



Serviço Público Federal

Universidade Federal do Pará

Núcleo de Teoria e Pesquisa do Comportamento

Programa de Pós-graduação em Teoria e Pesquisa do Comportamento

Duetos na Amazônia – Análise da sintaxe do canto em dueto do gênero

Thryothorus (Aves, Troglodytidae)

AMANDA DE ALMEIDA MONTE

BELÉM

Março/2012

AMANDA DE ALMEIDA MONTE



Duetos na Amazônia

Análise da sintaxe do canto em dueto do gênero

***Thryothorus* (Aves, Troglodytidae)**

Belém

Março/2012

AMANDA DE ALMEIDA MONTE

Duetos na Amazônia – Análise da sintaxe do canto em dueto do gênero

Thryothorus (Aves, Troglodytidae)

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Teoria e Pesquisa do Comportamento da Universidade Federal do Pará, como parte dos requisitos para a obtenção do grau de Mestre.

Área de Concentração: Ecoetologia

Orientador: Prof^a. Dr^a. Maria Luisa da Silva.

Belém

Março/2012

Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)
Biblioteca Central da UFPA- Belém- PA

Monte, Amanda de Almeida

Duetos na Amazônia: análise da sintaxe do canto em dueto do gênero thryothorus (Aves, troglodytidae) / Amanda de Almeida Monte ; orientador, Profª Drª Maria Luisa da Silva. – 2012.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Pará, Núcleo de Teoria e Pesquisa do Comportamento, Programa de Pós-Graduação em Teoria e Pesquisa do Comportamento, 2012.

1. Troglodytidae - Comportamento. 2. Bioacústica. 3. Som produzido por animais. 4. Observação de ave. I. Silva, Maria Luisa da, orient. II. Título.

CDD 22. ed.: 598.833



Serviço Público Federal
Cidade Universitária Prof. José da Silveira Neto
Núcleo de Teoria e Pesquisa do Comportamento
Programa de Pós-Graduação em Teoria e Pesquisa do Comportamento

Dissertação de Mestrado

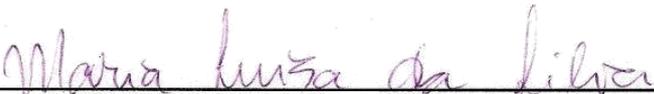
“Duetos na Amazônia - Análise da sintaxe do canto em dueto do gênero *Thryothorus* (Aves, Troglodytidae) ”.

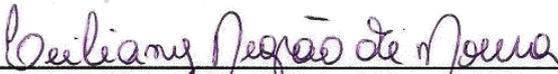
Candidato(a): AMANDA DE ALMEIDA MONTE

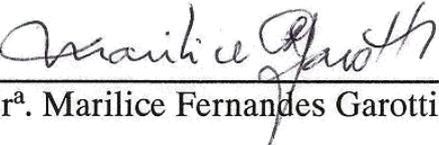
Data da Defesa: 06 de Março de 2012.

Resultado: Aprovada.

Banca examinadora:


Prof^a. Dr^a. Maria Luisa da Silva (UFPA), Orientadora.


Dr^a. Leiliany Negrão de Moura (UFPA), Membro.


Prof^a. Dr^a. Marilice Fernandes Garotti (UFPA), Membro.

Ao Prof.º Dr.º Jacques Viellard (*in memoriam*),
por sua valiosa contribuição à bioacústica

AGRADECIMENTOS

- Prof^ª. Dr^ª. Maria Luisa da Silva, pela orientação e muita paciência;
- Prof^º. Dr^º. Jacques Marie Edme Vielliard pelas sugestões e contribuições;
- Prof^º. Dr^º. William Lee Berdel Martin, pelas contribuições em estatística e Prof^ª. Dr^ª. Marilice Fernandes Garotti, pelas intervenções metodológicas;
- Prof^º. Dr^º. Olavo de Faria Galvão e Dr^ª. Maria Albertina Mourinha Leitão, pela avaliação do projeto de qualificação e recomendações para o projeto final e Dr^º. Frederic Sebe pelo apoio no delineamento experimental;
- Equipe do laboratório de Ornitologia e Bioacústica (membros e ex-membros): Acácio Freitas, Angélica Rodrigues, Duan Brito, Danielson Aleixo, Leiliany Moura, Luis Fernando Nascimento, Madlene Nunes, Rodrigo Matos e Viviany Costa pelo apoio na execução do projeto;
- Programa de Pós Graduação em Pesquisa e Teoria do Comportamento e Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior pela oportunidade de realizar este trabalho;
- Amigos e familiares pelo apoio emocional e logístico.

COMISSÃO EXAMINADORA

Prof^ª. Dr^ª. Maria Luisa da Silva

Universidade Federal do Pará

Instituto de Ciências Biológicas

Orientadora

Dr^ª. Leiliany Negrão de Moura

Membro

Prof^ª. Dr^ª. Marilice Fernandes Garotti

Universidade Federal do Pará

Núcleo de Teoria e Pesquisa do Comportamento

Membro

Prof^º. Dr^º. Manuel da Silva Filho

Universidade Federal do Pará

Instituto de Ciências Biológicas

Suplente

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS E TABELAS	III
RESUMO.....	VII
ABSTRACT	VIII
1 INTRODUÇÃO	1
1.1. A COMUNICAÇÃO SONORA EM AVES	1
1.2. EVOLUÇÃO DA COMUNICAÇÃO SONORA EM AVES.....	3
1.3. RECONHECIMENTO ESPECÍFICO	4
1.4. CANTO EM DUETO	5
2 JUSTIFICATIVA.....	7
2.1. PROBLEMÁTICA	8
2.2. OBJETIVO GERAL	8
2.3. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	8
3 ESTRUTURA DO TRABALHO	9
4 METODOLOGIA GERAL	10
4.1. OBJETO DE ESTUDO	10
4.2. ÁREAS DE ESTUDO	14
4.2.1. Parque Ecológico de Gunma	14
4.2.2. Campus Belém da Universidade Federal do Pará.....	15
5 METODOLOGIA DO ESTUDO 1: ANÁLISES DE SOM.....	16
5.1. CLASSIFICAÇÃO DE MODULAÇÃO.....	16
5.2. SIMILARIDADES SINTÁTICAS	17
6 METODOLOGIA DO ESTUDO 2: EXPERIMENTOS DE <i>PLAYBACK</i>.....	20
6.1. PREPARAÇÃO DOS SONS	20
6.2. PROCEDIMENTO DOS EXPERIMENTOS DE <i>PLAYBACK</i>	21
6.3. ANÁLISES DAS RESPOSTAS	22
7 RESULTADOS DO ESTUDO 1: ANÁLISES DE SOM	26
7.1. PADRÃO DE MODULAÇÃO DO DUETO	26
7.2. ANÁLISE COMPARATIVA DE SINTAXE.....	39
7.2.1. Características gerais dos duetos	39
7.2.2. Similaridades sintáticas entre os duetos de <i>Thryothorus</i>	40

8	RESULTADOS DO ESTUDO 2: EXPERIMENTOS DE <i>PLAYBACK</i>	49
8.1.	ANÁLISES DE PONTUAÇÃO E DE COMPOSIÇÃO	49
8.2.	ANÁLISES QUANTITATIVAS.....	54
9	DISCUSSÃO DO ESTUDO 1: ANÁLISES DE SOM	58
9.1.	PADRÃO DE MODULAÇÃO DO DUETO	58
9.2.	ANÁLISE COMPARATIVA DE SINTAXE.....	60
10	DISCUSSÃO DO ESTUDO 2: EXPERIMENTOS DE <i>PLAYBACK</i>	62
11	CONCLUSÃO	65
12	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	67
13	ANEXOS	77

LISTA DE FIGURAS E TABELAS

- Figura 1 Representação gráfica do canto em dueto de *Thryothorus genibarbis*, as barras indicam a contribuição de cada indivíduo.6
- Figura 2 Distribuição e ilustrações referentes às espécies do gênero *Thryothorus* ocorrentes na Amazônia. Fonte: Sigrist, 2006. Adaptado. 11
- Figura 3 Filogenia das espécies do antigo gênero *Thryothorus* proposto por Mann *et al.* (2006), baseado em análises moleculares a partir de sequências de citocromo B. Em destaque as espécies abordadas neste estudo..... 12
- Figura 4 Município de Santa Bárbara, Parque Ecológico de Gunma com a área delimitada pelo polígono amarelo. Fonte: mapas IBGE e imagem (LANDSAT5) INPE..... 14
- Figura 5 Campus da UFPA, localizado no bairro do Guamá, com maior parte da área construída delimitada pela linha amarela. Mata próximo ao Hospital Universitário Bettina Ferro Sousa (HUBFS). 15
- Figura 6 Quadro indicativo das categorias de padrão de sobreposição das parcelas de cada contribuinte do dueto (I e II). A parcela referente ao contribuinte I é representada pela barra sólida e a do contribuinte II pela barra aberta. Os números romanos indicam cada categoria. Fonte: Farabaugh (1982). Adaptado. 18
- Figura 7 Sonogramas A) dueto emitido por um casal antes do experimento de *playback* e B) dueto alterado emitido pelo mesmo casal em resposta ao *playback*. Fonte: Monte (2009). 24
- Figura 8 Chave de classificação das notas envolvidas no dueto de *Thryothorus genibarbis* iniciadas por ascendente, adaptada de Silva, 1996. Em destaque a indicação do número absoluto da nota, seguido de sua classificação alfabética em parênteses..... 27

Figura 9 Chave de classificação das notas envolvidas no dueto de <i>Thryothorus genibarbis</i> iniciadas por descendente, adaptada de Silva, 1996.....	28
Figura 10 Chave de classificação das notas envolvidas no dueto de <i>Thryothorus genibarbis</i> iniciadas sem modulação, adaptada de Silva, 1996.....	28
Figura 11 Localização dos indivíduos de <i>Thryothorus genibarbis</i> estudados para a análise de modulação. O polígono amarelo delimita a área do Parque Ecológico de Gunma.	37
Figura 12 Localização dos casais de <i>Thryothorus genibarbis</i> estudados para a análise de modulação. A reta amarela indica a distância entre os que compartilham nota.....	38
Figura 13 Localização dos indivíduos de <i>Thryothorus genibarbis</i> estudados para a análise de modulação. A reta amarela indica a distância entre os casais que compartilham nota.	38
Figura 14 Sonograma de um dueto de <i>Thryothorus rutilus</i> . As letras indicam os tipos diferentes de notas e as barras sólidas e claras, a parcela do contribuinte I e II, respectivamente. Gravação: Venezuela (Schwartz).	43
Figura 15 Sonograma de um dueto de <i>Thryothorus coraya</i> . Gravação: Peru (Fita cassete ARA).	43
Figura 16 Sonograma de um dueto de <i>Thryothorus genibarbis</i> . Gravação: Brasil-PE (Tapacurá-Estação Ecológica UFRPE).	43
Figura 17 Sonograma de um dueto de <i>Thryothorus rufalbus</i> . As letras indicam os tipos diferentes de notas e as barras sólidas e claras, a parcela do contribuinte I e II, respectivamente. Gravação: Colombia (Fita cassete ARA).	47
Figura 18 Sonograma de um dueto de <i>Thryothorus semibadius</i> . As letras indicam os tipos diferentes de notas, as barras sólidas e claras, a parcela do contribuinte I e II, respectivamente,	

e a barra tracejada indica as notas da frase introdutória ao dueto. Gravação: Panamá (Fita cassete ARA).....	47
Figura 19 Sonograma de um dueto de <i>Thryothorus nigricapilus</i> . Gravação: Panamá (Fita cassete ARA).....	47
Figura 20 Sonograma de um dueto de <i>Thryothorus leucotis</i> . As letras indicam os tipos diferentes de notas, as barras sólidas e claras, a parcela do contribuinte I e II, respectivamente, e a barra tracejada indica as notas da frase introdutória ao dueto. Gravação: Brasil-PI (Localidade Gilbués).	48
Figura 21 Sonograma de um dueto de <i>Thryothorus longirostris</i> . Gravação: Brasil-CE (Localidade Crato).....	48
Figura 22 Vocalizações emitidas pelos casais observados antes e após os experimentos de <i>playback</i> . DT (dueto), DT-A (dueto alterado), ABB (1ª parcela do dueto), ABB-A (1ª parcela do dueto alterada), AL (alarme) e CH (chamado de contato individual).	50
Figura 23 Vocalizações emitidas pelos casais observados antes e após o experimento de <i>playback</i> com o dueto alterado em sintaxe.	51
Figura 24 Vocalizações emitidas pelos casais observados antes e após o experimento de <i>playback</i> usando duetos com eliminação de uma de suas parcelas (ABB) e conservando apenas a segunda (CD).	52
Figura 25 Vocalizações emitidas pelos casais observados antes e após o experimento de <i>playback</i> usando duetos com faixa de frequência aumentada em 500 Hz.....	53
Figura 26 Vocalizações emitidas pelos casais observados antes e após o experimento de <i>playback</i> usando duetos com faixa de frequência aumentada em 1000 Hz.....	53

Figura 27 Valores médios \pm desvio padrão (DP) da latência a aproximação a menos de três metros do alto-falante (L3MET) e tempo a menos de três metros do alto-falante (T3MET) nas diferentes categorias de modificações de dueto testadas. Ambos medidos em segundos.....	55
Figura 28 Valores médios \pm desvio padrão (DP) da distância de aproximação dos casais testados ao alto-falante nas diferentes categorias de modificações de dueto. Em metros.....	56
Figura 29 Valores médios \pm desvio padrão (DP) do número total de cantos emitidos em dueto em resposta ao <i>playback</i> (número absoluto) (NCAT) e da duração de todos esses cantos (em segundos) (DCAN) nas diferentes categorias de modificações de dueto testadas.	56
Figura 31 Intensidade da resposta a partir da síntese das variáveis quantitativas obtida pela primeira componente (CP1; 32,5% de explicação) da análise de componentes principais. Médias \pm desvios padrões (DP) das diferentes categorias de modificações de dueto.....	57
Tabela 1 Resumo dos experimentos de <i>playback</i> realizados, indicando o som utilizado, local (arredores do Parque Ecológico de Gunma – PEG e campus Guamá da Universidade Federal do Pará – UFPA)	21
Tabela 2 Classificação alfabética e numérica das notas envolvidas no dueto para 15 casais distintos de <i>Thryothorus genibarbis</i> e representação gráfica do dueto ou das três primeiras notas que iniciam o dueto (sonograma).....	30
Tabela 3 Características gerais dos duetos de oito espécies do gênero <i>Thryothorus</i> , segundo metodologia proposta por Farabaugh (1982). A precisão temporal encontra-se dividida em valores relativos à duetos sem sobreposição e duetos com sobreposição	39
Tabela 4 Autovalores, variâncias explicadas, proporções de explicação individual das respostas da primeira (CP1) e da segunda (CP2) principais componentes aos testes de <i>playback</i> . Em destaque os valores significativos ($> +0,7$; $< -0,7$).....	54

RESUMO

Em muitas aves que cantam em dueto, os pares combinam suas parcelas de forma alternada para resultar em um único canto. A família Troglodytidae (corruíras e garrinchas) compreende 23 espécies que cantam em dueto, dentre elas a espécie *Thryothorus genibarbis*. O canto em dueto dessa espécie carrega a informação referente ao reconhecimento específico, no entanto, os parâmetros físicos que o compõe (frequência e duração) são variáveis entre os casais e apenas a sintaxe, ou seja, a ordem de emissão das notas que compõe o canto é conservada. A partir disso, para investigar o papel da sintaxe e dos parâmetros físicos na decodificação do reconhecimento específico foram realizados experimentos de *playback* com dueto modificado em sintaxe e na faixa de frequência com casais nos arredores do Parque Ecológico de Gunma (Santa Bárbara, Pará) e no campus da Universidade Federal do Pará (Belém, Pará). Investigou-se também a existência de um padrão geral de modulação nas unidades que compõem o dueto dessa espécie, e em segundo momento foram avaliadas as similaridades entre a sintaxe do canto de *Thryothorus genibarbis* e de mais sete espécies filogeneticamente próximas. A partir das análises de modulação, foi encontrado um padrão geral nas unidades sonoras (notas) do dueto de diferentes casais. Em relação às similaridades entre a sintaxe do canto de *T. genibarbis* e das demais espécies simpátricas, há mais diferenças entre *T. genibarbis* e *T. leucotis* que são sintópicas. Dessa forma, a sintaxe do dueto de *T. genibarbis* pode ser importante como código de articulação do dueto entre os pares, mas não contém informação referente ao reconhecimento específico, diferentemente da faixa de frequência, que quando modificada a partir de 36% do sinal original, o canto perde o caráter de reconhecimento.

Palavras-chave: Bioacústica, canto em dueto, *playback*, reconhecimento específico, *Thryothorus*.

ABSTRACT

In many duet-singing songbirds, paired birds combine their song types non randomly to form antiphonal duet songs. In Troglodytidae family (wrens and thrushes), 23 species have been reported to duet, *Thryothorus genibarbis* is a duet specie. The duet song carries the specie-specific information, however, its physical parameters (frequency and duration) varies among pairs and just the syntax, that means the notes sequence, is conserved. To investigate the syntax and physical parameters' importance in coding the specie-specific information, playback experiments were conducted using modified duet song in syntax and frequency bandwidth with pairs at Gunma Ecological Park (Santa Bárbara city, Pará State) at Federal University of Pará (Belém city, Pará State). We search for evidence of a modulation pattern in song units of this specie, and investigate the similarities between the *Thryothorus genibarbis* song syntax and other seven same genera species. Our analysis of the modulation of the duet of this species revealed that was a modulation pattern in duet song units of different pairs. By comparing the similarity of duet song syntax between *T. genibarbis* and other species, we showed that *T. genibarbis* and *T. leucotis*, syntopic species, are most different than sympatric ones. We thus show experimentally that the duet syntax of *T. genibarbis* must be important to coordinate the duet song among pairs, but there is no specie-specific code in duet syntax, however, if we modify the frequency bandwidth more than 36% from original signal, the duet song could lose the specie-specific code.

Palavras-chave: Bioacoustics, duet song, playback, specie-specific code, *Thryothorus*.

1 INTRODUÇÃO

1.1. A COMUNICAÇÃO SONORA EM AVES

A sobrevivência e reprodução dos animais dependem diretamente de comunicação (Dawkins, 1989), que para se completar precisa de um emissor, um receptor, uma informação e um sinal capaz de transmiti-la de maneira eficiente. Esse sinal pode ser de natureza variada, química ou física (tais como visual e sonora) (Marler, 1967; Bradbury & Vehrencamp, 1998; Vielliard, 2004). O uso do sinal sonoro aparece várias vezes em diferentes grupos de animais e de maneira independente de um grupo para outro, invertebrados, anfíbios, aves e mamíferos podem basear sua comunicação no sinal sonoro (Vielliard, 2004). O órgão fonador das aves (siringe) é análogo às cordas vocais presente em anfíbios e mamíferos. Ambos, siringe e cordas vocais, são associados às vias aéreas e necessitam dos músculos envolvidos na respiração para a produção de sons (Leroy, 1979; Brackenbury, 1982; Bradbury & Vehrencamp, 1998).

As aves podem usar sons para diversas funções, tais como alerta de predador ou localização dos filhotes. Na maioria dos casos é emitido um som correspondente ao conceito de canto, cuja função biológica primordial é o reconhecimento específico (Vielliard, 1987). A função biológica do sinal sonoro de uma espécie pode ser determinada pela técnica de *playback*. Trata-se de uma ferramenta muito usada em bioacústica (estudo da comunicação sonora animal) e consiste em reproduzir para o emissor uma vocalização previamente registrada para avaliar seu poder reativo (Vielliard, 1989).

Além da técnica do *playback*, o estudo da comunicação sonora em aves pode ser desenvolvido com o uso de representações gráficas do som bastante informativas e usuais: o sonograma. Consiste na representação do registro sonoro em um plano melódico, com a

duração no eixo das abscissas e a frequência no das ordenadas (Vielliard & Silva, 2010; Silva & Vielliard, 2011). A partir do sonograma é possível individualizar suas unidades sonoras (nota) e descrevê-las em suas características fundamentais, tais como a concentração de energia e padrões de modulação (Silva, 1996).

O som puro é aquele cuja energia está concentrada em uma única frequência, suas alterações ao longo do tempo formam as modulações (Fandiño-Mariño, 1989; Silva, 1996). Essas modulações podem ser contínuas ou não e quando muito rápidas, conferem uma idéia auditiva e gráfica de vibração, nesse caso o som é pode ser denominado vibrato (Silva, 1996). Além disso, algumas notas podem apresentar uma forma gráfica sinuosa e auditivamente mais melodiosa que outras. Essas notas, que apresentam mais mudanças de modulação, são classificadas como notas de modulação ampla (Silva, *op. cit.*).

Com a utilização dessas ferramentas, é possível comparar sinais equivalentes e chegar a conclusões evolutivas a respeito das estratégias e padrões adotados por diferentes grupos para viabilizar a comunicação sonora (Vielliard, 1987).

