsychologie**, v. 45, p. 113-173, 1977.

PEAKE, T. M.; MCGREGOR, P. K.; SMITH, K. W.; TYLER, G.; GILBERT G.; GREEN, R. E. Individuality in Corncrake *Crex crex* vocalisations. *Ibis*, v.140, p.120-127, 1998.

- PODOS, J. Motor constraints on vocal development in a songbird. **Animal Behaviour**, v. 51, p. 1061-1070, 1996.
- PODOS, J. A Performance Constraint on the Evolution of Trilled Vocalizations in a Songbird family (Passeriformes: Emberizidae). **Evolution**, v. 51, p. 537-551, 1997.
- PODOS, J. Discrimination of geographical song variants by Darwin's finches. **Animal Behaviour**, v. 73, p. 833-844, 2007.
- PODOS, J.; HUBER, S. K.; TAFT, BENJAMIN. Bird Song: The Interface of Evolution and Mechanism. **Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.**, v. 35, p. 55-87, 2004.
- PODULKA, S.; ROHRBAUGH, R. W. Jr.; BONNEY, R. (eds). **Handbook of Bird Biology**, 2^a ed. Cornell Lab of Ornithology e Princeton University Press, 1.303 pp., 2004.
- RÆDESATER, T.; JAKOBSSON, S.; ANDBJER, N.; BYLIN, A.; NYSTROM, K. Song rate and pair formation in the willow warbler, *Phylloscopus trochilus*. **Animal Behaviour** v. 35, p. 1645-1651, 1987.
- RATCLIFFE, L., WEISMAN, R. G. Frequency shift in the fee-bee song of the black-capped chickadee. **The Condor**, v. 87, p.555–556, 1985.
- REHSTEINER, U.; GEISSER, H.; REYER, H.-U. Singing and mating success in water pipits: one specific song element makes all the difference. **Animal Behaviour**, v. 55, p. 1471–1481, 1998.
- ROGERS, D. J.; PATON, D. C. Acoustic identification of individual Rufous Bristlebirds, a threatened species with complex song repertoires. **EMU**, v. 105, p. 203-210, 2005.
- SEARCY, W. A. Song repertoire and mate choice in birds. **American Zoologist**, v. 32, p. 71–80, 1992a.
- SEARCY, W.A. In: Playback and Studies of Animal Communication. **Measuring responses of female birds to male song**. New York, p. 175–189, 1992b.
- SEARCY, W. A.; NOWICKI, S. **The Evolution of Animal Communication: Reliability and Deception in Signaling Systems**. Princeton: Princeton University Press, 288 pp. 2005.
- SHACKELL, N. L.; LEMON, R. E.; ROFF, D. Song Similarity Between Neighbouring American Redstarts (*Setophaga ruticilla*): a statistical analysis. **The AUK**, v. 105, p. 609-615, 1988.
- SHEPHERD, G. J. **Fitopac 1.6: manual do usuário**. Campinas: Universidade Estadual de Campinas, 64 pp., 2008.

SHIEH, B. S.; LIANG, S. H. Geographic variations and temporal changes in songs of the Rufous-capped Babbler (*Stachyris ruficeps praecognita*). **Ornis Fennica** v. 84, p. 163-172, 2007.

SICK, H. **Ornitologia brasileira**. 2. ed. Rio de Janeiro: Editora Nova Fronteira, 862 pp. 2001.

STROTE, J.; NOWICKI, S. Responses to songs with altered tonal quality by adult song sparrows (*Melospiza melodia*). **Behaviour**, v. 133, p. 161-172, 1996.

STUTCHBURY, B. J. M.; MORTON, E. S. **Behavioral ecology of tropical birds**. California: Academic Press, 175 pp. 2001.

TERRY, A. M. R.; MCGREGOR, P. K.; PEAKE, T. M. A comparison of some techniques used to assess vocal individuality. **Bioacoustics**, v. 11, p. 169-188, 2001.

TERRY, A. M.; PEAKE, T. M.; MCGREGOR, P. K. The role of vocal individuality in conservation. **Frontiers in Zoology**, v. 2, p. 10-26, 2005.

VALLET, E.; KREUTZER, M. Female canaries are sexually responsive to special song phrases. **Animal Behaviour**, v. 49, p. 1603-1610, 1995.

VALLET, E.; BEME, I.; KREUTZER, M. Two-note syllables in canary songs elicit high levels of sexual display. **Animal Behaviour**, v. 55, p. 291-297, 1998.

VAN DONGEN, W. F. D.; MULDER, R. A. Male and female golden whistlers respond differently to static and dynamic signals of male intruders. **Behavioral Ecology**, v. 19, p. 1025-1033, 2008.