1.2. EVOLUÇÃO DA COMUNICAÇÃO SONORA EM AVES

Segundo a hipótese proposta por Vielliard (2004), a evolução da comunicação sonora animal seguiu dois modelos distintos. Os sistemas de comunicação sonora podem ser bastante simples e estereotipados, ou com a maior complexidade e variabilidade possível. A estratégia de desenvolver um sinal mais flexível requer um mecanismo eficaz para a transmissão de informações complexas: a aprendizagem (Catchpole & Slater, 1995; Vielliard, 2004).

A aprendizagem, nesse caso, trata-se da habilidade de usar as informações auditivas para modificar ou aumentar o desenvolvimento vocal (Kroodsma, 1982), ela viabiliza a transmissão de geração em geração dos parâmetros flexíveis (Vielliard, 1987; Silva, 1995). As duas principais evidências comportamentais da aprendizagem vocal são o aumento da quantidade de elementos diferentes no canto (repertório de canto) e a ocorrência de variações regionais do canto da espécie (dialetos) (Kroodsma, 1996). Em relação às evidências neuroanatômicas, existem as vias de produção e aprendizagem conectadas com as de percepção e audição do canto (Silva & Vielliard, 2011).

Os indícios da capacidade de aprendizagem vocal ainda são escassas entre mamíferos, registradas apenas em Chiroptera (morcegos), Cetacea (golfinhos e baleias) e Primata (macacos) (Vielliard, 2004; Silva & Vielliard, 2011). Entre as aves, essa habilidade apareceu suas de forma independente em algumas espécies de três ordens: Psittaciformes (papagaios) (Jarvis & Mello, 2000), Trochiliformes (beija-flores) (Gahr, 2000; Jarvis *et al.*, 2000; Vielliard, 2004) e em Passeriformes (pássaros canoros), na qual parece ter atingido seu auge (Kroodsma, 1982; Jarvis, 2004).

Com relação aos Passeriformes, cabe observar que são divididos em duas subordens: Suboscines, com aproximadamente 1.100 espécies em todo o mundo e Oscines (aproximadamente 4.000 espécies) que se diferenciam pela anatomia do ouvido interno e pela

estrutura da siringe. Entre os Suboscines, o ossículo columela ou estribo é mais complexo do que em Oscines, em contrapartida a siringe desse grupo possui dois a três pares de músculos acessórios, enquanto que em Oscines observa-se de seis a nove pares (Sick, 1997).

Em Suboscines, em geral, o desenvolvimento do canto funcional não requer aprendizagem e pode ocorrer mesmo em indivíduos sob isolamento acústico (Kroodsma, 1985, Kroodsma & Konish, 1991), enquanto que em Oscines há necessidade de um modelo externo e ainda um sistema de retroalimentação, ou seja, é importante que o indivíduo possa se escutar ao emitir um som (Kroodsma, 1996). Essa idéia se consolidou a partir de estudos realizados com Suboscines da família Tyrannidae, contudo há evidências recentes de aprendizagem em espécies desse grupo taxonômico (Fitzsimmons *et al.*, 2008).

1.3. RECONHECIMENTO ESPECÍFICO

O critério geralmente aceito para definir a espécie não é o grau de diferença morfológica, mas a evidência de que duas formas não se inter cruzam na natureza (Futuyma, 1992). A espécie é considerada uma categoria de classificação real que tem um papel crítico na evolução. O Conceito Biológico de Espécie (CBE) proposto por Mayr em 1942 estabelece que: “Espécies são grupos de populações naturais real ou potencialmente inter cruzantes isolados reprodutivamente de outros grupos”. A espécie definida conforme o CBE pode ser diferente da espécie como categoria taxonômica, sobretudo em seres assexuados ou já extintos. No entanto, o termo espécie refere-se tanto à categoria taxonômica quanto ao conceito biológico (Futuyma, *op. cit.*).

O sinal sonoro remete ao CBE e tem grande potencial informativo (Silva & Vielliard, 2011). Em um ambiente de interior da mata tropical e com dezenas de espécies muito semelhantes morfológicamente, achar um parceiro da mesma espécie é crucial. Eis a

importância de um sinal de comunicação específico (Silva & Vielliard, *op. cit.*). Sendo assim, cada espécie precisa apresentar no canto um fator que codifique o reconhecimento específico. Um exemplo é o caso de uma espécie da família Fringilidae *Basileuterus leucoblepharus*, na qual experimentos de *playback* com modificações em seu canto indicaram que o reconhecimento específico depende do decréscimo sucessivo da frequência dos elementos que o compõe (Mathevon *et al.*, 2008).

Espécies atuais evoluídas a partir de um ancestral comum devem manter algumas características acústicas em comum, ainda que ocorram diferenças coerentes com as divergências ambientais a que foram submetidas durante o processo de especiação (Silva & Vielliard, 2011). Dessa forma, é possível inferir se semelhanças e diferenças acústicas entre espécies podem ser derivadas de um mesmo modelo ancestral e se suas variações são compatíveis com seus modos de vida (Silva & Vielliard, *op. cit.*).

1.4. CANTO EM DUETO

O canto em dueto ocorre quando um casal canta em combinação, seja simultânea ou alternadamente (Langmore, 1998), emitindo notas de uma maneira tão regular que dificilmente é possível, pela estrutura do canto, identificar a participação de dois indivíduos (Farabaugh, 1982). Dentre as inúmeras hipóteses para explicar a função do dueto, três ganharam destaque: reforço da defesa territorial, anúncio do status do parceiro e

2 JUSTIFICATIVA

A família Troglodytidae apresenta variações em suas características comportamentais, em particular pela presença e estrutura dos duetos, o que faz dela um interessante objeto de estudo para comparações eco-evolutivas e comportamentais (Mann *et. al.*, 2006). As similaridades entre os duetos de espécies simpátricas podem gerar conclusões evolutivas que integrem as condições ecológicas correspondentes ao contexto de desenvolvimento do canto em dueto.

Normalmente somente o macho é capaz de cantar, contudo, o canto entre fêmeas de aves é um comportamento verificado entre as espécies que cantam em dueto (Levin, 1996). No caso de *Thryothorus nigricapillus*, que também canta em dueto, os núcleos cerebrais relacionados ao canto da fêmea é similar ao do macho (Levin, *op. cit.*). Em contrapartida, em *Taeniopygia guttata* a fêmea, que não canta, apresenta diferenças neuroanatômicas em relação ao macho. Diante disso, Langmore (1998) estabeleceu que o grau em que os sexos diferem na anatomia desses núcleos é proporcional à extensão em que eles diferem na complexidade de seus cantos. Esclarecer a participação da fêmea no canto em dueto fornecerá subsídios para interpretações neuroanatômicas posteriores.

Existem vários estudos a respeito das bases neurais da produção e percepção do som, mas a maneira como os dois sistemas são conectados é pouco compreendido (Hall, 2004). Os aspectos interativos da comunicação têm sido pouco estudados, em parte por conta das dificuldades práticas desses estudos (Dabelsteen & MacGregor, 1996). Espécies que cantam em dueto precisam integrar a produção de som com a percepção em escala de milisegundos, estabelecendo, dessa forma, um bom sistema para investigar as bases neurais da comunicação interativa (Hall, *op. cit.*).

2.1. PROBLEMÁTICA

O canto em dueto de *Thryothorus genibarbis* carrega a informação referente ao reconhecimento específico, no entanto, os parâmetros físicos que o compõe (frequência e duração) são variáveis entre os casais. Apenas a sintaxe, ou seja, a ordem de emissão das notas que compõe o canto é conservada (Monte, 2009). A partir desta informação, pretendeu-se investigar qual o papel da sintaxe e dos parâmetros físicos na decodificação do reconhecimento específico e assim definir os limiares da variação do canto em dueto entre os casais.

2.2. OBJETIVO GERAL

Definir quais elementos do dueto de *Thryothorus genibarbis* estão envolvidos no reconhecimento específico.

2.3. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- i. Verificar a existência de um padrão geral de modulação nas unidades sonoras (notas) que compõem o dueto de diferentes casais de *T. genibarbis*;
- ii. Investigar as similaridades entre a sintaxe do canto de *Thryothorus genibarbis* e das demais espécies simpátricas filogeneticamente próximas;
- iii. Analisar a relação entre a sintaxe e a faixa de frequência do canto em dueto de *T. genibarbis* e o reconhecimento específico.

3 ESTRUTURA DO TRABALHO

A metodologia, resultados e discussão do trabalho serão divididos em dois estudos, o primeiro (Estudo 1) aborda as análises de som que foram realizadas, em um primeiro momento, com o canto em dueto de diferentes casais de *Thryothorus genibarbis* e em uma segunda etapa com duetos dessa espécie comparativamente com mais outras sete espécies do mesmo gênero. No primeiro estudo pretendeu-se verificar a existência de um padrão geral de modulação nas unidades sonoras do dueto de diferentes casais de *T. genibarbis* e investigar as similaridades entre a sintaxe do dueto dessa espécie e das demais espécies simpátricas filogeneticamente próximas.

O segundo estudo (Estudo 2) abrange os experimentos de *playback* utilizando sons com modificações na sintaxe em dueto realizados com diferentes casais de *T. genibarbis*. Nesse estudo foi analisada a relação entre a sintaxe e a faixa de frequência do canto em dueto e o reconhecimento específico. Esses dois estudos foram integrados nas conclusões.

4 METODOLOGIA GERAL

4.1. OBJETO DE ESTUDO

O gênero *Thryothorus*, como definido tradicionalmente, consiste em 27 espécies. Estas espécies ocorrem principalmente na América Central e América do Sul (Brewer *apud* Mann *et al.*, 2009). Na Amazônia encontramos as espécies *T. genibarbis*, *T. coraya* (*T. c. coraya* e *T. c. heberti*), *T. leucotis* (*T. l. albipectus* e *T. l. rufiventris*) e *T. griseus* (Sigrist, 2006) (Figura 2). Análises moleculares, corroboradas com análises bioacústicas, realizadas por Mann *et al.* (2006, 2009) com 23 espécies desse gênero identificaram que *Thryothorus* é parafilético. Esses autores então subdividiram esse gênero em quatro outros: *Thryothorus*, *Pheugopedius*, *Thryophilus* e *Cantorchilus* (novo gênero proposto). Nesta nova abordagem *T. genibarbis* é mais aparentado de *T. coraya* e pertencem ao gênero *Pheugopedius*, composto por 11 espécies. No presente estudo manteremos o nome do gênero mais antigo, *Thryothorus*, conforme Sibley & Monroe (1990). A análise comparativa entre a ordem de emissão nas notas (sintaxe) que compõem o dueto abrangeu oito espécies do antigo gênero *Thryothorus*: *T. rutilus*, *T. coraya*, *T. genibarbis*, *T. rufalbus*, *T. semibadius*, *T. nigricapilus*, *T. leucotis* e *T. longirostris*, a posição filogenética atual dessas espécies está indicada na figura 3.

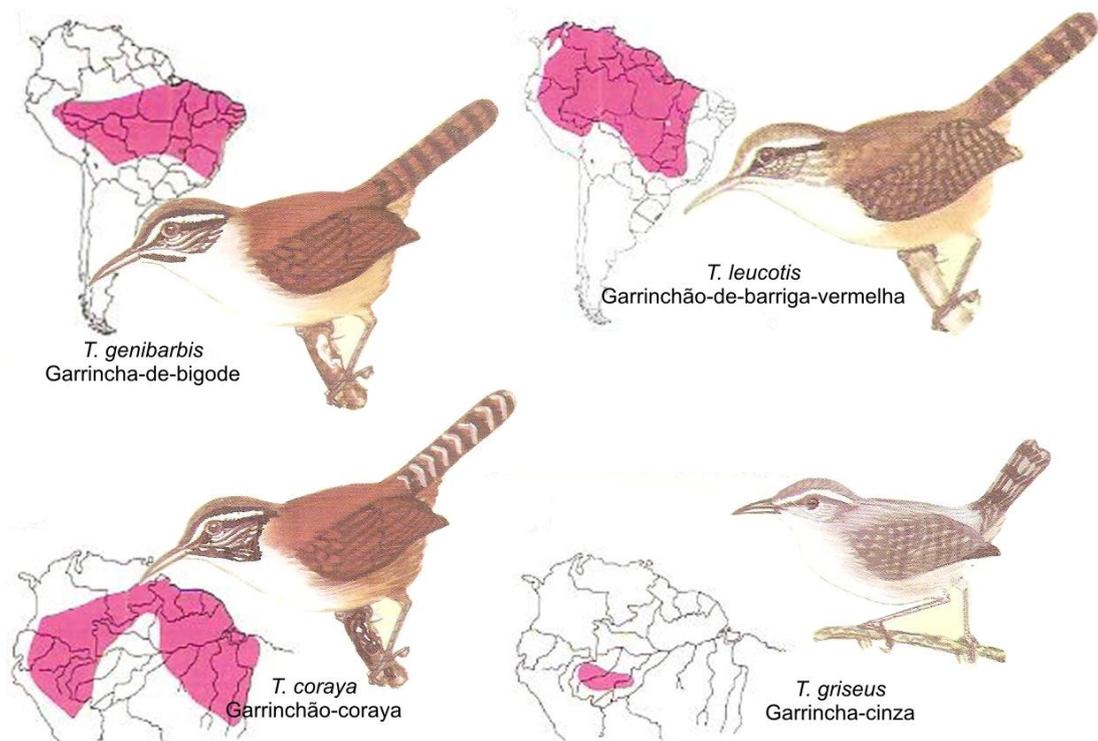


Figura 2 Distribuição e ilustrações referentes às espécies do gênero *Thryothorus* ocorrentes na Amazônia. Fonte: Sigrist, 2006. Adaptado.

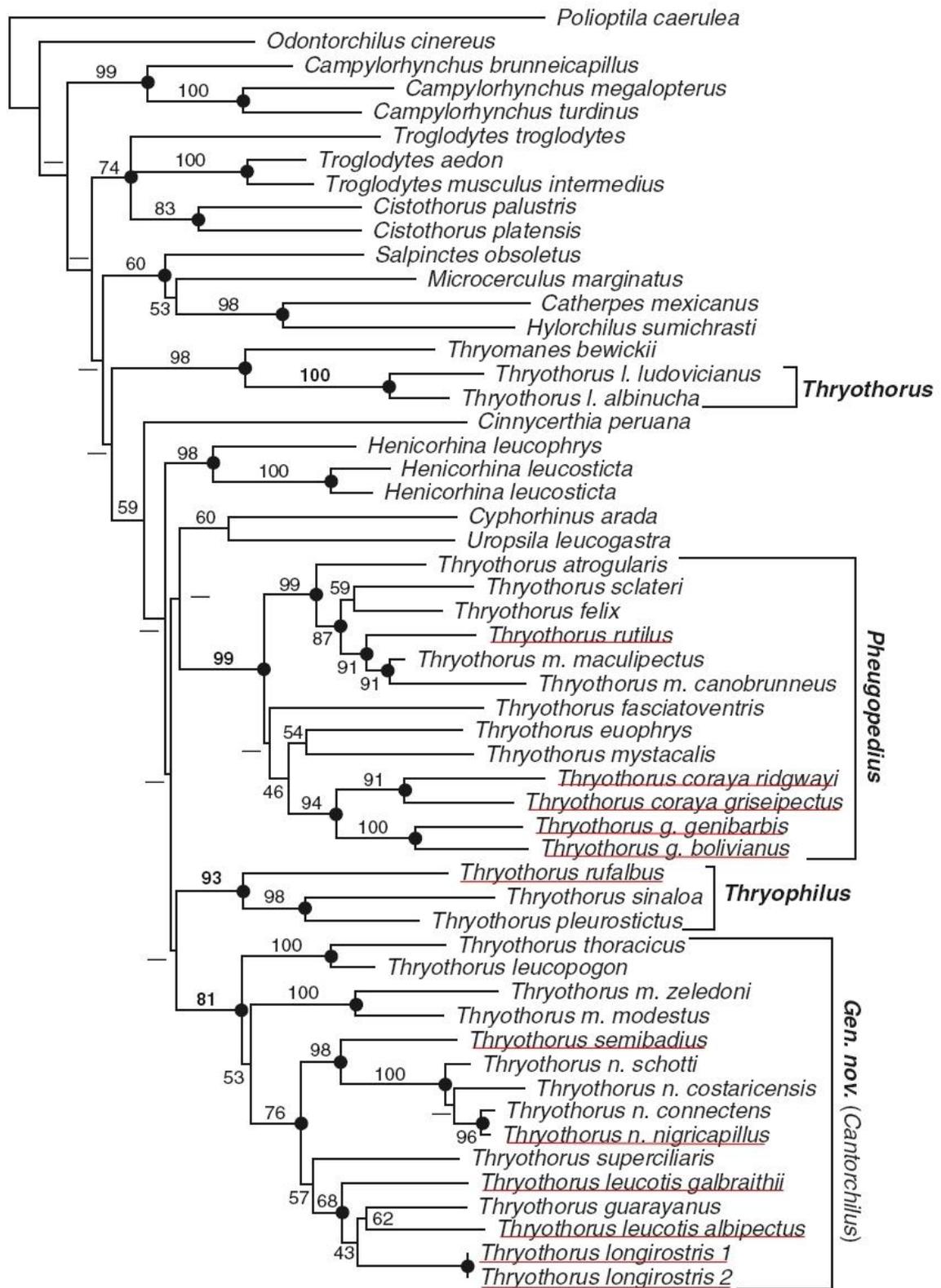


Figura 3 Filogenia das espécies do antigo gênero *Thryothorus* proposto por Mann *et al.* (2006), baseado em análises moleculares a partir de sequências de citocromo B. Em destaque as espécies abordadas neste estudo.

A filogenia proposta por Mann *et al.* (2006) foi complementada no estudo de Mann *et al.* (2009) considerando-se as características gerais do canto, tais como a frequência de iniciação do dueto por um determinado sexo, frequência de resposta do parceiro e tipos e organização dos elementos básicos (notas) que compõe o canto. Nesse estudo, o canto em dueto de oito espécies do gênero *Pheugophedius* possui uma estrutura muito similar, produzem um dueto alternando frases do macho e da fêmea de forma cíclica, em geral, com sobreposições. A base de formação desses duetos são três frases emitidas em continuidade: a primeira por um macho, seguido de uma frase da fêmea e outra do macho. A frase da fêmea pode começar antes mesmo de terminar a do parceiro e vice versa, isso causa a ocorrência de muitas sobreposições temporais. O dueto de *T. genibarbis* é diferenciado no grupo. A alternância de frases entre os casais desta espécie é regularmente precedida por uma frase adicional emitida pelo macho denominada frase introdutória. Essa é uma das características distintivas do canto do gênero *Cantorchilus*, para o qual *Thryothorus leucotis* foi remanejado (Mann *et al.*, 2009).

A espécie *T. genibarbis*, é a de maior estatura do gênero, medindo aproximadamente 17 cm, uma de suas peculiaridades é a presença de uma estria malar negra combinada com uma sobrancelha branca (Sick, 1997), por isso recebe a nomenclatura popular Garrincha-de-bigode, também conhecida como Garrinchão-pai-avó e regionalmente como Chorró. Habita preferencialmente locais com borda de mata mais densa (Antas, 2004), situando-se em regiões de borda (Lyra-Neves *et al.*, 2004), podendo estar associada a bambuzais, como constataram Angehr e colaboradores (1999) no Peru. Assim como os demais membros da família Troglodytidae, alimentam-se de insetos (Mann *et al.*, 2006). No Brasil ocorre desde o sul do Amazonas e Solimões, nordeste, Minas Gerais, Goiás e sudeste (Sick, 1997). O casal dessa espécie executa o canto em dueto com mais frequência durante a reprodução (Sick, 1997) que acontece de julho a outubro (Antas, 2004).

4.2. ÁREAS DE ESTUDO

4.2.1. Parque Ecológico de Gunma

O Parque Ecológico de Gunma (PEG) está localizado no município de Santa Bárbara do Pará, nordeste do Estado do Pará, entre as coordenadas 1° 11'e 1°13' S; 48° 18'e 48° 16' O, a altura do quilômetro 18 da rodovia Augusto Meira Filho (no sentido Belém-Mosqueiro). A área é de aproximadamente 550 hectares. Próximo ao PEG existe um condomínio com poucas construções e áreas com mata secundária (Figura 4).

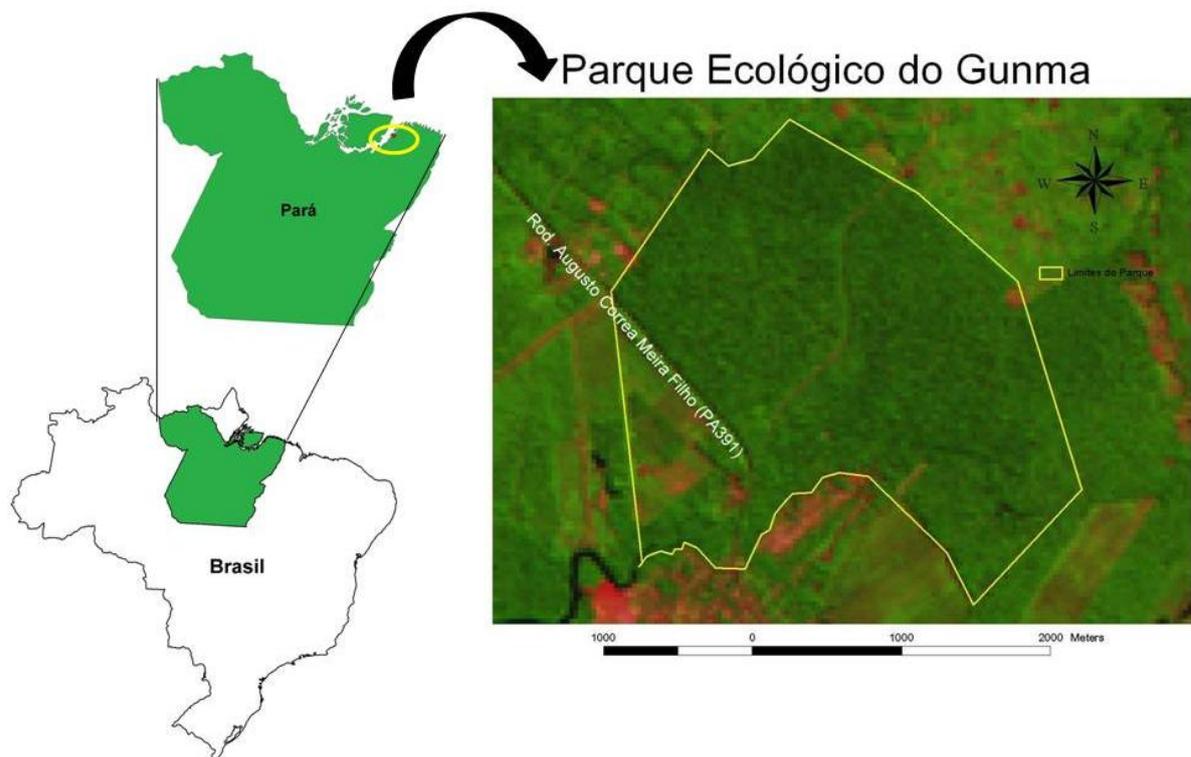


Figura 4 Município de Santa Bárbara, Parque Ecológico de Gunma com a área delimitada pelo polígono amarelo. Fonte: mapas IBGE e imagem (LANDSAT5) INPE.

4.2.2. Campus Belém da Universidade Federal do Pará

As marginais do campus de Belém da Universidade Federal do Pará, localizado no bairro do Guamá, na ocasião de coleta de dados deste trabalho ainda conservavam uma amostra do ecossistema costeiro amazônico. Embora um tanto degradado pela ação antrópica, as matas de várzea do campus abrigam várias espécies de aves. Um dos espaços mais preservados é uma mata localizada próxima ao Hospital Universitário Bettina Ferro de Sousa (Figura 5).

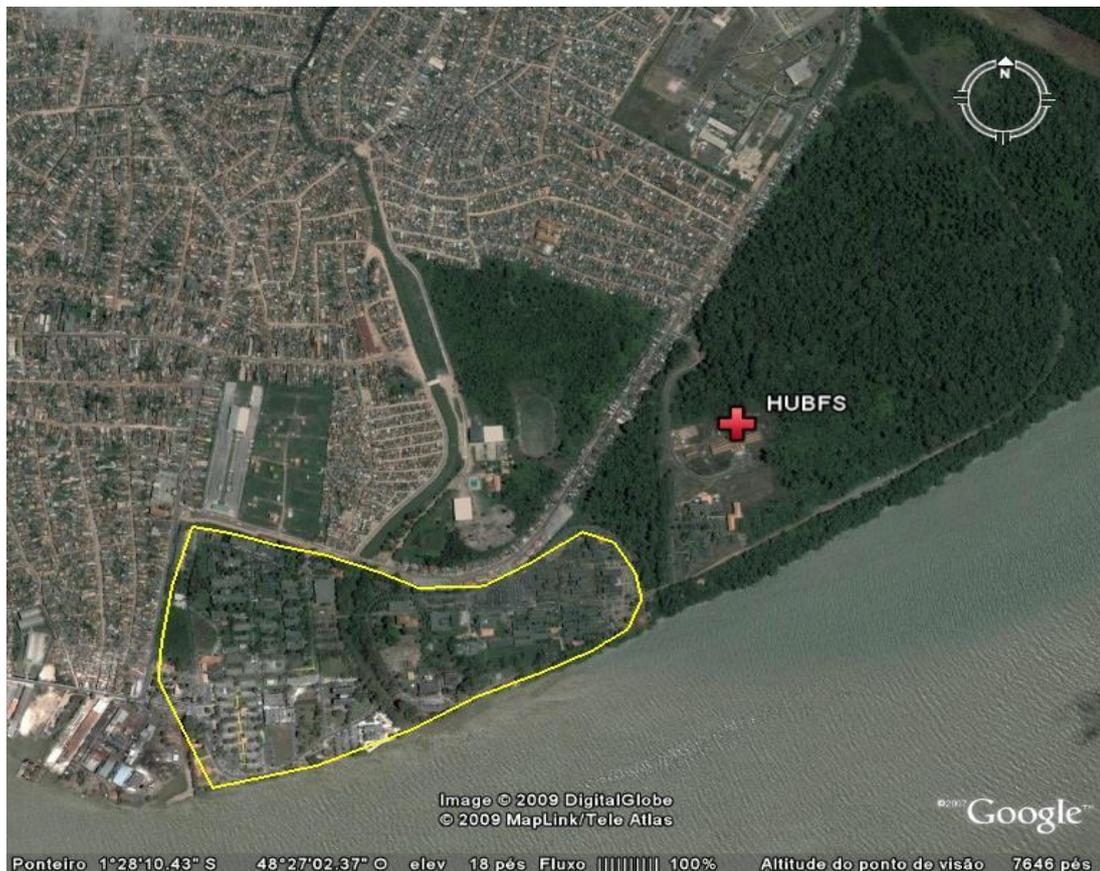


Figura 5 Campus da UFPA, localizado no bairro do Guamá, com maior parte da área construída delimitada pela linha amarela. Mata próxima ao Hospital Universitário Bettina Ferro Sousa (HUBFS).

5 METODOLOGIA DO ESTUDO 1: ANÁLISES DE SOM

5.1. CLASSIFICAÇÃO DE MODULAÇÃO

A classificação das unidades sonoras (notas) que compõem o dueto de *Thryothorus genibarbis* ocorreu a partir de gravações realizadas em um período de novembro de 2008 e setembro de 2010. Essas gravações estão depositadas no Arquivo de Sons da Amazônia Jacques Vielliard, sediado na Universidade Federal do Pará.

Cada nota do canto em dueto de *Thryothorus genibarbis* recebeu uma letra de A a Z na ordem de aparecimento nas gravações, reiniciando o alfabeto por indivíduo gravado, e um número cuja contagem é única para a espécie (número absoluto), segundo a metodologia adotada em Thompson e colaboradores (1994) e em Silva (1996). Duas unidades sonoras foram consideradas a mesma nota somente quando apresentaram sobreposição acima de 75% quanto à sua forma no sonograma, para isso foi realizada a classificação visual e, em casos duvidosos, a análise de correlação cruzada, que indica a percentagem geral de similaridade entre duas notas, utilizando-se o programa *Sound Analysis Pro* (versão 1.02, Tchernichovski *et al.*, 2000).

Depois de nomeadas e numeradas, as notas foram classificadas segundo a chave de classificação proposta por Silva (1996), construída a partir de 592 notas de *Turdus rufiventris* (Sabiá-laranjeira). A chave utilizada como modelo classificou as diferentes notas segundo a duração (notas com menos de 150 milissegundos e notas iguais ou com mais de 150 ms), concentração de energia nos limites de uma determinada frequência (sons puros e com harmônicos), continuidade (sons contínuos e descontínuos), amplitude de modulação (modulação ampla ou pequena) e pela ocorrência de *double voice*, vibratos, trinados e multipulsionados (ver Silva, 1996). Foram classificadas um total de 56 notas de duetos

espontâneos de 15 casais diferentes, um no *campus* da UFPA (casal 1U), 12 nos arredores do Parque Ecológico de Gunma (1G a 12G) e dois em uma fazenda próxima ao PEG (1F e 2F). A partir dessa classificação foi construída uma chave adaptada às notas de *T. genibarbis* a fim de encontrar padrões gerais de modulação das notas envolvidas no dueto. Foi utilizado o programa *AviSoft SAS Lab Pro 4.3* © Avisoft Bioacoustics 2009 para geração de sonogramas com as seguintes configurações: FFT-length, 512; frame, 100%; bandwidth, 127 Hz; resolution, 98 Hz, Hamming window. Os dados foram descritos com a notação: média \pm desvio padrão, número amostral (n).

5.2. SIMILARIDADES SINTÁTICAS

A análise comparativa entre a ordem de emissão nas notas (sintaxe) que compõem o dueto de oito espécies do gênero *Thryothorus*: *T. rutilus*, *T. coraya*, *T. genibarbis*, *T. rufalbus*, *T. semibadius*, *T. nigricapilus*, *T. leucotis* e *T. longirostris* ocorreu com a utilização de gravações arquivadas na Fonoteca Neotropical Jacques Vielliard, sediada na Universidade Estadual de Campinas.

A partir do sonograma, foram analisadas de uma a três frases representativas do dueto de cada uma das espécies. Nesse caso, a frase é um conjunto de notas consecutivas, desde que o intervalo entre duas delas não seja superior a cinco vezes a média do intervalo entre as demais notas anteriores. Cada frase recebeu uma classificação alfabética de notas tal como aplicada aos duetos de *Thryothorus genibarbis*.

A utilização de gravações de arquivo inviabilizou a indicação de qual parcela do dueto é emitida pelo macho e qual corresponde à fêmea em alguns casos, por isso, eles foram denominados como contribuinte I (o que começa o dueto, independente do sexo) e

contribuinte II. A classificação geral de duetos foi realizada segundo a metodologia proposta por Farabaugh (1982) com adaptações, as variáveis avaliadas foram:

- i. O padrão de sobreposição das parcelas de cada contribuinte do dueto, que varia desde a total alternância, marcada pela ausência de sobreposição, até a emissão simultânea dos sons dos dois contribuintes. As categorias existentes estão discriminadas na Figura 6;
- ii. A participação relativa de cada contribuinte ao dueto, dada em percentagem, indica do total de notas daquele dueto o quanto pode ser atribuído exclusivamente a cada um dos contribuintes;
- iii. A precisão temporal que foi indicada em milissegundos e estabelece o intervalo entre as parcelas de cada contribuinte.

Contribuinte I finaliza Contribuinte I inicia	Logo antes do contribuinte II começar	Depois do contribuinte II começar e antes dele terminar	Quando o contribuinte II termina	Depois do contribuinte II terminar
Antes do contribuinte II começar	 i	 ii	 iii	 iv
Quando o contribuinte II começa		 v	 vi	 vii
Depois do contribuinte II começar e antes dele terminar		 viii	 ix	 x
Logo depois do contribuinte II terminar				 xi

Figura 6 Quadro indicativo das categorias de padrão de sobreposição das parcelas de cada contribuinte do dueto (I e II). A parcela referente ao contribuinte I é representada pela barra sólida e a do

contribuinte II pela barra aberta. Os números romanos indicam cada categoria. Fonte: Farabaugh (1982). Adaptado.

As similaridades entre os duetos dessas espécies foram verificadas qualitativamente pela descrição da sequência sintática das frases, que indica de quantas notas distintas aquele dueto é composto, quantas delas são repetidas, a presença de notas exclusivas para a inicialização da frase e, quando possível, a composição das parcelas de cada indivíduo, seguindo parte da metodologia adotada em Mann e colaboradores (2009) para a descrição de similaridade que sustentou o reordenamento filogenético do gênero.

6 METODOLOGIA DO ESTUDO 2: EXPERIMENTOS DE *PLAYBACK*

6.1. PREPARAÇÃO DOS SONS

Os duetos utilizados nos experimentos de *playback* foram selecionados dentre várias gravações de duetos espontâneos realizadas entre outubro de 2008 e outubro de 2010 de casais das adjacências do Parque Ecológico de Gunma (PEG), o critério de escolha foi a qualidade do registro. No total foram selecionados 16 duetos posteriormente modificados no programa *AviSoft SAS Lab Pro 4.3* © Avisoft Bioacoustics 2009. As modificações realizadas foram: modificação da ordem das notas (sintaxe) do dueto, supressão de uma das duas parcelas que compõe o dueto (CD), aumento da faixa de frequência do dueto em 500 e 1000 Hz.

Para preparação de duetos com modificações na sintaxe, a ordem das notas foi alterada desde apenas uma troca na sequência usual (ABBDC) até modificações completas (BABDC). Já a supressão de parcela do dueto ocorreu pela substituição de um dos componentes da sequência (ABB) por intervalos de silêncio. Os duetos a partir do qual foram realizadas as alterações foram utilizados sem modificações em experimentos controle.

As categorias de modificações da frequência foram selecionadas a partir de ensaios realizados entre junho de 2010 e março de 2011, os experimentos de *playback* ocorreram com a emissão de duetos com a faixa de frequência aumentada ou diminuída em 500, 1000, 1500 e 2000 Hz. Realizou-se entre dois a seis experimentos para cada uma das oito possibilidades tanto no PEG quanto no *campus* da UFPA. Os resultados foram utilizados para avaliar qual categoria deveria ser replicada, para ajustar o protocolo de realização dos experimentos e auxiliar na escolha das variáveis utilizadas na avaliação da resposta emitida pelo casal.

As alterações selecionadas foram o acréscimo da faixa de frequência em 500 e em 1000 Hz em relação à faixa de frequência de canto espontânea (0,3 a 6 kHz) descrita por Monte (2009) e ratificada nesse estudo. Cada modificação resulta em um dueto com, respectivamente, 18% e 36% de canto fora da faixa de frequência estabelecida para cantos espontâneos.

6.2. PROCEDIMENTO DOS EXPERIMENTOS DE *PLAYBACK*

Ocorreram três sessões distintas de experimentos de *playback*. A primeira foi realizada entre junho e agosto de 2010 com 12 casais distintos nos arredores do Parque Ecológico de Gunma com os duetos com sintaxe alterada. A segunda aconteceu entre julho e agosto de 2011 com 24 casais nas adjacências do PEG e no *campus* da UFPA, 12 deles com a faixa de frequência do dueto aumentada em 500 Hz e os demais com aumento em 1000 Hz. A terceira ocorreu em agosto de 2011 com nove casais distintos e o dueto sem as componentes CD. Os experimentos controle aconteceram em 2010 e em 2011, durante essas sessões (Tabela 1).

Tabela 1 Resumo dos experimentos de *playback* realizados, indicando o som utilizado, local (arredores do Parque Ecológico de Gunma – PEG e campus Guamá da Universidade Federal do Pará – UFPA), período de realização (mês/ano) e quantidade de casais testados (n)

Dueto testado	Local	Período	N
Sintaxe alterada	PEG	6 a 8/2010	12
+ 500 Hz	PEG	7 a 8/2011	12
+ 1000 Hz	UFPA e PEG	8/2011	12
Somente CD	UFPA e PEG	8/2011	9
Controle	UFPA e PEG	8 e 9/2010 e 8/2011	12

Os experimentos de *playback* foram realizados, primeiramente, a partir da localização de um casal que estava vocalizando, em seguida as vocalizações emitidas espontaneamente foram gravadas antes do teste. Para as gravações foram utilizados gravador profissional *Marantz* PMD660 e microfone *Senheiser* ME-67. Posteriormente um alto-falante *JWL* (VWA-6110) foi posicionado a aproximadamente 10 metros de distância de onde o casal estava vocalizando, objetivando seu estabelecimento dentro de seu território e a padronização das medidas de aproximação. Com o auxílio de um cabo de 3 m nos posicionamos de forma a observar o alto-falante e então, com os sons modificados armazenados em *Compact Disc*, reproduzimos aproximadamente cinco vezes aquele que pretendemos verificar a resposta. Em seguida observamos e registramos a resposta em áudio durante 10 minutos imediatamente consecutivos. Esse registro ocorreu a partir da gravação de todas as vocalizações emitidas e a narração dos movimentos realizados pelos casais testados. Após esse período, foi realizado um teste de verificação apenas com aqueles casais que não responderam ao som testado, esse teste consistiu na emissão do dueto normal (o mesmo utilizado como base para a modificação avaliada) para verificar a presença deles naquele território e ainda se haveria algum problema de reconhecimento do dueto em sua forma original. Os casais que não responderam ao teste de verificação foram descartados da amostra.

6.3. ANÁLISES DAS RESPOSTAS

As respostas dos casais aos experimentos foram analisadas por pontuação (*score*), composição e quantitativamente, baseando-se na metodologia utilizada por Briefer e colaboradores (2008a).

A análise por pontuação (*score*) foi realizada pela atribuição de um ponto a cada uma das seguintes ações, se apresentadas pelo casal testado, em resposta à emissão do *playback*:

aproximação a menos de 5 m do alto-falante; aproximação a menos de 3 m do alto-falante; emissão de vocalização individual; emissão de dueto e emissão de dueto com frequência alterada. Quanto maior a pontuação, maior o poder reativo do som. A escala varia de 0 (ausência de resposta) a 5 (resposta muito forte) e cada teste recebe uma pontuação total.

A composição dessa resposta foi descrita a partir da discriminação das vocalizações emitidas pelo casal observado antes e após a emissão do som a ser testado. Essas vocalizações compõem o repertório vocal da espécie e foram descritas e classificadas por Monte (2009), segundo sua provável função biológica. Elas são o dueto (DT), emitido pelo casal em alternância, utilizada, sobretudo para defesa territorial; somente a primeira parcela do dueto (ABB), também emitida em um contexto de defesa territorial, mas por apenas um indivíduo; alarme (AL), composto pela repetição de uma nota de curta duração e grande faixa de frequência e chamado de contato individual (CC), direcionado para o parceiro. Esses dois últimos podem ser emitidos individualmente tanto pelo macho quanto pela fêmea. Tanto o dueto quanto a sua parcela podem ser emitidos de forma diferente da usual descrita para a espécie, essas alterações acontecem, em geral, em respostas ao *playback* e são caracterizadas por acréscimo na frequência máxima das notas, encurtamento da duração e mudanças na modulação (Figura 7). Foi indicada a frequência, em percentagem, de casais testados que emitiram cada uma dessas vocalizações antes e após os experimentos de *playback*.

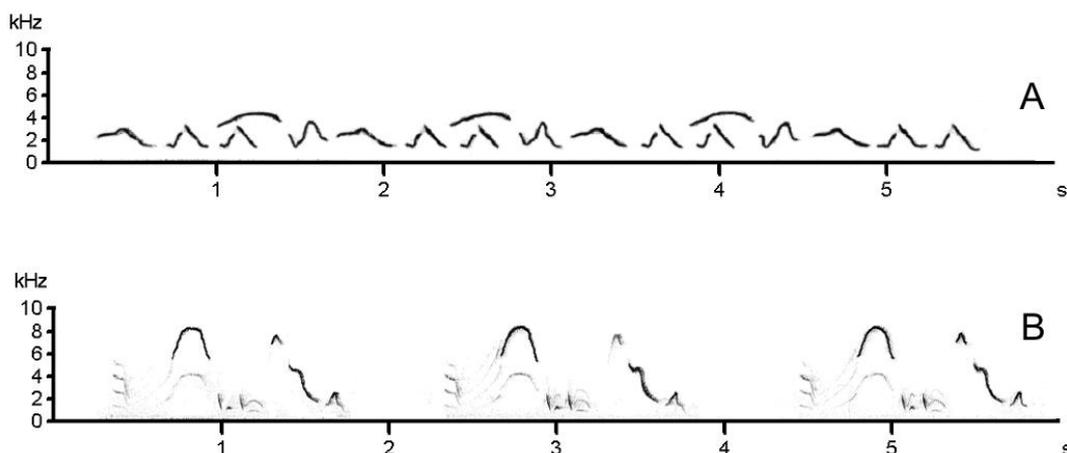


Figura 7 Sonogramas A) dueto emitido por um casal antes do experimento de *playback* e B) dueto alterado emitido pelo mesmo casal em resposta ao *playback*. Fonte: Monte (2009).