VINODKUMAR, S.; HAMILTON, D.; POWELL, G. V. N.; KROODSMA, D. E.; PRUM, R. O. Genetic evidence supports song learning in the three-wattled bellbird *Procnias tricarunculata* (Cotingidae). **Molecular Ecology**, v. 16, p. 3689-3702, 2007.

WARREN, P. S. Geographic variation and dialects in songs of the Bronzed Cowbird (*Molothrus aeneus*). **The Auk**, v. 119, p. 349-361, 2002.

WASSERMAN, F. E.; CIGLIANO, J. A. Song output and stimulation of the female in white-throated sparrows. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 29, p. 55-59, 1991.

WEBBER, T. Songs, displays, and other behavior at a courtship gathering of blue black grassquits. **The Condor**, v. 87, p. 543-546, 1985.

WESTNEAT, M. W.; LONG, J. H. J.; HOESE, W.; NOWICKI, S. Kinematics of birdsong: functional correlation of cranial movements and acoustic features in sparrows. **The Journal of Experimental Biology** v. 182, p. 147-171, 1993.

WHEELWRIGHT, N. T.; SWETT, M. B.; LEVIN, I. I.; KROODSMA, D. E.; FREEMAN-GALLANT, C. R.; WILLIAMS, H. The influence of different tutor types on song learning in a natural bird population. **Animal Behaviour**, v. 75, p. 1479-1493, 2008.

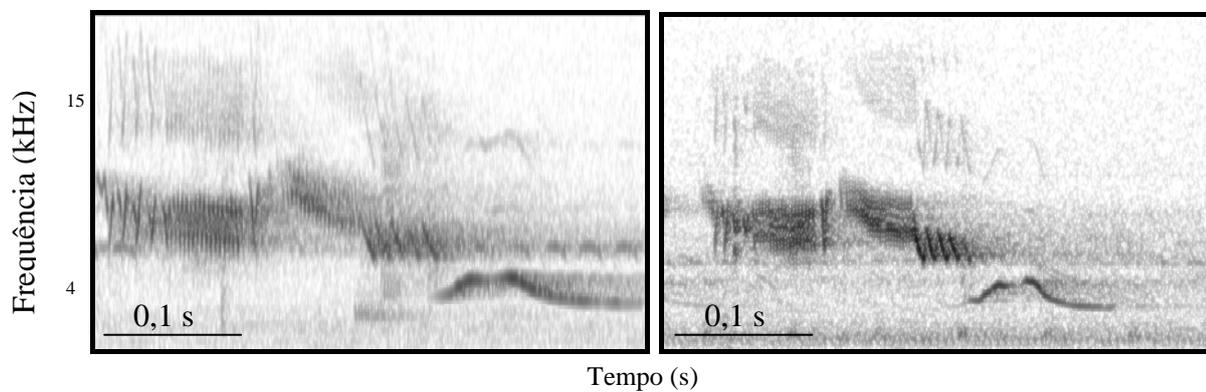
WRIGHT, T.F. Regional dialects in the contact calls of a parrot. **Proceedings of the Royal Society London B**, v.263, p.867–872, 1996.

ZAHAVI, A. Mate selection – a selection for a handicap. **Journal of Theoretical Biology**, v.53, p.204-214, 1975.

Anexo 1. Espectrogramas de cantos de 32 machos anilhados de *Volatinia jacarina* gravados em três estações reprodutivas consecutivas.

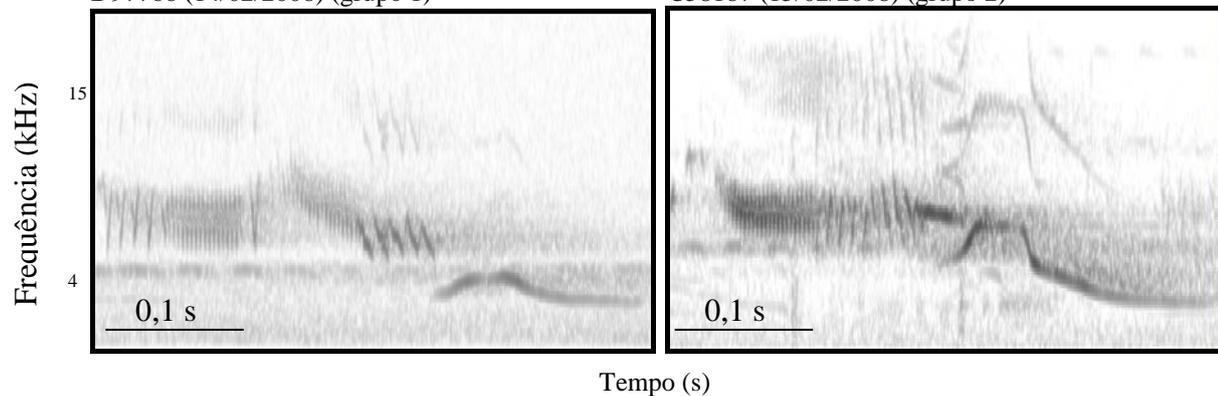
D90709 (15/02/2008) (grupo 1)