A análise quantitativa ocorreu pela mensuração de 10 variáveis após o *playback*, sendo elas: latência antes da primeira emissão sonora (L1SOM); latência de aproximação a menos de 3 metros do alto-falante (L3MET); tempo passado a menos de 3 metros do alto-falante (T3MET); distância de aproximação geral em uma escala de no máximo 10 a 0 metros, quando pelo menos um dos indivíduos sobrevoa o alto-falante (DAPRO); número de cantos (NCAN); duração total de cantos emitidos em resposta ao *playback* (DCAN); ritmo do canto em notas por segundo (RCAN); número de emissões das notas ABB do dueto isoladamente (NABB); duração total das emissões das notas ABB do dueto isoladamente (DABB); número de emissões das notas CD do dueto isoladamente (NCD) e duração total de emissões das notas CD do dueto isoladamente (DCD). A partir dos valores dessas variáveis foi realizada a Análise de Componentes Principais (ACP) para identificar qual delas corresponde à maior variação nas respostas.

As categorias de experimentos de *playback* modificados (alteração na sintaxe, somente a segunda parcela CD, faixa de frequência aumentada em 500 Hz e em 1000 Hz) foram comparadas quanto à variância de intensidade da resposta, que é obtida pela síntese das 10

variáveis quantitativas, dada pela primeira componente da análise de componentes principais. Esses valores de intensidade de resposta apresentaram aderência à curva normal, segundo o teste Kolmogorov-Smirnov (teste D), portanto foi aplicada uma Análise de Variância (ANOVA) de um critério (teste F), seguido do teste de Tukey para comparação das categorias aos pares, todos a um nível de significância $\alpha = 0,05$. As análises estatísticas foram realizadas com o programa R 2.12.1 © *The R Foundation for Statistical Computing*, 2010 e o *Statistica* 7.1 © *Statsoft, Inc.* 1984-2005.

7 RESULTADOS DO ESTUDO 1: ANÁLISES DE SOM

7.1. PADRÃO DE MODULAÇÃO DO DUETO

As notas envolvidas no canto em dueto dos 15 casais analisados ($n = 56$) de *Thryothorus genibarbis* apresentam duração iguais ou superiores a 150 milissegundos e foram classificadas como som puro, contínuos, sem vibrato e com modulação ampla.

A classificação aplicada às notas que compõem o dueto estabelece que cada uma delas pode apresentar no máximo uma sequência de cinco mudanças de modulação. Em geral, essas notas iniciam com um aumento contínuo na frequência ao longo do tempo, ou seja, apresentam a primeira modulação ascendente (52%) e são finalizadas com uma descendente (65%), as demais podem iniciar com um decréscimo na frequência (27%) ou sem mudanças na modulação (21%). Todas as notas que começaram com uma modulação descendente também terminaram dessa forma (Figuras 8, 9 e 10).

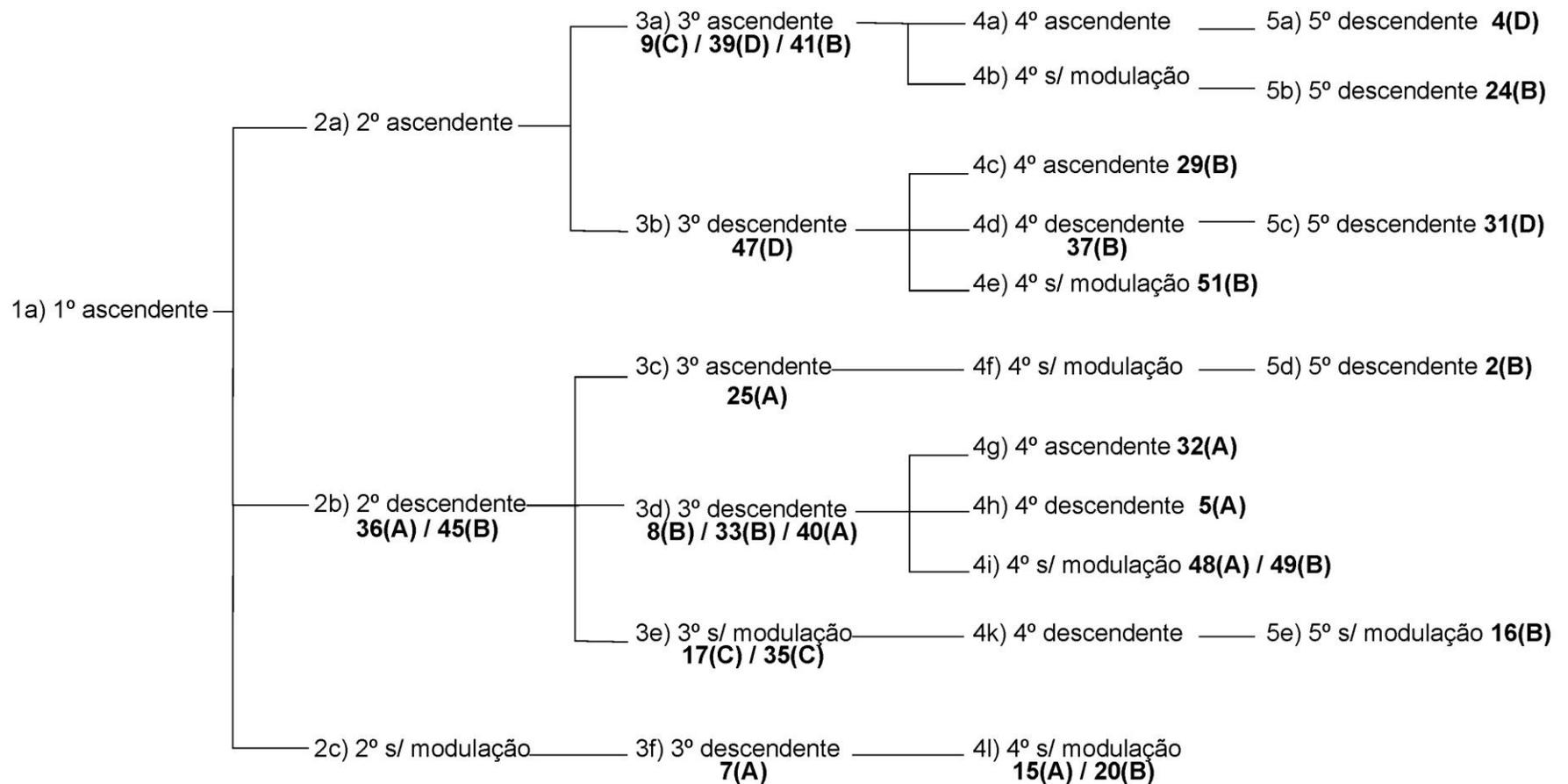


Figura 8 Chave de classificação das notas envolvidas no dueto de *Thryothorus genibarbis* iniciadas por ascendente, adaptada de Silva, 1996. Em destaque a indicação do número absoluto da nota, seguido de sua classificação alfabética em parênteses.

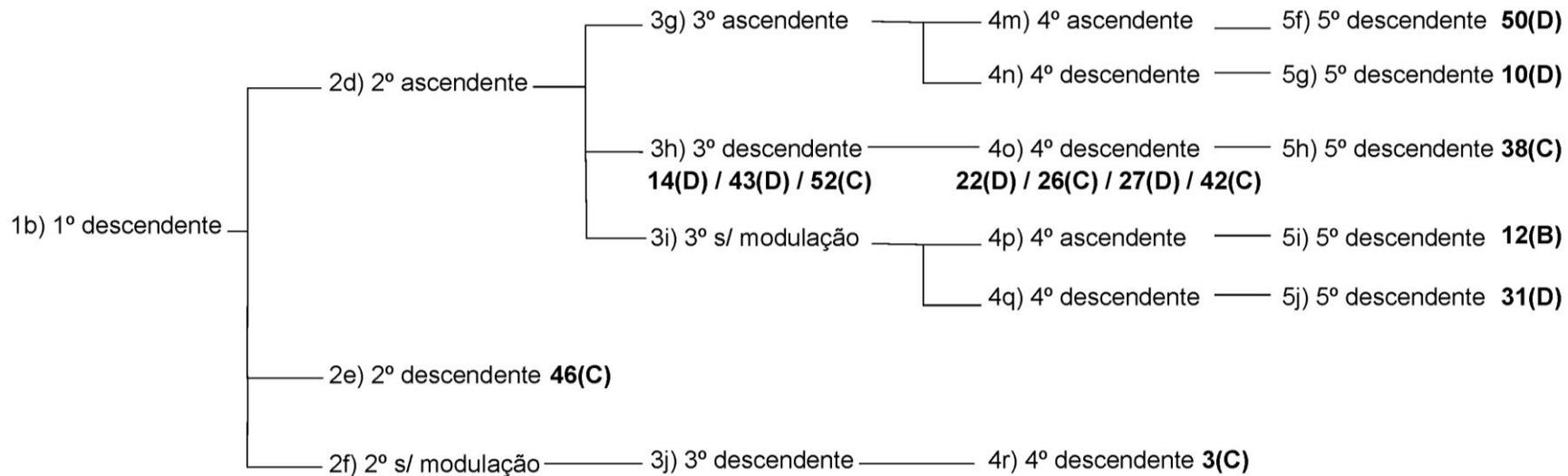


Figura 9 Chave de classificação das notas envolvidas no dueto de *Thryothorus genibarbis* iniciadas por descendente, adaptada de Silva, 1996.

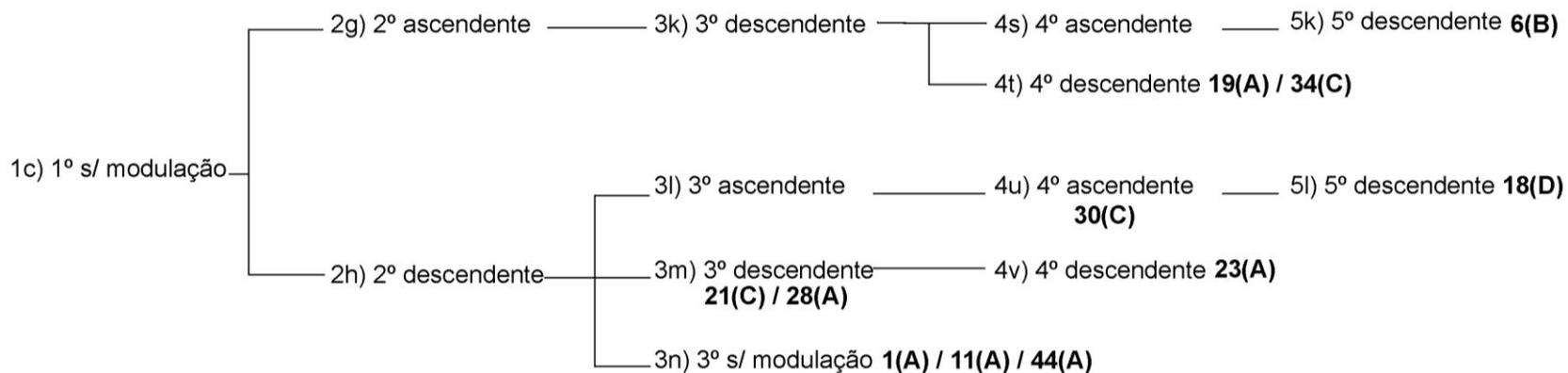


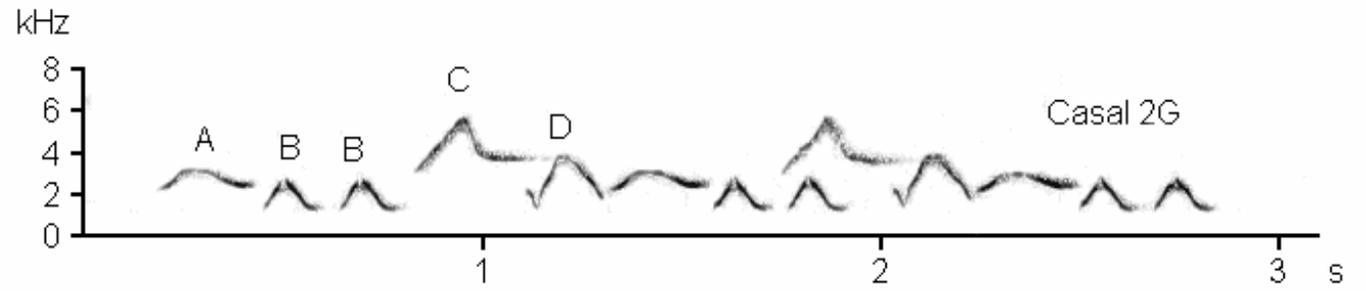
Figura 10 Chave de classificação das notas envolvidas no dueto de *Thryothorus genibarbis* iniciadas sem modulação, adaptada de Silva, 1996.

O canto em dueto de *Thryothorus genibarbis* é composto por quatro notas, duas referentes ao primeiro contribuinte com repetição de uma delas (ABB) e outras duas ao segundo contribuinte (CD) (Monte, 2009). Dessa forma, os casais analisados apresentaram de três a quatro notas diferentes, nomeadas de A a D. Nenhuma das notas classificadas como A em diferentes casais iniciou com modulação descendente, a maioria delas inicia ascendente (57%) e são seguidas de modulação descendente antes da sua finalização em todos os casos. Essa passagem da porção ascendente para a descendente pode ocorrer rapidamente, como acontece na nota 25, ou gradativamente, como na nota 36, conferindo à nota a forma semelhante a um arco (Tabela 2). Essa forma de arco não é exclusividade de notas A, ocorre em todas as demais, mas é predominante nesse grupo que detém 43% das notas com arco. As notas A que não iniciam com ascendente apresentam ausência de modulação nos primeiros milissegundos e são seguidas de uma modulação descendente (notas 1, 11, 23, 28 e 44), exceto a nota 19 que é a única entre as notas A a apresentar arco rápido mesmo iniciando sem modulação.

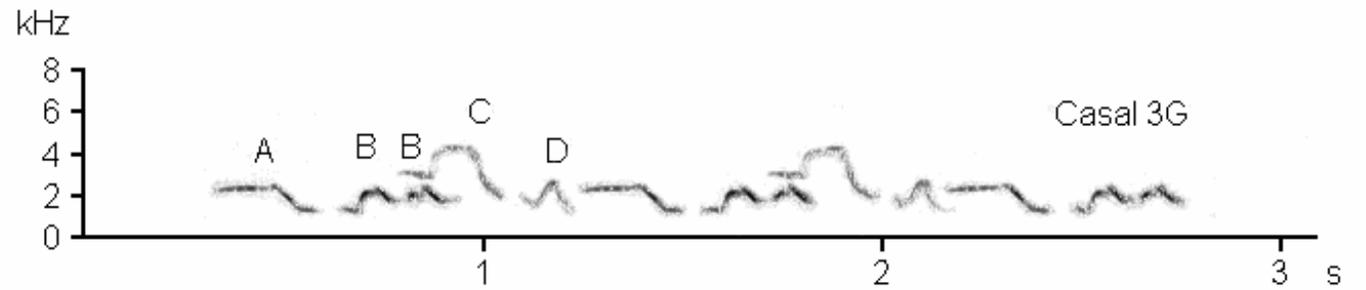
Tabela 2 Classificação alfabética e numérica das notas envolvidas no dueto para 15 casais distintos de *Thryothorus genibarbis* e representação gráfica do dueto ou das três primeiras notas que iniciam o dueto (sonograma). As letras indicam uma classificação que define tipos de notas diferentes e se reinicia em cada casal e os números indicam as notas diferentes em ordem crescente na medida em que ocorrem considerando todos os casais. Em destaque as notas que são compartilhadas

Casal	Notas emitidas	N° absoluto	Sonograma
1U	A, B, C e D	1, 2, 3 e 4	<p>kHz</p> <p>8 6 4 2 0</p> <p>A B B C D</p> <p>Casal 1U</p> <p>1 2 3 s</p>
1G	A e B	5 e 6	<p>kHz</p> <p>8 6 4 2 0</p> <p>A B B</p> <p>Ind. 1G</p> <p>1 s</p>

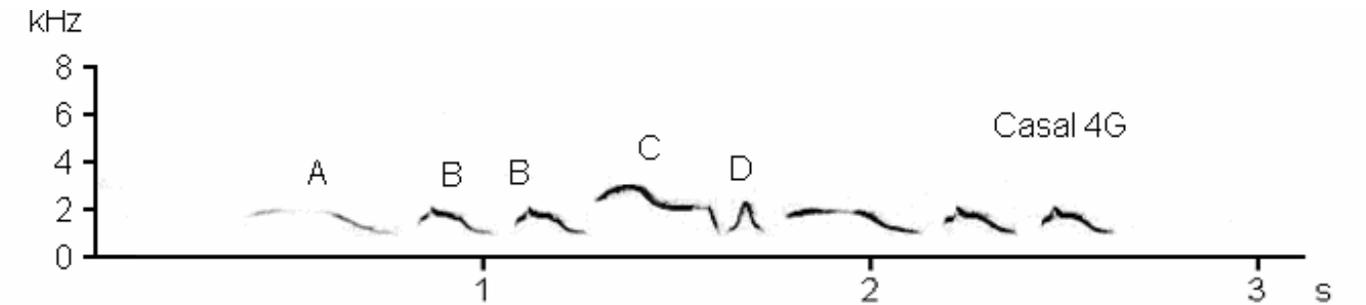
2G A, B, C e D 7, 8, 9 e 10



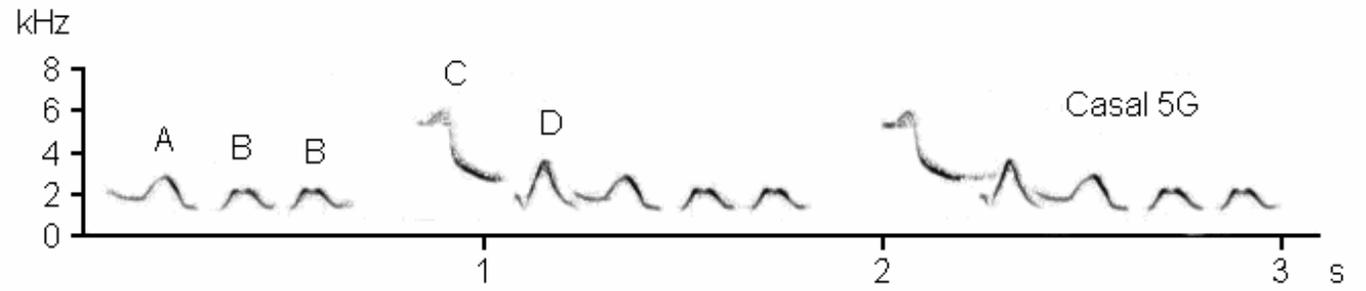
3G A, B, C e D 11, 12, 13 e 14



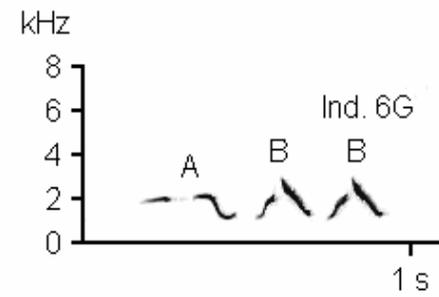
4G A, B, C e D 15, 16, 17 e 18



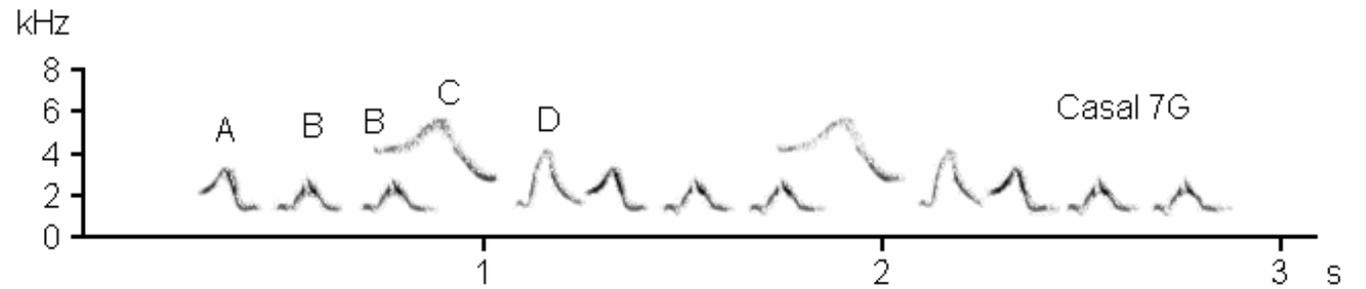
5G A, B, C e D 19, 20, 21 e 22



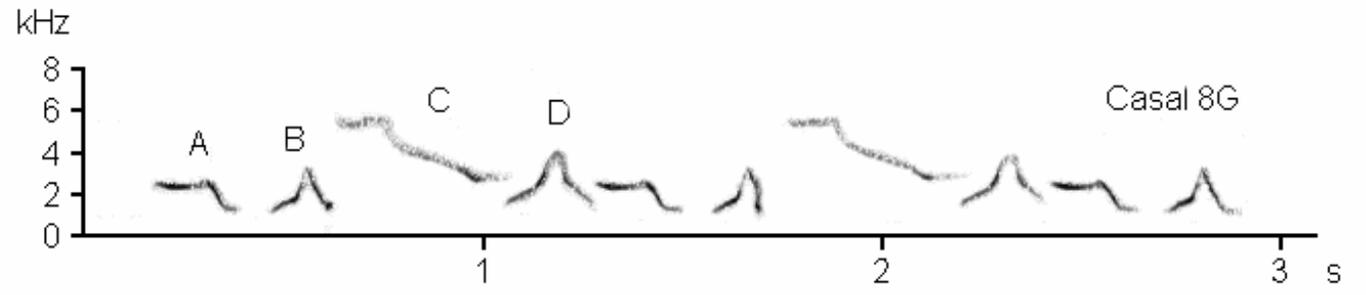
6G A e B 23 e 24



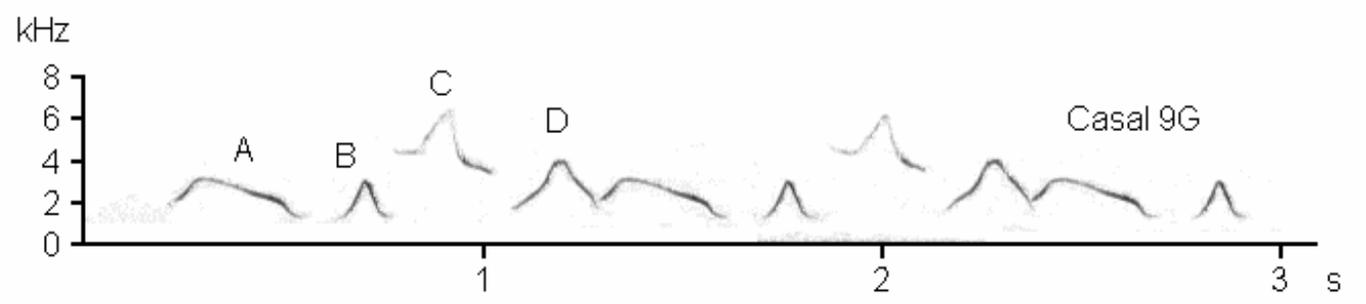
7G A, B, C e D 25, 24, 26 e 27



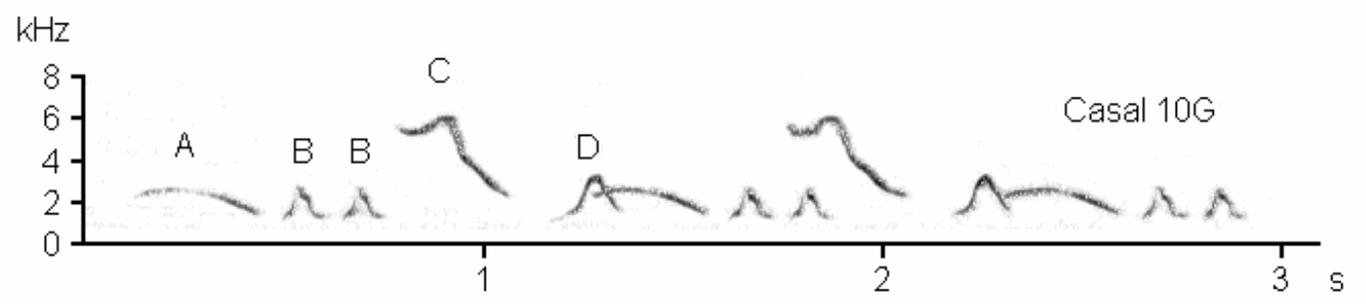
8G A, B, C e D 28, 29, 30 e 31



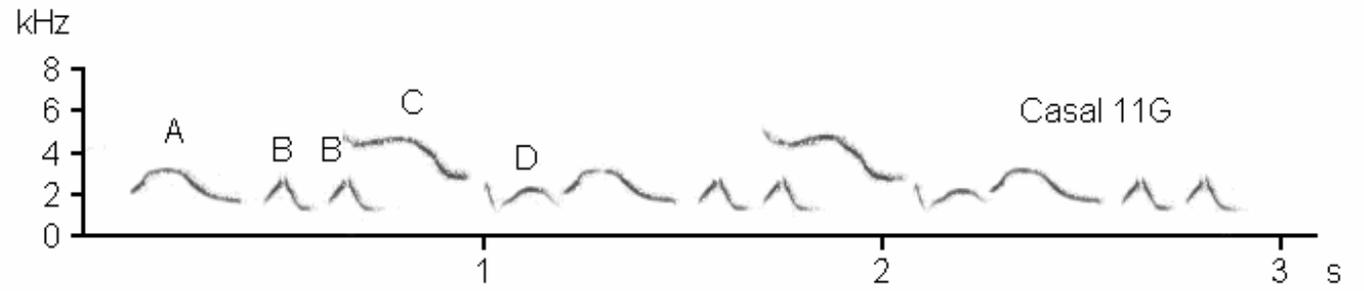
9G A, B, C e D 32, 33, 34 e 35



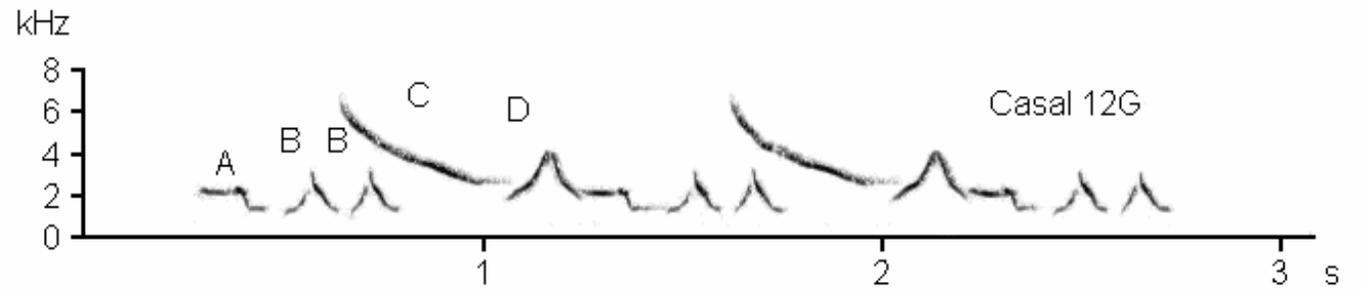
10G A, B, C e D 36, 37, 38 e 39



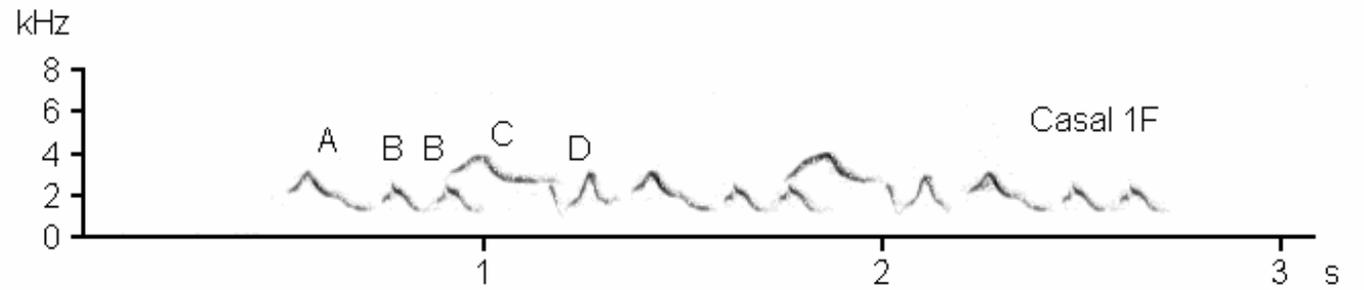
11G A, B, C e D 40, 41, 42 e 43



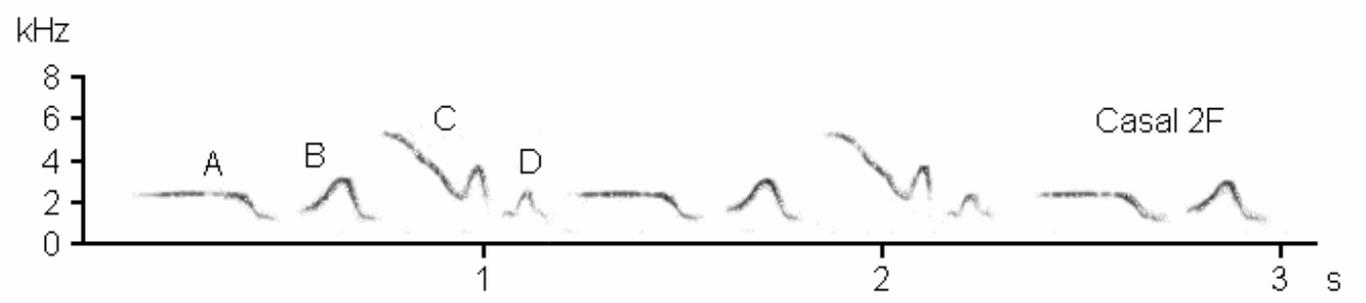
12G A, B, C e D 44, 45, 46 e 47



1F A, B, C e D 48, 49, 18 e 50



2F A, B, C e D 11, 51, 52 e 14



As notas classificadas como B são iniciadas principalmente com um aumento de frequência (86%), apenas duas delas iniciam uma sem modulação e outra com descendente, ainda assim todas possuem uma ascendente sucedida de uma modulação descendente em algum trecho da nota. Da mesma maneira que as notas A, as notas B podem apresentar um padrão de modulação gradativo entre a ascendente e descendente, mas não é tão frequente quanto (19%), a transição mais comum, nesse caso, é a de curta duração. Em algumas situações (33%) elas podem apresentar uma pequena falta de continuidade na frequência, a exemplo da nota 24, mas não o suficiente para classificá-la como descontínua. De uma forma geral se observa um padrão de modulação relativamente simétrico.

Notas definidas como C, em contrapartida, iniciam com a primeira modulação descendente em 50% delas, a outra metade está dividida entre as duas outras possibilidades: iniciar com ascendente ou sem modulação. A sequência mais comum para essas notas é um descendente seguido de um ascendente com uma série de um a três descendentes consecutivos (33%). Mesma sequência que ocorre na mesma proporção entre as notas classificadas como D, no entanto, considerando-se a primeira e a segunda modulação, as notas C apresentam seis possibilidades distintas de combinação enquanto que nas notas D ocorrem três: descendente seguida de ascendente (59%), ascendente seguida de ascendente (33%), e sem modulação seguida de descendente (8%). Isso indica que as notas C possuem um espectro de variação modular mais amplo que as notas D, essas também tendem a ser relativamente simétrica tal como a nota B.

Entre os 15 casais analisados quanto à modulação de nota, oito apresentaram conjunto único de quatro notas distintas, enquanto que os demais compartilharam no máximo duas notas com outro casal. Do total de 56 notas identificadas, quatro foram compartilhadas (8%), uma entre os casais 4G e 1F (nota 18), duas entre os casais 3G e 2F (notas 11 e 14) e uma entre os casais 6G e 7G (nota 24). Os primeiros casais se distanciam em 349 metros, os

demais estão a 848 e 2086 metros de distância um do outro, respectivamente (Figuras 11, 12 e 13).



Figura 11 Localização dos indivíduos de *Thryothorus genibarbis* estudados para a análise de modulação. O polígono amarelo delimita a área do Parque Ecológico de Gunma.



Figura 12 Localização dos casais de *Thryothorus genibarbis* estudados para a análise de modulação. A reta amarela indica a distância entre os que compartilham nota (4G-1F; 3G-2F).



Figura 13 Localização dos indivíduos de *Thryothorus genibarbis* estudados para a análise de modulação. A reta amarela indica a distância entre os casais 6G e 7G que compartilham nota.

7.2. ANÁLISE COMPARATIVA DE SINTAXE

7.2.1. Características gerais dos duetos

Os duetos das oito espécies abordadas (Tabela 3) não apresentam sobreposição entre as notas de um contribuinte em relação ao outro na maioria dos casos ($n = 6$). Dessa forma, o padrão mais comum foi o em que o contribuinte I inicia e finaliza antes do contribuinte II começar (padrão i). No entanto, uma quantidade aproximada pode apresentar algum tipo de sobreposição (5 espécies), sendo assim, o segundo padrão mais comum foi o em que o contribuinte I inicia antes do II começar, mas finaliza depois dele começar e antes de terminar (padrão ii).

Tabela 3 Características gerais dos duetos de oito espécies do gênero *Thryothorus*, segundo metodologia proposta por Farabaugh (1982). A precisão temporal encontra-se dividida em valores relativos à duetos sem sobreposição e duetos com sobreposição

Espécie	Padrão de sobreposição	Participação relativa (%)	Precisão temporal (ms)	
			Sem sob.	Com sob.
<i>Thryothorus rutilus</i>	i ou ii	69	165	1550
<i>Thryothorus coraya</i>	ii	57	-	1170
<i>Thryothorus genibarbis</i>	i ou ii	60	34	470
<i>Thryothorus rufalbus</i>	ii e vii ou ii e x	70	-	3250
<i>Thryothorus semibadius</i>	i	60	53	-
<i>Thryothorus nigricapilus</i>	i	67	26	-
<i>Thryothorus leucotis</i>	I	81	43	-
<i>Thryothorus longirostris</i>	i e ii	61	93	378

A participação relativa (número de notas emitidas em relação ao número de notas total do dueto) do contribuinte I foi em média de 66% (± 8 , $n = 8$) em relação ao contribuinte II. Isso indica que o indivíduo que começa o dueto, em geral, emite mais notas que o outro, contudo essa situação se reverte quando há uma sequência de notas que ocorrem apenas no início do dueto (frase introdutória). O contribuinte que emite sua parcela na sequência da frase introdutória é responsável pela emissão de 40% das notas do dueto (± 12 , $n = 6$). Então possivelmente o emissor da frase introdutória, nesses casos, é o contribuinte com maior participação relativa.

Nos duetos com sobreposição, a parcela do contribuinte I pode começar em média 1364 ± 1162 milisegundos ($n = 5$) antes do término da parcela do contribuinte II e nos duetos sem sobreposição, a parcela do contribuinte II pode começar em média 69 ± 52 ms ($n = 6$) depois do término da parcela do contribuinte I. A amplitude (menor valor subtraído do maior) da precisão temporal dos duetos com sobreposição é de 2872 ms, enquanto que em dueto sem sobreposição esse valor é de 139 ms, isto é, duetos sem sobreposição apresentam parcelas com menor duração entre elas, ou seja, são mais precisos.

7.2.2. Similaridades sintáticas entre os duetos de *Thryothorus*

Em geral, os duetos dessas oito espécies são formados pela repetição alternada de grupos fixos de notas de cada um dos dois indivíduos que emitem o dueto (contribuinte I e II). Essas parcelas apresentam no mínimo um (*T. leucotis* e *T. longirostris*) e no máximo nove (*T. rufalbus*) tipos de notas diferentes que podem se repetir até 21 vezes contínuas (como ocorreu em *T. rufalbus*) dentro de cada parcela. A única espécie que não apresentou a repetição da mesma nota em uma parcela foi o *T. longirostris*. Não foi identificado o compartilhamento de notas entre os dois contribuintes em um mesmo dueto.

7.2.2.1. *Thryothorus rutilus*, *T. coraya* e *T. genibarbis* e o gênero *Pheugophedius*

O dueto de *Thryothorus rutilus* pode conter entre sete e oito tipos de notas diferentes (de A a H), o primeiro contribuinte é responsável pela emissão das cinco primeiras delas (ABCDE), podendo repetir a última nota da sequência de duas a quatro vezes, o segundo contribuinte complementa o dueto com uma parcela composta por três notas distintas (FGH), como no exemplo da Figura 14. A faixa de frequência do dueto dessa espécie varia de 1,6 a 4 kHz.

O dueto de *Thryothorus coraya* pode ser iniciado por uma frase introdutória, mas não exclusivamente. Quando não é iniciado por frase introdutória, esse dueto apresenta cinco notas distintas (de A a E), duas delas emitidas por um indivíduo (AB) e as outras três pelo segundo (CDE). O contribuinte I pode repetir tanto a primeira (máximo duas vezes) quanto a segunda nota (de três a seis vezes) em cada parcela do dueto, enquanto que o outro contribuinte emite a sequência CDE (Figura 15), com até quatro repetições da nota E por parcela. No caso em que o dueto apresenta frase de introdução, existem duas notas exclusivas dessa frase (A e B). O contribuinte I fica com três notas e o outro com duas e repete a segunda ao menos três vezes, há uma aparente inversão dos contribuintes nessa situação. A faixa de frequência do dueto dessa espécie varia de 0,7 a 6 kHz.

Quanto ao dueto de *Thryothorus genibarbis*, temos quatro notas distintas (A a D), duas delas para cada indivíduo (AB e CD), com o contribuinte I emitindo até três repetições da última nota (nota B) (Figura 16). Esse dueto também pode ser iniciado por uma frase introdutória, composta por duas até três notas distintas. Quando isso acontece há a inversão dos contribuintes, ou seja, o que faz CD se torna contribuinte I e vice versa. A faixa de frequência do dueto dessa espécie varia de 0,3 a 6 kHz.

No reordenamento filogenético das espécies do gênero *Thryothorus*, proposto por Mann e colaboradores (2006), essas três espécies pertencem ao gênero *Pheugophedius* e são caracterizadas, dentre outros fatores, pela alta proporção de sobreposições e ausência de frase introdutória de forma geral. Nesse aspecto, o dueto *T. genibarbis* foi classificado pelo autor como uma exceção ao grupo, embora os duetos analisados de *T. genibarbis* demonstrem que não são necessariamente dependentes de uma frase introdutória, as demais características foram identificadas como comuns a essas espécies. A sintaxe desse grupo também é semelhante: emitem frases alternadas, o primeiro contribuinte dessas frases emite de duas (*T. coraya* e *T. genibarbis*) a cinco notas diferentes (*T. rutilus*) enquanto o segundo emite de duas (*T. genibarbis*) a três notas (*T. rutilus* e *T. coraya*) e nos três grupos o contribuinte I tende a repetir a última nota da sua parcela. Além disso, a faixa de frequência dos duetos dessas espécies é similar e varia de 0,3 a 6 kHz.

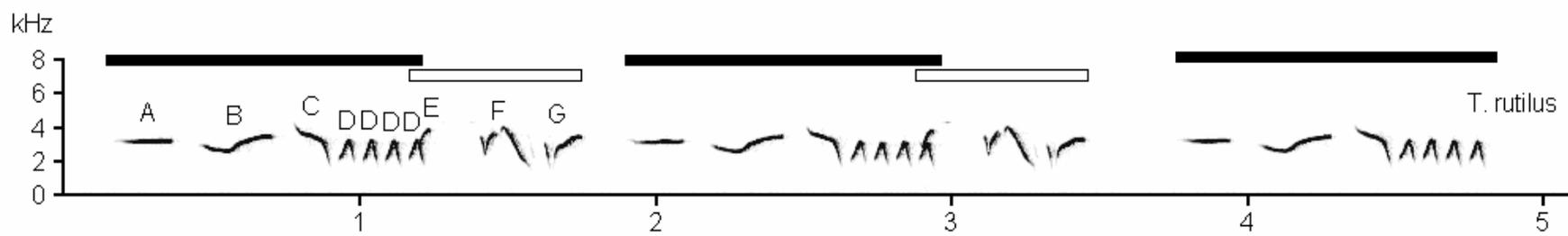


Figura 14 Sonograma de um dueto de *Thryothorus rutilus*. As letras indicam os tipos diferentes de notas e as barras sólidas e claras, a parcela do contribuinte I e II, respectivamente. Gravação: Venezuela (Schwartz).

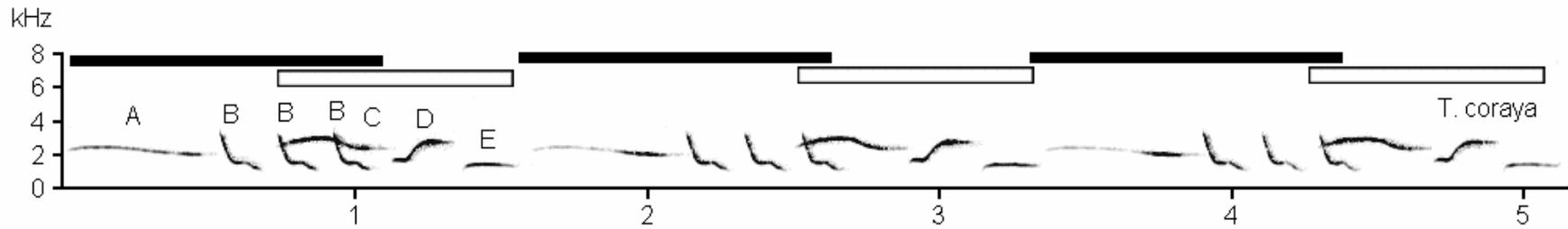


Figura 15 Sonograma de um dueto de *Thryothorus coraya*. Gravação: Peru (Fita cassete ARA).