(ry ry pr wb) (06/02/2008) (grupo 1)



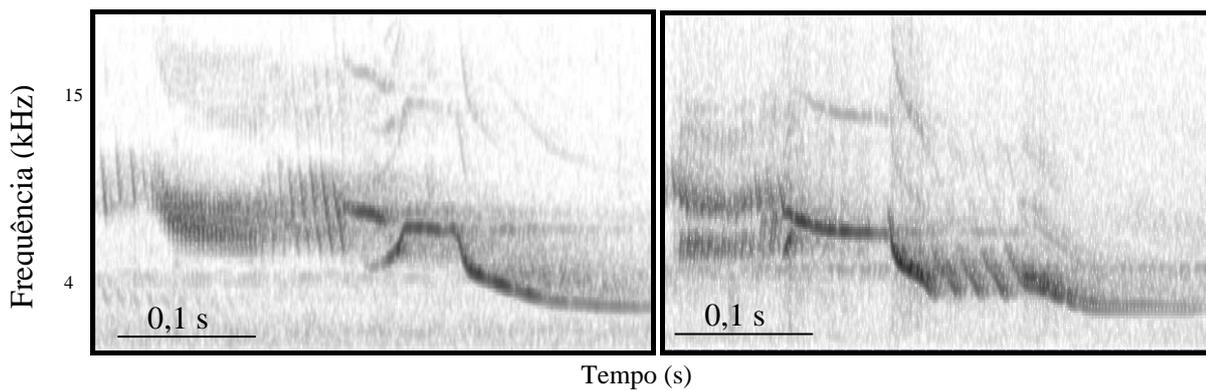
D97766 (14/02/2008) (grupo 1)

C58187 (15/02/2008) (grupo 2)

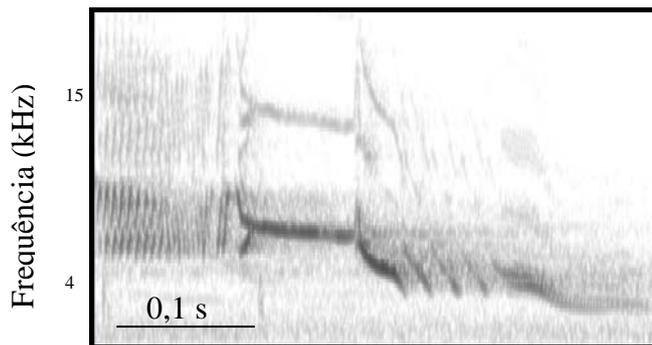


D97746 (14/02/08) (grupo 2)

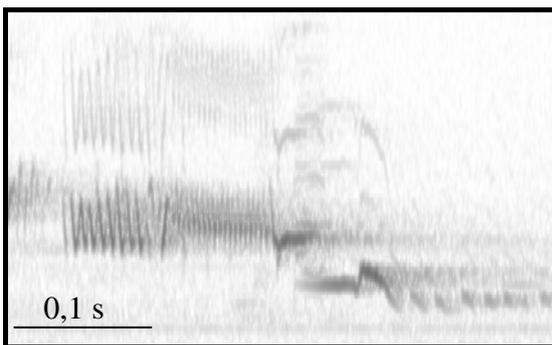
D83697 (21/02/2006) (grupo 3)



D90703 (07/01/2008) (grupo 3)

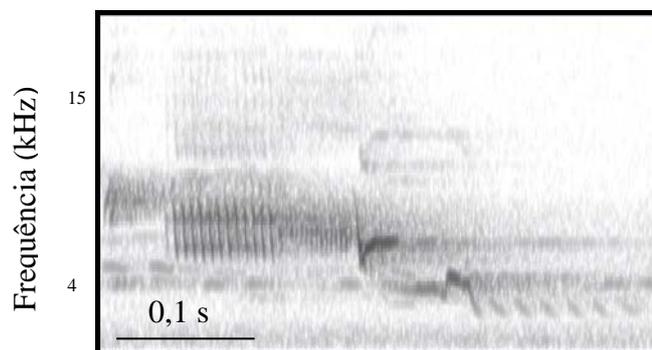


D97779 (20/02/2008) (grupo 4)

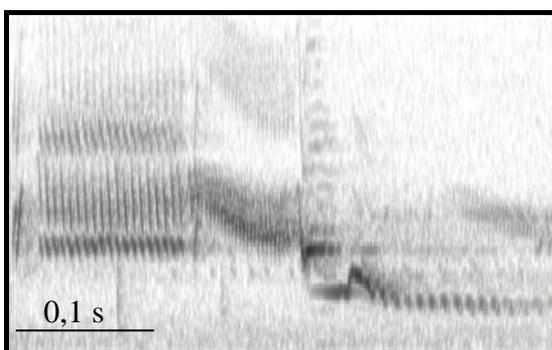


Tempo (s)

D90620 (11/01/2008) (grupo 4)

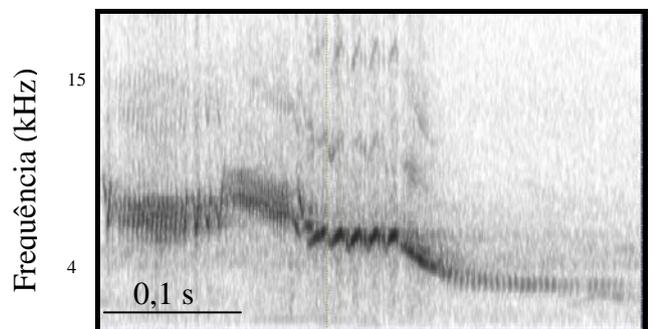


D97784 (11/02/2008) (grupo 4)

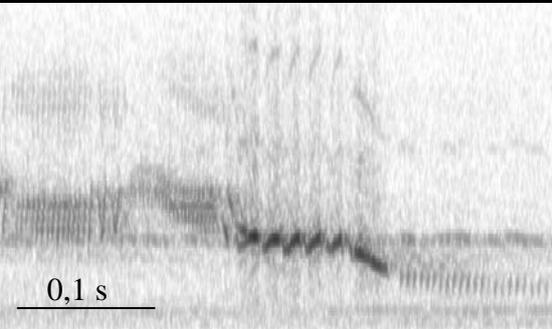


Tempo (s)

D83699 (12/01/2007) (grupo 5)

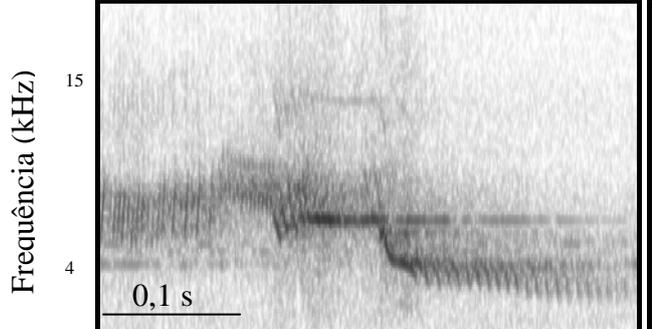


C58113 (30/01/2007) (grupo 5)

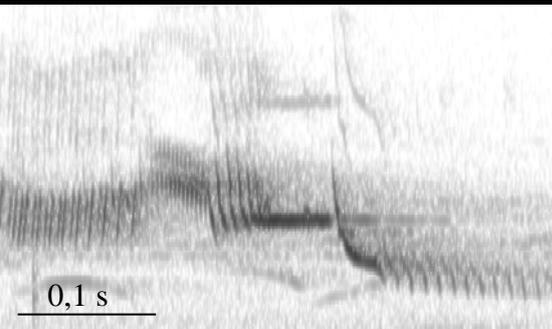


Tempo (s)

C58191 (12/01/2007) (grupo 6)

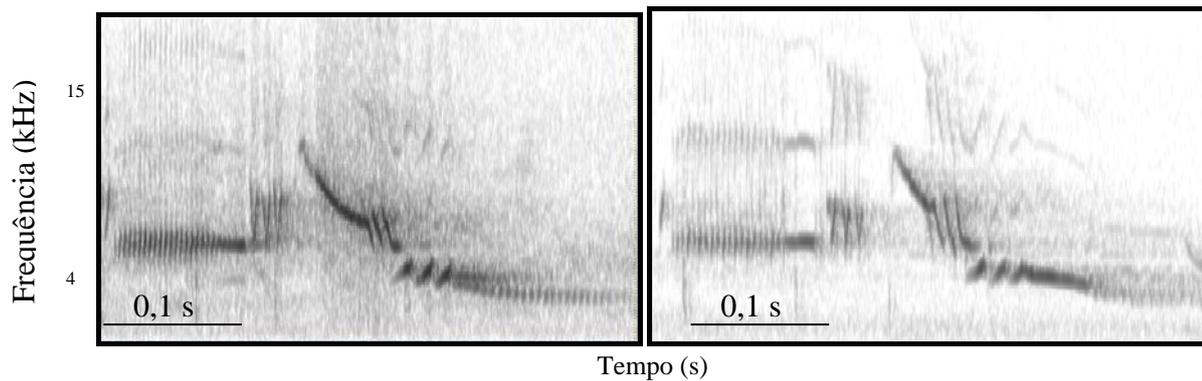


D97793 (20/02/2008) (grupo 6)