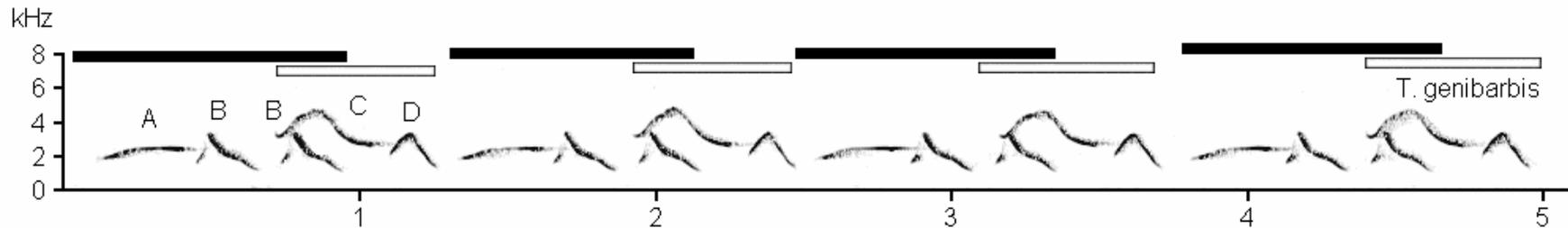


Figura 16 Sonograma de um dueto de *Thryothorus genibarbis*. Gravação: Brasil-PE (Tapacurá-Estação Ecológica UFRPE).

7.2.2.2. *Thryothorus rufalbus* e o gênero *Thryophilus*

Essa espécie possui em dueto singular em relação às demais, a primeira característica diferencial é a faixa de frequência do dueto, que nessa espécie foi de 0,7 a 3,4 kHz, é a com menor amplitude, dada pela mínima variação modular das notas. As repetições de nota também ocorrem com bastante frequência (Figura 17). Os duetos apresentam de cinco a nove notas distintas (A a I), o contribuinte I pode emitir de três a seis notas com repetições em duas delas que acontecem até 21 vezes. Outra diferença é o fato do contribuinte II também apresentar uma grande quantidade de repetições (de quatro a seis) em uma das notas de sua parcela.

O dueto dessa espécie foi o que apresentou maior diversidade de padrões de sobreposição, desde os mais comuns (i e ii) até os que ocorreram somente nela (vii e x). Entre as espécies abordadas, essa é a única que apresentou um dueto sincronizado (padrão de sobreposição vii). Um estudo realizado por Mennill & Vehrencamp (2005) com essa espécie questiona o fato de seu canto ser classificado como dueto, pois indicam que existem até quatro tipos diferentes de canto para cada indivíduo e eles os emitem desde em simples sobreposição entre um casal até composições complexas de múltiplos machos e fêmeas. Essa flexibilidade de sobreposição de parcelas foi descrita por Mann e colaboradores (2009) como característica do gênero *Thryophilus*.

7.2.2.3. *Thryothorus semibadius*, *T. nigricapilus*, *T. leucotis* e *T. longirostris* e o gênero *Cantorchilus*

O dueto de *Thryothorus semibadius* é iniciado por uma frase introdutória com duas notas (A e B), em seguida o contribuinte I emite sua parcela com inclusão de uma das notas da frase introdutória (ACD) e o contribuinte II complementa com outras duas notas distintas (EF) (Figura 18). Uma dinâmica similar também pode ser encontrada no dueto de *Thryothorus nigricapilus*, duas notas na frase introdutória (A e B), em seguida o contribuinte I com duas notas (CD) e o contribuinte II com quatro notas, duas delas ocorrentes na frase introdutória (EFAB). Quando não há a presença de frase introdutória, o dueto de *T. nigricapilus* ainda apresenta essa composição de quatro notas de um contribuinte e duas do outro (AB e CDEF) (Figura 19) ou com inversão da ordem dos contribuintes (ABCC e DE).

O dueto de *Thryothorus leucotis* também pode apresentar frase introdutória em seus duetos (Figura 20), no entanto essa é composta por uma única nota que pode aparecer novamente na parcela de um dos indivíduos. Essa espécie apresentou uma grande variação de tipos de duetos, um casal emitiu até oito tipos de duetos com composição de notas totalmente distintas em resposta a um experimento de *playback* (descrição no anexo 1). Em geral, os duetos de *T. leucotis* apresentam de três a seis notas diferentes emitidas pelo contribuinte I, que podem ser reordenadas (como exemplo as notas EABCBA), e uma única nota emitida pelo contribuinte II (como exemplo a nota D). A faixa de frequência dos duetos dessa espécie foi de 0,7 a 4,5 kHz.

No dueto de *Thryothorus longirostris* o contribuinte II também emite apenas uma nota em cada parcela. Este contribuinte emite dois tipos diferentes de nota, porém apenas uma nota por vez (Figura 21), enquanto que o contribuinte I emitiu uma sequência de duas notas (AB) em todos os duetos analisados. Esses duetos ficaram na faixa de frequência de 1 a 6 kHz.

Uma das características comuns aos duetos das espécies agrupadas no novo gênero proposto *Cantorchilus* é, diferentemente de *Pheugophedius*, a ausência de sobreposições entre as notas dos dois contribuintes na maioria dos casos, inclusive o padrão de sobreposição mais comum nos duetos descritos dessas espécies foi o sem sobreposição (padrão i). Isso corrobora com os dados apresentados por Mann e colaboradores (2009). Outro aspecto característico desse gênero é a presença da frase introdutória iniciando o dueto, algo que foi encontrado na maioria das espécies abordadas desse grupo, exceto em *T. longirostris*. Não há dados sobre essa espécie no estudo de Mann e colaboradores (*op. cit.*).



Figura 17 Sonograma de um dueto de *Thryothorus rufalbus*. As letras indicam os tipos diferentes de notas e as barras sólidas e claras, a parcela do contribuinte I e II, respectivamente. Gravação: Colômbia (Fita cassete ARA).

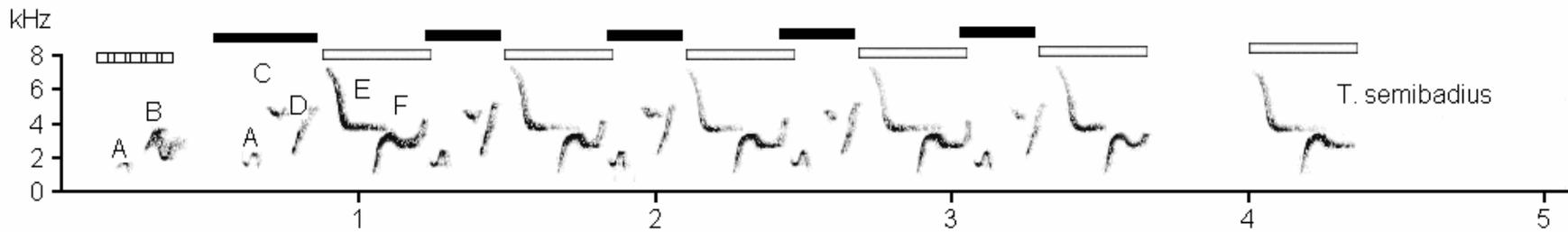


Figura 18 Sonograma de um dueto de *Thryothorus semibadius*. As letras indicam os tipos diferentes de notas, as barras sólidas e claras, a parcela do contribuinte I e II, respectivamente, e a barra tracejada indica as notas da frase introdutória ao dueto. Gravação: Panamá (Fita cassete ARA).

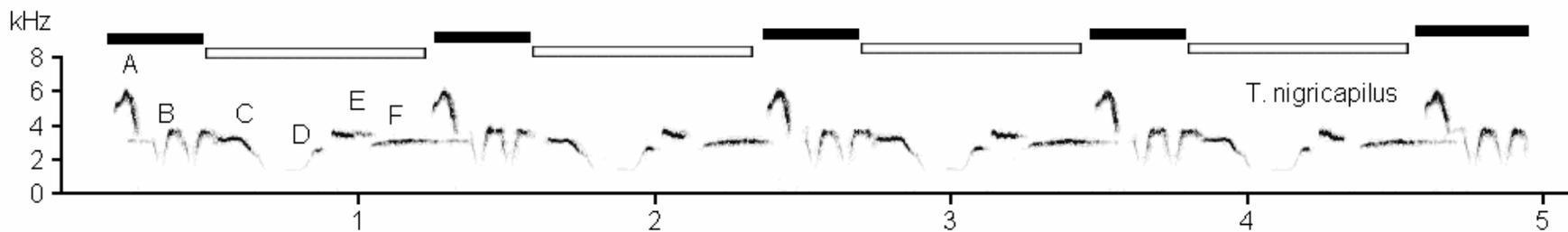


Figura 19 Sonograma de um dueto de *Thryothorus nigricapilus*. Gravação: Panamá (Fita cassete ARA).



Figura 20 Sonograma de um dueto de *Thryothorus leucotis*. As letras indicam os tipos diferentes de notas, as barras sólidas e claras, a parcela do contribuinte I e II, respectivamente, e a barra tracejada indica as notas da frase introdutória ao dueto. Gravação: Brasil-PI (Localidade Gilbués).

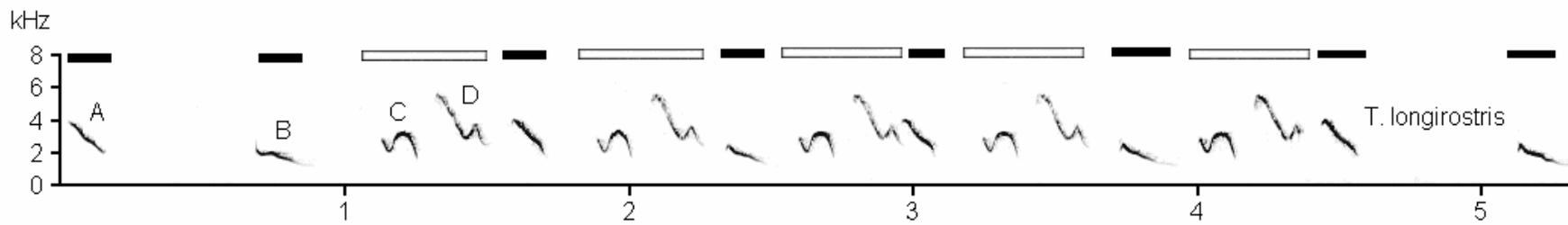


Figura 21 Sonograma de um dueto de *Thryothorus longirostris*. Gravação: Brasil-CE (Localidade Crato).

8 RESULTADOS DO ESTUDO 2: EXPERIMENTOS DE *PLAYBACK*

8.1. ANÁLISES DE PONTUAÇÃO E DE COMPOSIÇÃO

Todos os casais testados com os duetos sem alteração (experimentos controle) responderam ao *playback*. A pontuação média da força da resposta (*score*) foi de $3 \pm 1,4$ ($n = 12$) em uma escala que variou de 0 a 5 pontos. As vocalizações mais emitidas por esses casais antes do teste foi o chamado de contato individual (50%), após a emissão do *playback* todos os casais responderam com o dueto e 58% emitiu o dueto com alterações (Figura 22). Outros 42% emitiram somente a primeira parcela do dueto (ABB) e 17% responderam também com a versão alterada dessa parcela. Essas quatro vocalizações (dueto, a primeira parcela dele e suas formas alteradas) são indicativos de agressividade, uma vez que foram usadas pelos casais em uma suposta disputa quando houve uma simulação de invasão de seus territórios. A defesa territorial que aconteceu nesses experimentos de *playback* pressupõe a ocorrência do reconhecimento específico, portanto, é esperado que a resposta com padrão comportamental similar a esse seja uma evidência de que ocorreu o reconhecimento do som da espécie, mesmo perante uma dada modificação.

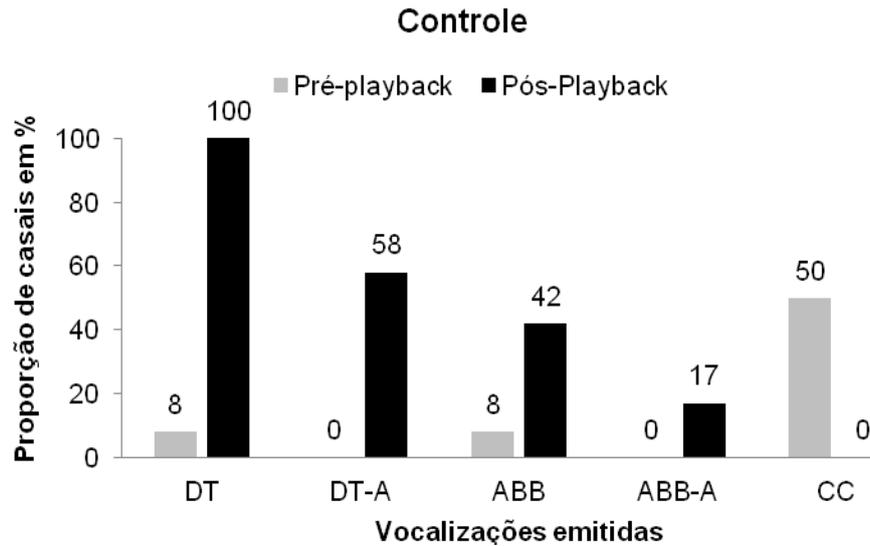


Figura 22 Vocalizações emitidas pelos casais observados antes e após os experimentos de *playback*. DT (dueto), DT-A (dueto alterado), ABB (1ª parcela do dueto), ABB-A (1ª parcela do dueto alterada), AL (alarme) e CC (chamado de contato individual).

Todos os casais testados com os duetos alterados em sintaxe responderam ao *playback*, a média da força da resposta (*score*) foi de $3 \pm 1,4$ ($n = 12$) pontos, igual ao do grupo controle. A composição da resposta foi diversificada (Figura 23), os casais emitiram todas as vocalizações individuais previstas (dueto, ABB, alarme e chamado de contato individual) e ainda emitiu o dueto e a primeira parcela dele com alterações. Na maioria dos testes, as respostas mais comuns foram o dueto (83%) e o dueto alterado (58%), composição similar ao do controle, esse fato sugere que a ordem das notas do dueto pode sofrer vários tipos de modificações sem inviabilizar o reconhecimento do canto da espécie.

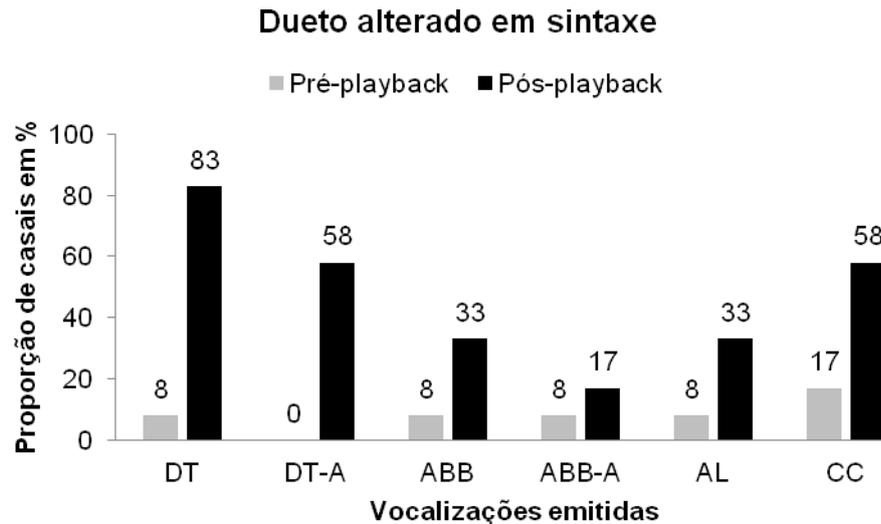


Figura 23 Vocalizações emitidas pelos casais observados antes e após o experimento de *playback* com o dueto alterado em sintaxe.

Todos os casais submetidos aos experimentos de *playback* utilizando duetos apenas com as notas CD (segunda parcela) responderam aos testes com força média de $3 \pm 1,0$ pontos ($n = 9$). A maioria dos casais respondeu com o dueto (66%) como em todas as outras categorias de modificação, no entanto essas respostas apresentaram tanto emissões da primeira parcela do dueto (ABB) quanto do chamado de contato, ambos com 44% (Figura 24). Além disso, 42% dos casais testados responderam também com a emissão de somente a segunda parcela do dueto, algo que não ocorreu durante os experimentos controle. Essa composição indica que houve reconhecimento de apenas uma parcela do dueto, mesmo que ela não seja emitida espontaneamente, mas que, sozinha, essa porção não suscita um padrão de resposta similar ao realizado frente à emissão de um dueto completo.

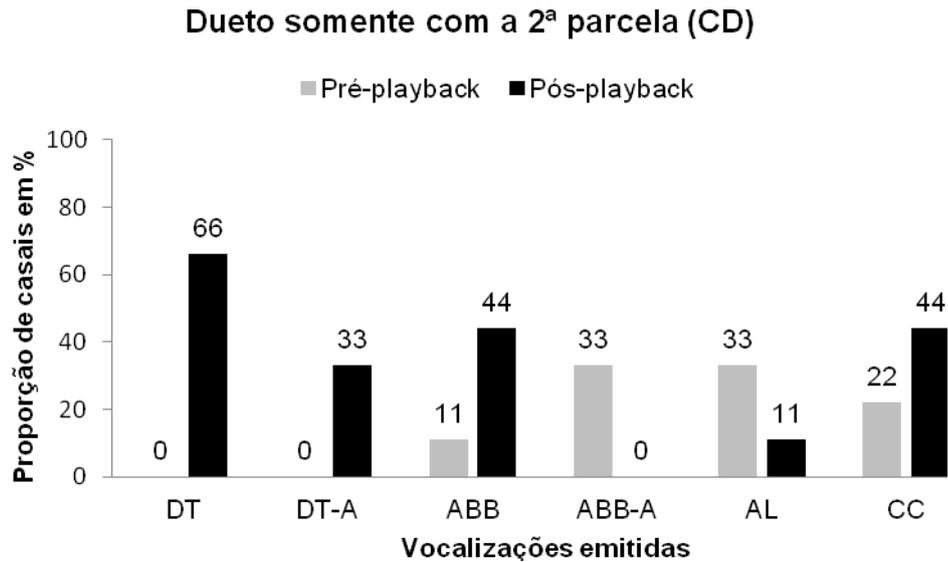


Figura 24 Vocalizações emitidas pelos casais observados antes e após o experimento de *playback* usando duetos com eliminação de uma de suas parcelas (ABB) e conservando apenas a segunda (CD).

Dos casais submetidos ao *playback* com os duetos alterados em frequência, 75% ($n = 12$) responderam ao aumento em 500 Hz e 58% ($n = 12$) em 1000 Hz, a força das respostas dos casais foram, respectivamente, de $3 \pm 1,4$ e $1 \pm 1,3$. Nessas duas categorias de teste, a vocalização mais emitida em resposta foi o dueto, assim como no grupo controle, mas em menor proporção (90% e 50%), o mesmo ocorreu com os valores de emissão de duetos alterados (27% e 8%). A parcela do dueto ABB foi mais emitida antes que depois dos testes com duetos de faixa de frequência aumentada em 500 Hz, enquanto que, com o aumento de 1000 Hz, os casais apresentaram o mesmo valor de emissões antes e após o teste (Figuras 25 e 26). A ocorrência de resposta nos dois casos indica que os casais podem reconhecer os duetos, mesmo com modificações na frequência, contudo as diferenças na força e na composição dessas respostas sugerem que apenas alguns casais reconhecem e mesmo esses podem apresentar respostas difusas em relação ao controle.

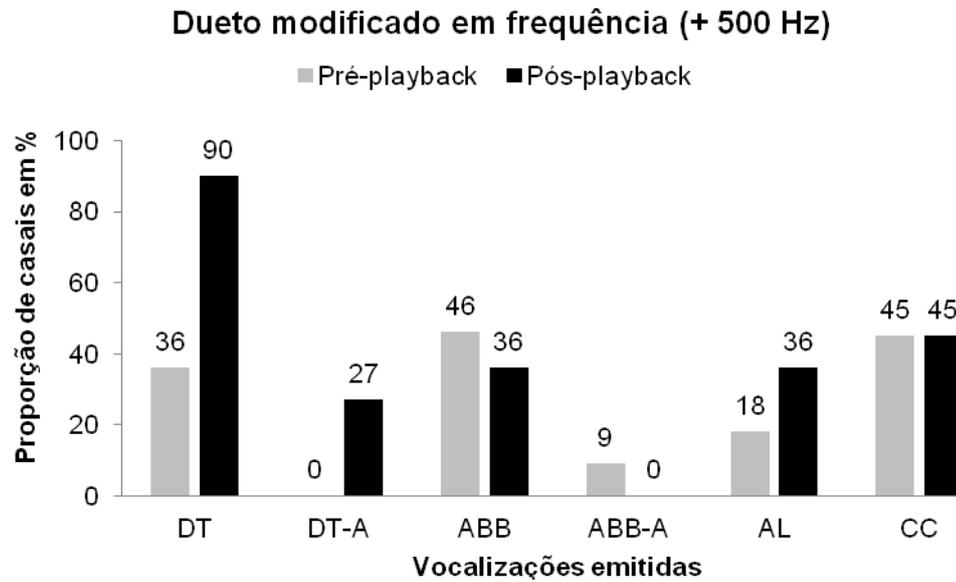


Figura 25 Vocalizações emitidas pelos casais observados antes e após o experimento de *playback* usando duetos com faixa de frequência aumentada em 500 Hz.