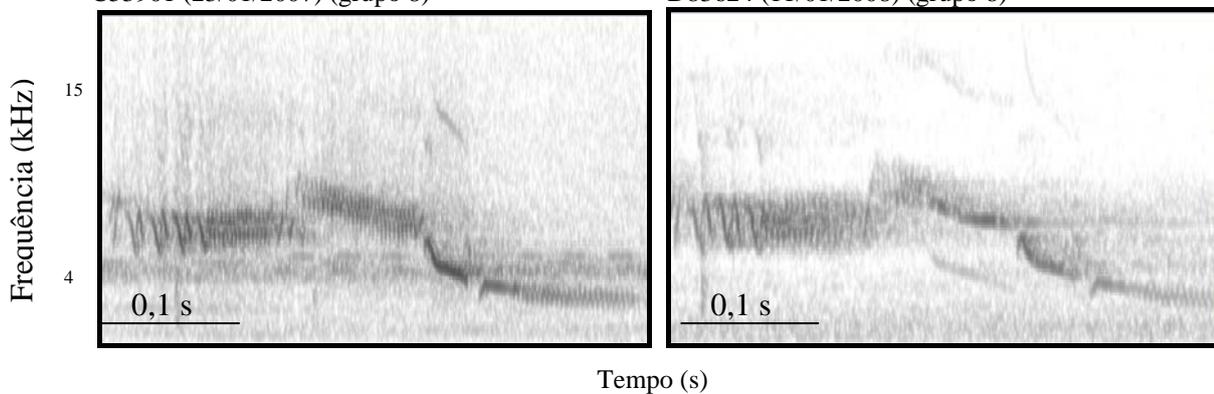
Tempo (s)

(Verde Vermelho Prata Amarelo) (18/01/2007) (grupo 7) D90675 (21/01/2008) (grupo 7)



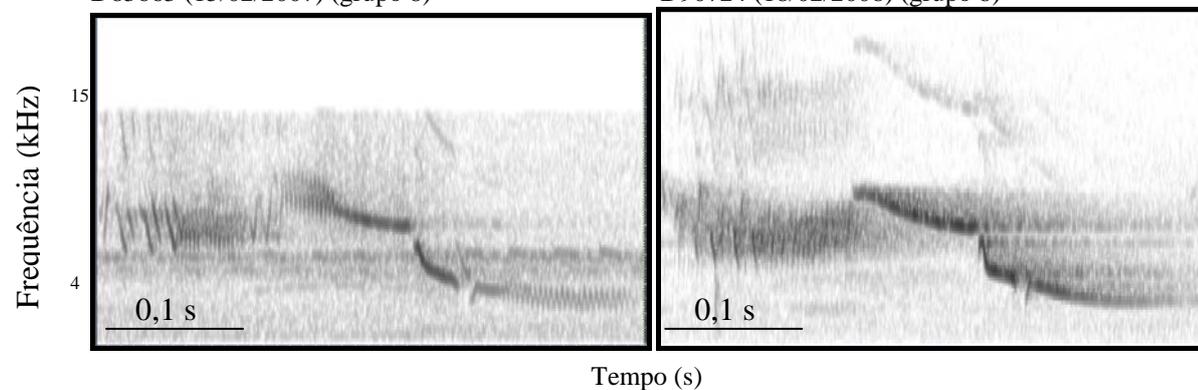
C53901 (23/01/2007) (grupo 8)

D83624 (11/01/2008) (grupo 8)



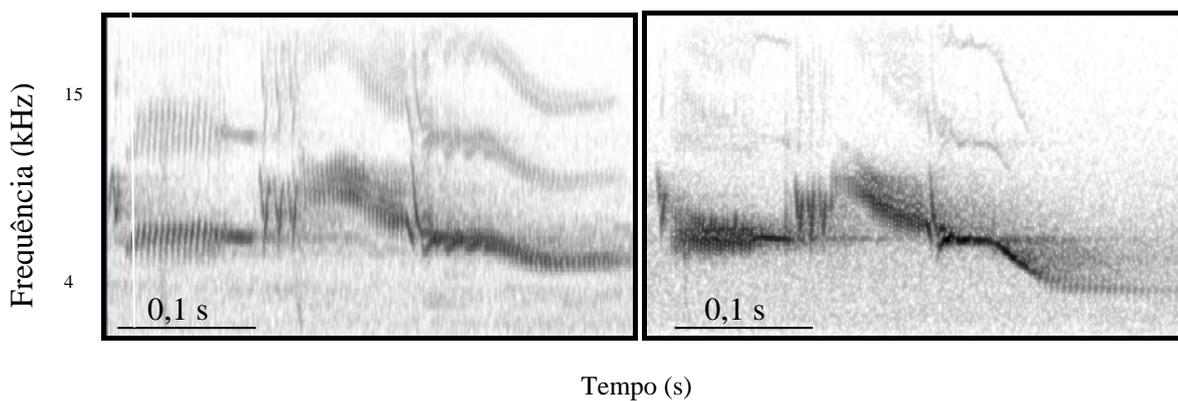
D83663 (15/02/2007) (grupo 8)

D90724 (18/02/2008) (grupo 8)

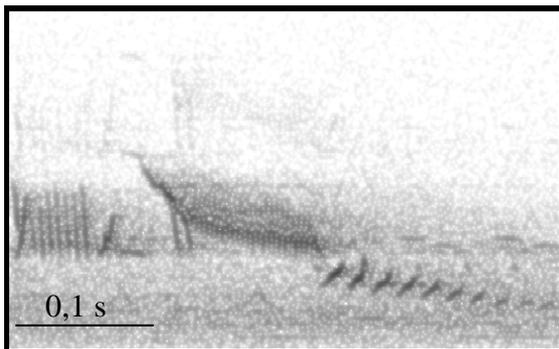


D97800 (14/02/2008)

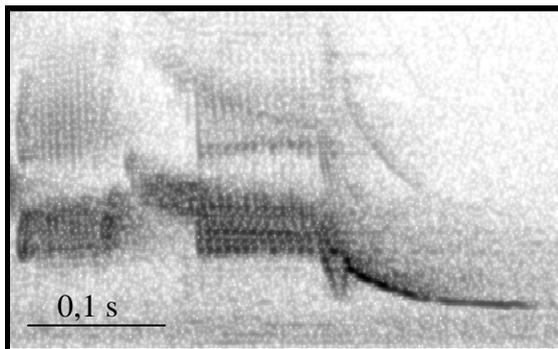
D83698 (05/02/2008)



D83682 (09/01/2008)

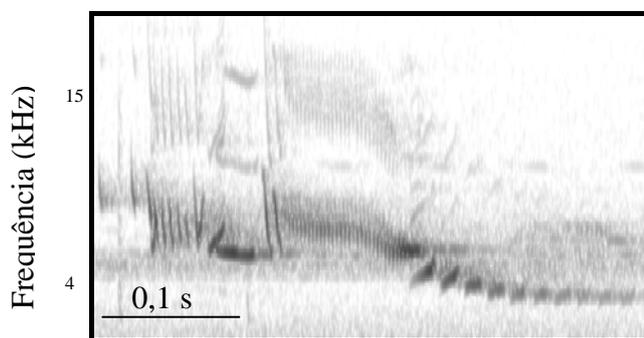


D97765 (27/02/2008)

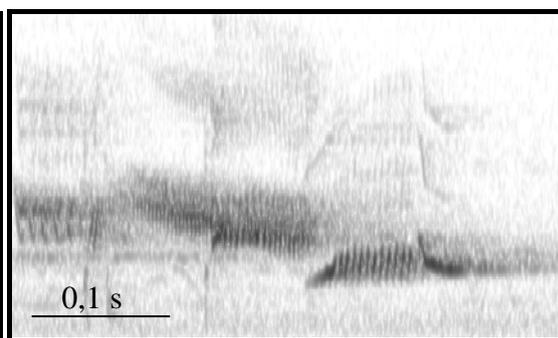


Tempo (s)

D97747 (29/01/2008)

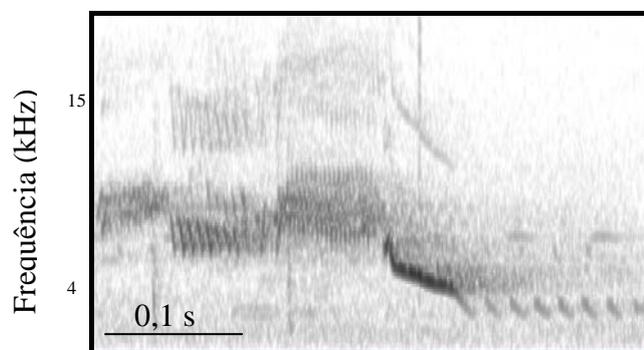


D97758 (14/02/08)