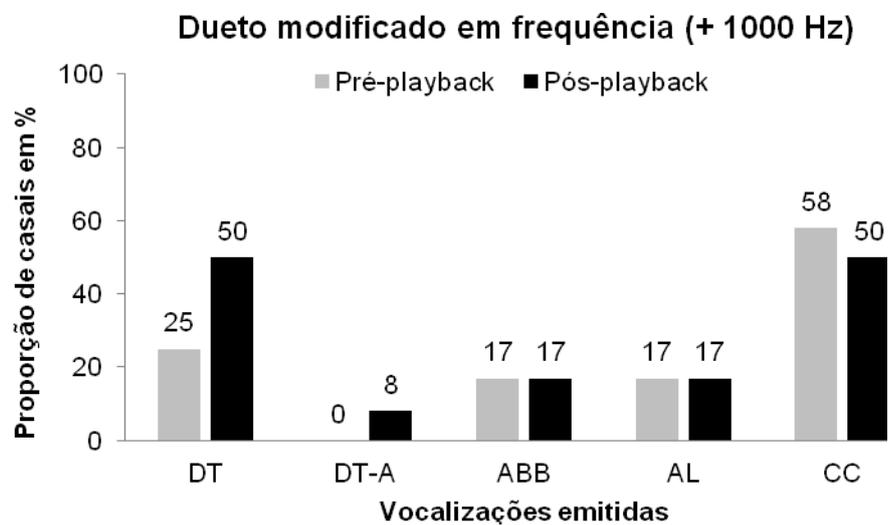


Figura 26 Vocalizações emitidas pelos casais observados antes e após o experimento de *playback* usando duetos com faixa de frequência aumentada em 1000 Hz.

8.2. ANÁLISES QUANTITATIVAS

A primeira componente principal (CP1) da análise de componentes principais explicou 32,5% da variância das respostas medidas. A latência de aproximação a menos de 3 metros do alto-falante, tempo passado a menos de 3 metros do alto-falante, distância de aproximação geral, número de cantos e a duração total de cantos estão fortemente correlacionadas com a primeira componente em relação às demais respostas (Tabela 4).

Tabela 4 Autovalores, variâncias explicadas, proporções de explicação individual das respostas da primeira (CP1) e da segunda (CP2) principais componentes aos testes de playback. Em destaque os valores significativos ($> +0,7$; $< -0,7$)

Respostas medidas	Componente 1	Componente 2
Autovalor	3,6	2,2
Percentagem de variância	32,5	20,3
Latência antes da primeira emissão sonora	-0,69	-0,22
Latência de aprox. a menos de 3 m do alto-falante	-0,76	0,34
Tempo a menos de 3 m do alto-falante	0,72	-0,28
Distância de aproximação geral do alto-falante	-0,80	0,13
Número de cantos	0,71	0,11
Duração total dos cantos	0,77	0,04
Ritmo do canto (notas/s)	0,45	0,41
Número de emissões das notas ABB isoladamente	0,15	0,78
Duração total das emissões das notas ABB	0,15	0,78
Número de emissões das notas CD isoladamente	0,11	-0,51
Duração total de emissões das notas CD	0,12	-0,55

As variáveis com valores negativos e positivos seguem tendências contrárias, nesse caso, quanto menor o tempo desde a emissão do *playback* até a aproximação a menos de 3 metros do alto-falante e a quantidade de metros que o casal testado se aproximou em relação ao alto-falante (Figuras 27 e 28) e maior o tempo passado a menos de 3 metros do alto-falante, número de cantos e a duração total de cantos (Figuras 27 e 29), mais forte é a resposta dada à emissão do *playback*. Em todas essas medidas, os casais testados com o dueto com faixa de frequência aumentada em 1000 Hz apresentaram valores compatíveis com respostas mais fracas, em contrapartida, os casais testados com as modificações na sintaxe apresentaram respostas mais agressivas em todas as variáveis indicadas pela primeira componente principal.

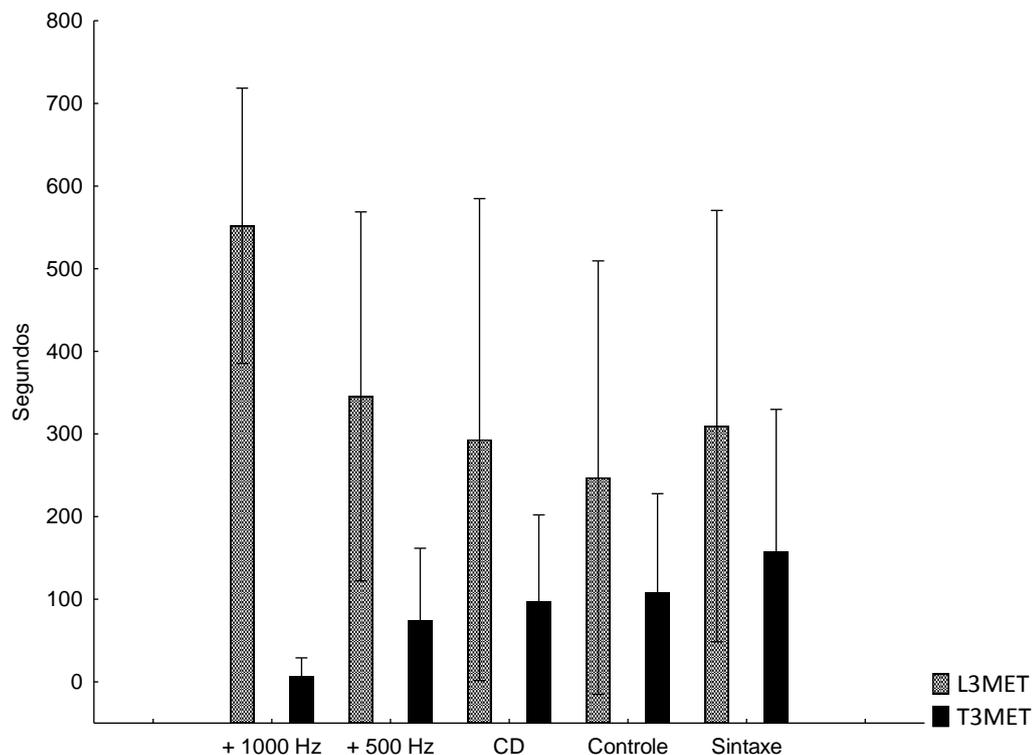


Figura 27 Valores médios \pm desvio padrão (DP) da latência a aproximação a menos de três metros do alto-falante (L3MET) e tempo a menos de três metros do alto-falante (T3MET) nas diferentes categorias de modificações de dueto testadas: faixa de frequência aumentada em 1000 Hz ($n = 12$), em 500 Hz ($n = 12$), apenas a segunda parcela do dueto – CD ($n = 9$), dueto normal – controle ($n = 12$) e com sintaxe alterada ($n = 12$). Ambos medidos em segundos.

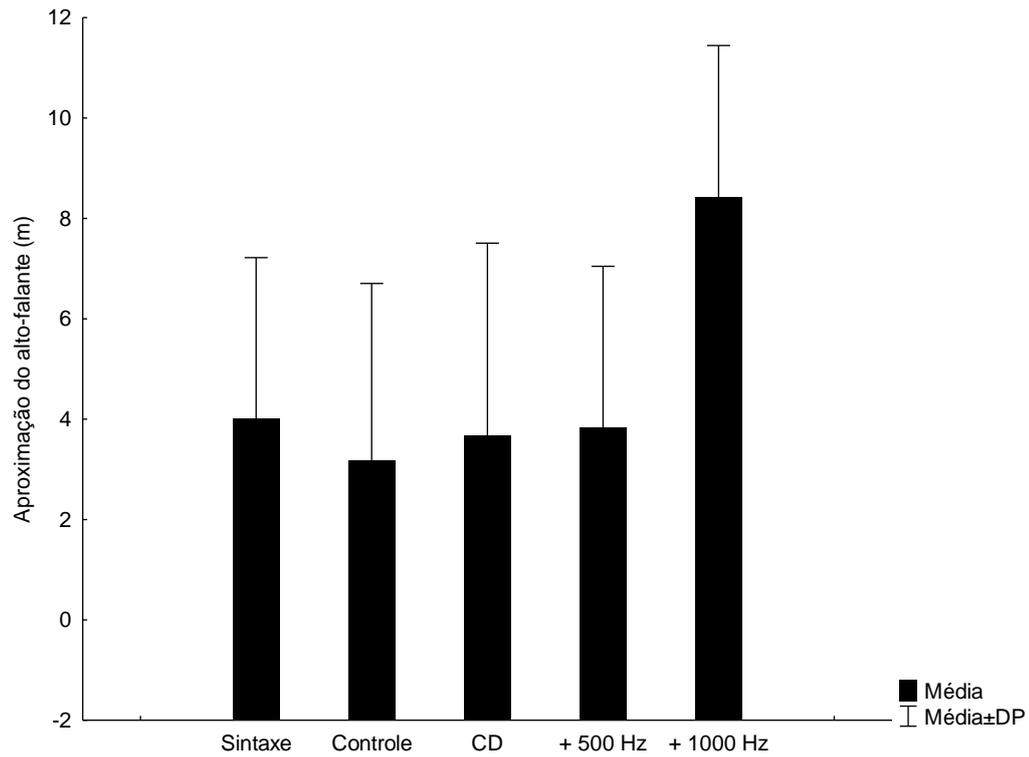


Figura 28 Valores médios \pm desvio padrão (DP) da distância de aproximação dos casais testados ao alto-falante nas diferentes categorias de modificações de dueto. Em metros.

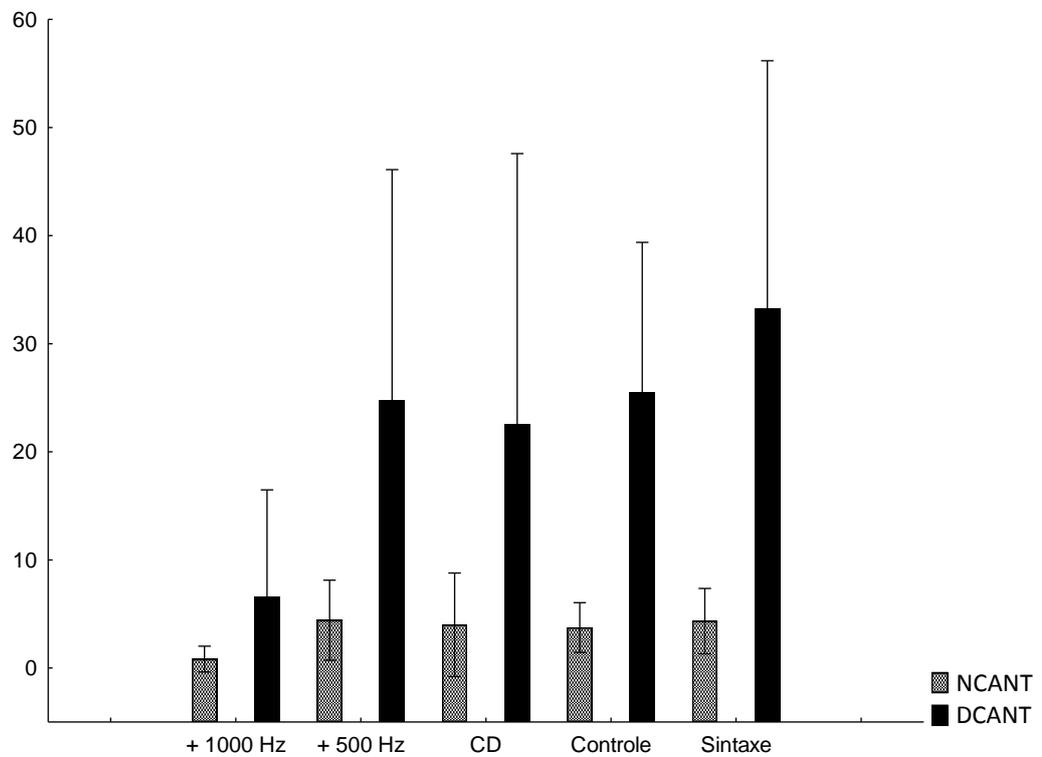


Figura 29 Valores médios \pm desvio padrão (DP) do número total de cantos emitidos em dueto em resposta ao *playback* (número absoluto) (NCANT) e da duração de todos esses cantos (em segundos) (DCANT) nas diferentes categorias de modificações de dueto testadas.

Em geral, o *playback* provocou respostas agressivas nos casais de *Thryothorus genibarbis*, tais como vocalização e aproximação do alto-falante. Contudo, essa resposta variou significativamente dependendo da modificação que foi realizada no canto em dueto, ANOVA: $F(4;52) = 8,14$; $p < 0,001$. A partir do teste de Tukey foi possível identificar que a agressividade da resposta quantificada pela primeira componente principal (CP1) dos experimentos de *playback* com o dueto modificado em frequência (faixa aumentada em 1000 Hz) é divergente das respostas dos casais dadas aos testes com o dueto com faixa de frequência aumentada em 500 Hz ($q = 5,6$; $p < 0,01$), com apenas a segunda parcela do dueto ($q = 5,7$; $p < 0,01$), com o grupo controle ($q = 6,5$; $p < 0,001$) e o dueto modificado em sintaxe ($q = 6,9$; $p < 0,001$) (Figura 27).

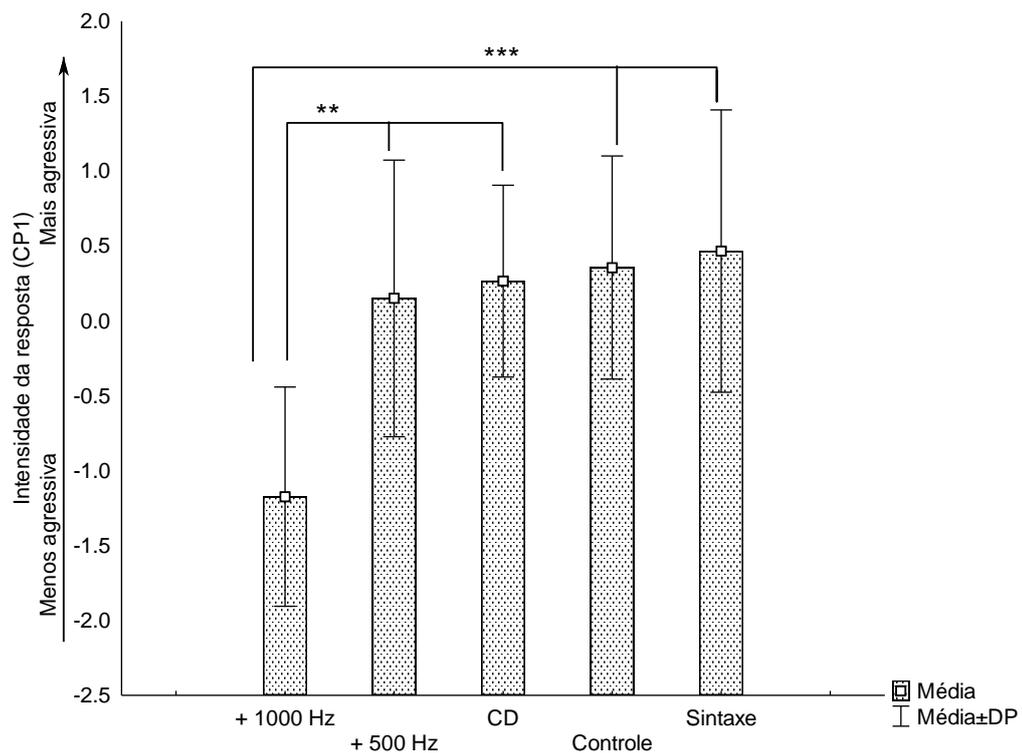


Figura 30 Intensidade da resposta a partir da síntese das variáveis quantitativas obtida pela primeira componente (CP1; 32,5% de explicação) da análise de componentes principais. Médias \pm desvios padrões (DP) das diferentes categorias de modificações de dueto testadas (faixa de frequência aumentada em 1000 Hz ($n = 12$), em 500 Hz ($n = 12$), apenas a segunda parcela do dueto – CD ($n = 9$), dueto normal – controle ($n = 12$) e com sintaxe alterada ($n = 12$). ** $p < 0,01$ e *** $p < 0,001$.

9 DISCUSSÃO DO ESTUDO 1: ANÁLISES DE SOM

9.1. PADRÃO DE MODULAÇÃO DO DUETO

Uma estrutura de apenas quatro notas repetidas de forma alternada compõe o canto em dueto de *Thryothorus genibarbis*. Essa composição relativamente simples, quando investigada em termos de parâmetros físicos (frequência e duração) apresenta diferenças significativas entre os casais, mas a sequência de emissão dessas notas é a mesma para todos eles (Monte, 2009). A ordem de emissão das notas (sintaxe) é conservada entre diferentes populações da mesma espécie (Dahlin & Wright, 2009) e até entre diferentes espécies aparentadas, como no caso de três espécies do gênero *Poecile* (Hailman & Ficken 1987, Freeberg & Lucas, 2002; Charrier & Sturdy, 2005). A manutenção da sintaxe pode ser mais relevante em casos de cantos emitidos em dueto, uma vez que o resultado depende da interação entre dois indivíduos e ambos devem responder ao código um do outro, como foi encontrado por Logue (2006) em *Thryothorus fascioventris*. Diferentemente de espécies com estratégia de acasalamento poligâmica. Os machos dessas espécies, em geral, cantam sozinhos e precisam seguir regras próprias de emissão, como *Turdus rufiventris*, que possui um canto longo, variado e, em alguns indivíduos, marcado pela imprevisibilidade e mesmo assim mantém o reconhecimento específico (Silva, 2000).

A variação individual é um pré-requisito para o reconhecimento e diferenciação dos indivíduos. O processo de reconhecimento requer uma informação altamente estereotipada em cada indivíduo, mas variada entre eles (Falls, 1982), e provavelmente esse é o papel das diferenças nos parâmetros físicos das notas do dueto de *T. genibarbis*. O desafio é compreender como os casais variam os parâmetros físicos das notas do dueto sem perder a equivalência entre elas, ou seja, como o casal 1 localizado no campus da UFPA consegue apresentar uma modificação no canto que o difere auditivamente do casal 1 do Parque

Ecológico de Gunma e ao mesmo tempo emitir a mesma sequência de notas (ABB CD) característica do dueto dessa espécie.

Apesar dessas diferenças em termos de parâmetros físicos, as notas desses duetos apresentam certas características gerais quanto a sua modulação. Assim como na linguagem humana ocorrem os fonemas, que é cada um dos sons capazes de distinguir o significado de uma palavra, e suas variantes permissíveis sem mudar esse significado (alofones) (Yule, 2006), nos duetos de *T. genibarbis* essas variações de nota de um casal para outro se encaixam em padrões gerais que conferem equivalência às notas dos diferentes casais. As variações ocorridas nesse padrão geral podem ser comparadas à alofonia, fenômeno fonético comum nas línguas naturais. Um exemplo é o fonema /t/ na palavra “tia” nos dialetos nordestino e carioca, ele pode ser emitido, respectivamente, como [t] (“tê”) ou [tʃ] (“tchi”). Nesse caso, tanto [t] quanto [tʃ] são alofones ou variantes de um mesmo segmento, o fonema (/t/) (Odden, 2005). Nessa comparação, cada alofone corresponde a uma das notas absolutas, então para apenas quatro fonemas (ABCD) foram encontrados 52 diferentes alofones.

Há uma tendência de maior compartilhamento de notas entre indivíduos geograficamente mais próximos (Wilson *et al.*, 2000, Briefer *et al.*, 2008b), em *Thryothorus pleurostictus* foi descrito em média 20 tipos de canto, dos quais aproximadamente 78% deles são compartilhados entre machos que ocupam áreas florestais contínuas, populações separadas por 8 km compartilham apenas 10% dos cantos (Molles & Vehrencamp, 1999). Em contrapartida, o compartilhamento encontrado para os casais de *Thryothorus genibarbis* foi de um número baixo de notas, apenas 8% foi compartilhada, a maioria delas entre casais com mais de 800 metros de distância entre eles em um ambiente descontínuo. O reconhecimento individual e diferenciação de vizinhos e estrangeiros podem ser dificultados quando indivíduos compartilham cantos similares, no entanto é possível que espécies com cantos

simples e estereotipados consigam incorporar a informação referente ao reconhecimento individual em seus cantos (Aubin *et al.*, 2004).