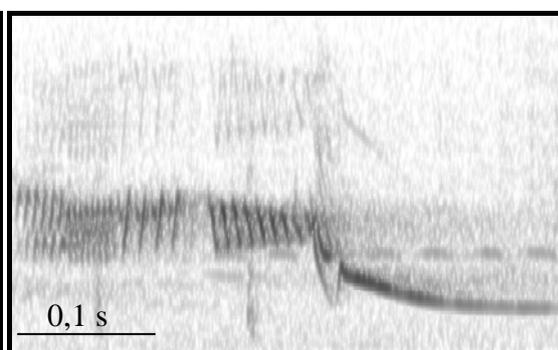


Tempo (s)

D90730 (22/02/2008)

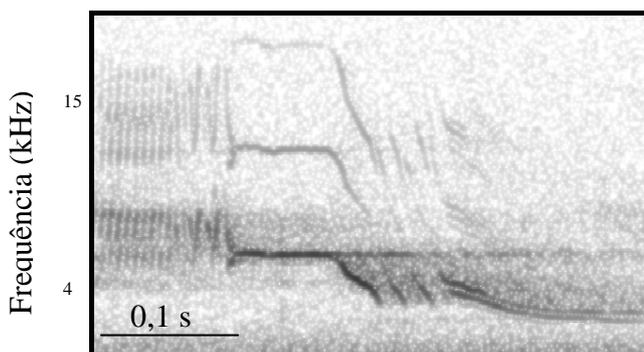


D97768 (07/02/2008)

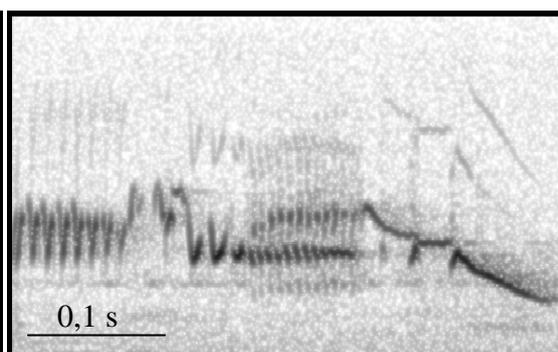


Tempo (s)

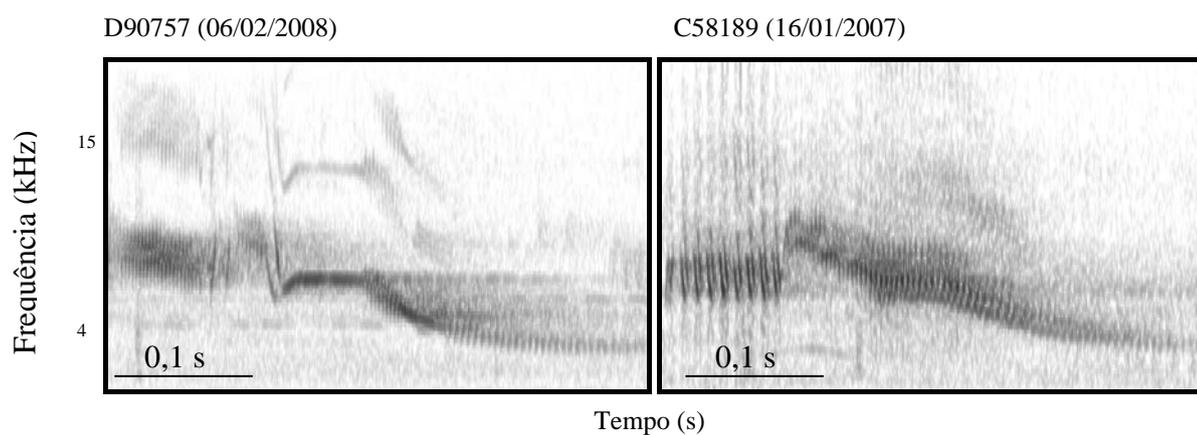
D97761 (15/02/2008)



D97704 (03/04/2008)

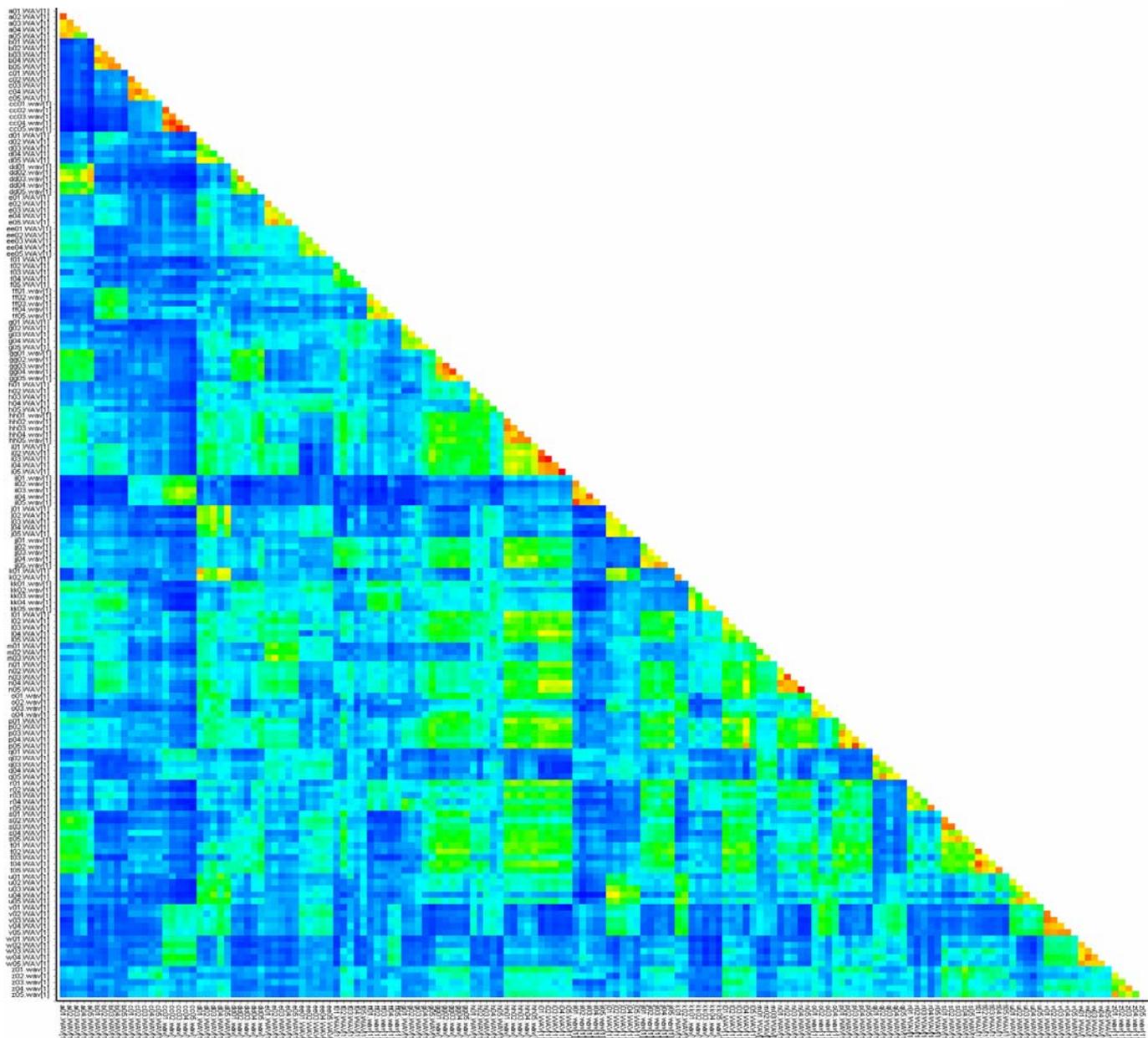


Tempo (s)



Espectrogramas de cantos de 32 machos de *Volatinia jacarina* gravados em três estações reprodutivas consecutivas, na Fazenda Água Limpa, Brasília, DF. Cantos de indivíduos possuindo uma mesma estrutura estão dispostos de maneira consecutiva (distribuídos em oito grupos). Cada indivíduo está identificado pela sua numeração da anilha do CEMAVE, ICMBio, e data em que cada gravação foi feita está indicada.

Anexo 2. Matriz de correlações entre 32 machos anilhados de *Volatinia jacarina* gravados em três estações reprodutivas consecutivas.



Padrão geral da matriz indicando a correlação entre todos 32 os indivíduos gravados nas estações reprodutivas de 2005-2006, 2006-2007 e 2007-2008, representados por um total de 157 amostras com 12.880 comparações únicas (as regravações inter-anuais e dentro de uma mesma estação não estão incluídas). Valores altos são representados por cores mais quentes (laranja e vermelho), enquanto que valores baixos são representados por cores frias (azul e verde). Encostadas à diagonal estão as comparações intra-individuais. Cada linha representa uma amostra de canto, e há 5 amostras por indivíduo (salvo duas exceções, que possuem de 3 e 4 amostras). Afastadas da diagonal, pode-se notar algumas regiões onde a similaridade inter-individual é alta.