9.2. ANÁLISE COMPARATIVA DE SINTAXE

Os duetos do gênero *Thryothorus* descritos quanto à sintaxe são majoritariamente compostos pela alternância dos elementos entre os pares, apesar de ser uma característica comum, o dueto pode ser emitido de forma sincronizada ou alternada e a precisão temporal com que os parceiros coordenam as contribuições do dueto variam entre os táxons que cantam em dueto (Hall, 2004). Todavia, tem-se que o circuito pré-motor de cada indivíduo codifica o canto todo ao invés de codificar apenas a sua contribuição (Fortune *et al.*, 2011).

Em geral, os duetos sem sobreposição são bem mais precisos, o mesmo ocorre em *Pheugopedius (Thryothorus) fasciatoventris*. Nos duetos dessa espécie a coordenação inicial aparentemente limita a duração do canto, duetos com intervalos ou sobreposições muito grandes entre uma parcela e outra são mais curtos. Esse fato corrobora a hipótese que duetos bem coordenados beneficiam ambos os parceiros por comunicar que o território dividido é defendido por uma coalizão de alta qualidade (Logue *et al.*, 2008).

Contudo, as espécies agrupadas no gênero *Pheugophedius* compartilham a sobreposição como característica dos duetos desse grupo (Mann *et al.*, 2009), esse elemento foi identificado nas espécies *Thryothorus rutilus*, *T. coraya* e *T. genibarbis*. Se a sobreposição pode ser delimitada como uma característica taxonômica, ou as espécies desse grupo estão naturalmente em desvantagem, ou a hipótese da coalizão precisa ser rediscutida. Uma proposta para investigar esse aspecto é o acompanhamento de um mesmo casal desse gênero ao longo de um ciclo anual para verificar a presença e permanência de sobreposições no canto em dueto em período reprodutivo e não reprodutivo.

As análises de sintaxe das oito espécies *Thryothorus rutilus*, *T. coraya*, *T. genibarbis*, *T. rufalbus*, *T. semibadius*, *T. nigricapilus*, *T. leucotis* e *T. longirostris* foi concordante com o reordenamento do gênero *Thryothorus* propostos por Mann e colaboradores (2006) com base em análises moleculares e ratificado pelo estudo que avaliou os cantos dessas espécies em busca de características semelhantes (Mann *et al.*, 2009). Embora *T. genibarbis* ter sido descrita por Mann e colaboradores (2009) como uma espécie diferencial no grupo por apresentar frase introdutória em seus duetos, identificou-se que a presença dessa frase é facultativa e que, portanto, compartilha das características gerais do gênero ao qual foi ordenada pela análise molecular. No estudo de Mann e colaboradores (2009) não havia dados a respeito do canto de *T. longirostris*. As análises realizadas no canto dessa espécie indicaram que, exceto por apresentar a frase introdutória, as características de seus duetos sustentam a posição filogenética dessa espécie no gênero *Pheugophedius*, conforme sugerido por Mann e colaboradores (2006).

Dentre as espécies que ocorrem na Amazônia e analisadas quanto à sintaxe (*Thryothorus genibarbis*, *T. coraya* e *T. leucotis*), os cantos de *T. genibarbis* e *T. coraya* possuem mais similaridade entre si que entre essas espécies e *T. leucotis*. Embora as três sejam espécies com distribuição simpátrica (Sigrist, 2006), no campus da UFPA ocorrem apenas *T. genibarbis* e *T. leucotis*, inclusive, como espécies sintópicas. Um estudo realizado com dois pares de espécies simpátricas do gênero *Thryothorus* (*T. sinaloa* e *T. felix*, *T. pleurostictus* e *T. maculipectus*) indicou que espécies alopátricas possuem cantos mais similar que aquela que são simpátricas (Brown & Lemon, 1979). Ainda que a faixa de frequência de emissão do canto de *T. genibarbis* e *T. leucotis* seja similar, a ocorrência delas no mesmo ambiente pode ser favorecida pelas diferenças nas características gerais do dueto. Então esses fatores podem indicar que dentre as espécies que são simpátricas, as que são sintópicas tendem a apresentar duetos mais distintos.

10 DISCUSSÃO DO ESTUDO 2: EXPERIMENTOS DE *PLAYBACK*

Uma das características mais importantes do canto das aves é a capacidade de reconhecimento específico, pois essa informação precede quase todas as demais (Becker, 1982; Vielliard, 1987). O canto em dueto de *Thryothorus genibarbis* possui a função de reconhecimento específico (Monte, 2009). Esse som é caracterizado por uma diferente combinação de características acústicas, mas somente algumas delas contêm a informação específica e isso difere de espécie para espécie (Becker, *op. cit.*; Vielliard, *op. cit.*).

Essa informação pode estar na duração do canto (como exemplo *Phylloscopus bonelli*, *Regulus ignicapillus*), na amplitude (*Acrocephalus scirpaceus*), no intervalo entre as notas (*Geothlypis trichas*, *Turdus leucomelas*, Silva *et al.*, 2000), na faixa de frequência (*Streptopelia decaocto*), na sintaxe (*Troglodytes troglodytes*) ou na modulação da frequência (*Phylloscopus collybita*), entre várias outras possibilidades (ver Becker, 1982).

Essas características do som responsáveis pelo reconhecimento específico podem não ser tão óbvias, como no caso da espécie de mata-atlântica *Basileuterus leucoblepharus*, cujo reconhecimento específico está decodificado no decaimento da frequência de uma nota para outra e o reconhecimento individual está nos intervalos de frequência apenas da primeira parte do canto (Mathevon *et al.*, 2008). Em outras pode até ser definida por mais de um parâmetro (Becker, 1982; Silva, 2000) como parece ser o caso de *Thryothorus genibarbis*.

A ausência de diferença significativa nas respostas dadas pelos casais testados com o dueto com sintaxe alterada e com o dueto normal (controle) desfaz a idéia de que a conservação da sintaxe entre os casais apresentava função de reconhecimento específico, como ocorre em outra espécie da mesma família *Troglodytes troglodytes* (Brémond, 1968). Mesmo com as notas desordenadas, todos os elementos do dueto estavam presentes, e, talvez, isso fosse o requisito necessário para a ocorrência do reconhecimento. Os testes somente com

a parcela central do dueto CD foram realizados na tentativa de elucidar essa questão, no entanto, também não apresentaram diferenças substanciais em relação ao controle quanto à força da resposta. Em testes realizados por Monte (2009) com apenas a primeira parcela do dueto ABB, também foi identificada resposta agressiva tal como ao dueto normal.

Se não estava na sintaxe, o código de reconhecimento dessa espécie podia estar na faixa de frequência. Ao aumentar em 500 Hz, o que já são aproximadamente 18% de mudança na faixa original (0,3 a 6 kHz), houve o reconhecimento, mas o aumento da faixa de frequência do dueto em 1000 Hz (36% de mudança) resultou em respostas que diferiram significativamente do controle. A maioria das espécies de vertebrados são responsivas a uma faixa de frequência de 0,2 a 10 kHz, com a sensibilidade concentrada em 2 kHz, mas o tamanho, orientação e morfologia das células da cóclea das aves pode variar de tal forma a conferir-lhes uma melhor percepção de frequência, duração e amplitude de sons (Bradbury & Vehrencamp, 1998).

A produção de frequência é baseada na anatomia e fisiologia do aparato vocal motor (Sober *et al.*, 2008), inclusive neurônio auditivos do prosencéfalo anterior em *Taeniopygia guttata* são altamente seletivos ao canto específico na fase adulta (Solis & Doupe, 1997). Esses elementos são indicativos de que, em geral, há uma faixa de frequência preferencial a cada espécie e esta é adequada ao seu canto específico, a alteração da faixa de seu canto além do limiar preferencial pode acarretar em prejuízos na compreensão desse canto. Esse fato é geral e possivelmente é o que viabiliza a ocorrência de espécies sintópicas. Baseando-se nisso, o não reconhecimento de *T. genibarbis* ao seu canto específico com a alteração na frequência torna-se um evento esperado, a informação adicional está apenas por conta do limiar de reconhecimento que, nesse caso, equivale a 36% do canto original.

Nesse contexto, a faixa de frequência faz parte dos critérios para reconhecimento específico de *T. genibarbis*, no entanto estudos indicam que isso pode ser comum para várias

espécies (Solis & Doupe, 1997, Sober *et al.*, 2008). Em espécies que emitem cantos com sons puros, a modulação da frequência também pode fornecer pistas potenciais para o reconhecimento específico (Konishi, 1985). Portanto, é possível que o dueto dessa espécie, definido som puro, além da frequência, tenha a modulação como principal elemento responsável pelo reconhecimento específico. Para verificar essa possibilidade recomenda-se a realização de *playbacks* com supressão de metade das notas para compreender se a cadeia de modulação descrita às notas e que as compara a fonemas são, de fato, imprescindíveis.

11 CONCLUSÃO

O canto em dueto de *Thryothorus genibarbis* é composto por unidades sonoras (notas) de duração iguais ou superiores a 150 milisegundos classificadas como som puro, contínuos e com modulação ampla. Existe um padrão geral de modulação nessas notas em diferentes casais de *T. genibarbis*, cada uma delas pode apresentar, no máximo, uma sequência de cinco mudanças de modulação. As variações que ocorrem dentro desse padrão são análogas à alofonia, fenômeno fonético que ocorre quando um fonema pode apresentar variações sem descaracterizá-lo. Esse fenômeno aparenta ser importante para possibilitar a variação individual e, portanto, a diferenciação de um casal para outro, mas sem que essa variação afete reconhecimento específico.

As diferenças entre a sintaxe do canto de *T. genibarbis* e *T. leucotis*, que são sintópicas, são maiores que entre *T. genibarbis* e as demais espécies simpátricas. Esse fator deve ser o que permite a ocorrência de duas espécies no mesmo ambiente. Em relação às espécies filogeneticamente mais próximas, mas que não são simpátricas, as similaridades entre os cantos em dueto foram concordantes com o reordenamento do gênero *Thryothorus* propostos por Mann e colaboradores (2006, 2009).

As respostas mais comuns ao *playback* foi a aproximação, emissão de dueto, apenas a primeira parcela do dueto, essa parcela alterada e de dueto alterado. O dueto alterado apresenta acréscimo na frequência máxima das notas, encurtamento da duração e mudanças na modulação. Esse comportamento é indicativo de agressividade, uma vez que foi realizado pelos casais em uma suposta disputa quando houve uma simulação de invasão de seus territórios.

A sintaxe do canto, ou seja, a ordem de emissão das notas de *T. genibarbis* pode ser importante como código de articulação do dueto entre os pares, mas não contém informação

referente ao reconhecimento específico. Diferentemente da faixa de frequência, que quando modificada em 18% (500 Hz) as respostas já apresentam variações na composição, tais como ausência de ABB alterado, mas essas diferenças ainda não foram significativas em relação às respostas dadas ao dueto sem alterações. Contudo, a partir de 36% (100 Hz) de modificação no sinal original, o canto perde o caráter de reconhecimento específico.

É possível que o dueto dessa espécie, além da frequência, tenha a modulação como principal elemento responsável pelo reconhecimento, pois cada nota possui uma modulação que varia dentro de um padrão geral, a exemplo da nota A, que varia entre os casais, mas em todos os casos começa com ascendente ou sem modulação e em nenhum deles começa com descendente. A manutenção desse padrão pode ser um elemento fundamental para o reconhecimento específico de *T. genibarbis*.

12 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Angehr, G.; Chutas, C. A.; Christian, D. & Pequeño, T. (1999). Birds: Biodiversity Assessment at the Pagoreni Well Site. In: Alonso, A. & Dallmeier, F. (eds). *Biodiversity Assessment and Long-term Monitoring, Lower Urubamba Region, Perú Pagoreni Well Site: Assessment and Training SI/MAB*. Institution Monitoring & Assessment of Biodiversity Program.

Antas, P. T. Z. (2004). *Pantanal: Guia de Aves*. Rio de Janeiro: SESC.

Aubin, T., Mathevon, N., Silva, M. L., Vielliard, J. M. E. & Sebe, F. (2004). How a simple and stereotyped acoustic signal transmits individual information: the song of the White-browed Warbler *Basileuterus leucoblepharus*. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 76(2), 335-344.

Baptista, L. F. (1996). Nature and its Nurturing in Avian vocal Development. In: *Ecology and Evolution of Acoustic communication in Birds*. Kroodsma, D. E. & Miller, E. H. (eds.). Londres: Cornell University. 587p.

Becker, P. H. (1982). The coding of specie-specific characteristics in bird song. In: Kroodsma, D. E. & Miller, E. H. (eds). *Acoustic Communication in birds* (Vol. 1). New York: Academic press.

Brackenbury, J. H. (1982). The structural basis of voice production and its relationship to sound characteristics. In: Kroodsma, D. E. & Miller, E. H. (eds). *Acoustic Communication in birds* (Vol. 2). New York: Academic press.

Bradbury, J. W. & Vehrencamp, S. L. (1998). *Principles of animal communication*. Sinauer Associates, Sunderland.

Brémond, J. C. (1968). Valeur spécifique de la syntaxe dans le signal de défense territoriale du Troglodyte (*Troglodytes troglodytes*). *Behavior*, 30, 66-75.

Briefer, E.; Rybak, F.; Aubin, T. (2008a). When to be a dear enemy: flexible acoustic relationships of neighbouring skylarks, *Aulada arvensis*. *Animal behavior*, 76, 1319-1325.

Briefer, E., Aubin, T., Lehongre, K. & Rybak, F. (2008b). How to identify dear enemies: the group signature in the complex song of the skylark *Alauda arvensis*. *The Journal of Experimental Biology*, 211, 317-326.

Brown, R. N. & Lemon, R. E. (1979). Structure and evolution of song form in the wrens *Thryothorus sinaloa* and *T. felix*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 5, 111-131.

Catchpole, C. K. & Slater, P. J. (1995). *Bird song: Biological themes and variations*. Cambridge: Cambridge University.

Charrier, I. & Sturdy, C. B. (2005). Call-based species recognition in black-capped chickadees. *Behav. Processes*, 70, 271–281.

Dahlin, C. R. & Wright, T. F. (2009). Duets in yellow-naped amazons: variation in syntax, note composition and phonology at different levels of social organization. *Ethology*, 115, 857–871.

Dawkins, M. S. (1989). *Explicando o comportamento animal*. São Paulo: Manole Ltda.

Dabelsteen T. &McGregor, P. K. (1996). Dynamic acoustic communication and interactive playback. In: Kroodsma, D. E.; Miller, E. H. (eds) *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Cornell University Press, Ithaca, N.Y., 398–408.

Fadiño-marino, H. A. (1989). *Comunicação Sonora do Anu-branco: avaliações ecológicas e evolutivas*. Campinas: UNICAMP.

Falls, J. B. (1982). Individual recognition by sound. In: Kroodsma, D. E. & Miller, E. H. (eds). *Acoustic Communication in birds* (Vol. 2). New York: Academic press.

Farabaught, S. M. (1982). The social and ecological significance of duetting. In: Kroodsma, D. E. & Miller, E. H. (eds). *Acoustic Communication in birds* (Vol. 2). New York: Academic press.

Fitzsimmons, L. F.; Barker, N. K. & Mennill, D. J. (2008). Individual variation and lek-based vocal distinctiveness in songs of the screaming piha (*Lipaugus vociferans*), a Suboscine songbird. *The Auk*, 125(4), 908–914.

- Fortune, E. S., Rodríguez, C., Li, D., Ball, G. F., Coleman, M. J. Neural mechanisms for the coordination of duet singing in wrens. *Science*, 334, 666-670.
- Freeberg, T. M. & Lucas, J. R. (2002). Receivers respond differently to chick-a-dee calls varying in note composition in Carolina chickadees, *Poecile carolinensis*. *Anim. Behav.*, 63, 837-845.
- Futuyma, D. J. (1992). *Biologia evolutiva*. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética/CNPq. 2ª ed.
- Gahr, M. (2000). Neural Song Control System of Hummingbirds: Comparison to Swifts, Vocal Learning (Songbirds) and Nonlearning (Suboscines) Passerines, and Vocal Learning (Budgerigars) and Nonlearning (Dove, Owl, Gull, Quail, Chicken) Nonpasserines. *The journal of comparative neurology* 426, 182–196.
- Hailman, J. P. & Ficken, M. S. (1987). Combinatorial animal communication with computable syntax: Chick-a-dee calling qualifies as ‘language’ by structural linguistics. *Anim. Behav.*, 34, 1899-1901.
- Hall, M. L. (2004). A review of hypotheses for the functions of avian duetting. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 55, 415–430.
- Jarvis, E. D. (2004). Brains and birdsong. In: Marler, P. & Slabberkoorn, H. (Eds.) *Nature’s music: The science of birdsong*. San Diego, CA: Academic Press.

Jarvis, E. D. & Mello, C. V. (2000) Molecular Mapping of Brain Areas Involved in Parrot Vocal Communication. *J Comp Neurol.*, 419(1), 1–31.

Jarvis, E. D.; Ribeiro, S.; Silva, M. L.; Ventura, D.; Vielliard, J. & Mello, C. V. (2000). Behaviourally driven gene expression reveals song nuclei in hummingbird brain. *Nature*, 406, 628–632.

Konishi, M. (1985). Bird song: from behavior to neuron. *Annual Review of Neuroscience*, 8, 125-170.

Kroodsma, D. E. (1982). Learning and the ontogeny of sound signals in birds. In: Kroodsma, D. E. & Miller, E. H. (eds). *Acoustic Communication in birds* (Vol. 2). New York: Academic press.

Kroodsma, D. E. (1985). Development and use of two song forms by the *Eastern phoebe*. *Wilson Bull.*, 97(101), 21-29.

Kroodsma, D. E. (1996). Ecology of Passerine Song Development. In: *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Kroodsma, D. E. & Miller, E. H. (eds.). Londres: Cornell University.

Kroodsma, D. E. & Konish, M. (1991). A Suboscine bird (eastern phoebe, *Sayornis phoebe*) develops normal song without auditory feedback. *Animal Behavior*, 42(3), 477-487.

Langmore, N. E. (1998). Functions of duet and solo songs of female birds. *Tree*, 13, 136-140.

Leroy, Y. (1979). *L'univers sonore animal*. Paris: Gauthier-Villars, p. 75.

Levin, R. N. (1996). Song behaviour and reproductive strategies in a duetting wren, *Thryothorus nigricapillus*: II. Playback experiments. *Animal Behavior*, 52, 1107–1117.

Logue, D. M. (2006). The duet code of the female Black-bellied wren. *The Condor*, 108, 326–335.

Logue, D. M., Chalmers, C. & Gowland, H. A. (2008). The behavioural mechanisms underlying temporal coordination in black-bellied wren duets. *Animal behaviour*, 75, 1803–1808.

Lyra-Neves, R. M.; Dias, M. M.; Azevedo-Júnior, S. M. (2004). Comunidade de aves da Reserva Estadual de Gurjaú, Pernambuco, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 3, 581–592.

Marler, P. (1967). Animal Communication Signals. *Science*, 157 (3790), 769-774.

Marshall-ball, L.; Mann, N.; Slater, P. J. B. (2006). Multiple functions to duet singing: hidden conflicts and apparent cooperation. *Animal Behavior*, 71, 823–831.

Mann, N. I.; F.; Barker, F. K.; Graves, J. A.; Dingess-Mann, K. A.; Slater, P. J. B. (2006) Molecular data delineate four genera of “*Thryothorus*” wrens. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40, 750–759.

- Mann, N. I.; Dingess, K.A.; Barker, F. K; Graves, J. A.; Slater, P. J. B. (2009). A comparative study of song form and duetting in neotropical *Thryothorus* wrens. *Behavior*, 146, 1–43.
- Mathevon, N.; Aubin, T.; Vielliard, J.; Silva, M. L.; Boscolo, F. S. D. (2008) Singing in the rain forest: how a tropical bird song transfers information. *PlosOne*, 3 (2).
- Mayr, E. (1942). *Systematics and the origin of species*. Columbia university press, New York.
- Mennill, D. J. & Vehrencamp, S. L. (2005). Sex differences in singing and duetting behavior of neotropical rufous-and-white wrens (*Thryothorus rufalbus*). *The Auk*, 122(1), 175-186.
- Molles, L. E. & Vehrencamp, S. L. (1999). Repertoire size, repertoire overlap, and singing modes in the banded wren (*Thryothorus pleurostictus*). *The Auk*, 116(3), 677-689.
- Monte, A. A. (2009). *O código da comunicação sonora de Thryothorus genibarbis (Aves, Passeriformes, Troglodytidae)*. Trabalho de Conclusão de Curso (Licenciatura Plena em Ciências Biológicas). Universidade Federal do Pará, Belém.
- Nottebohm, F. (1970). Ontogeny of Bird song. *Science*, 167, 950-956.
- Odden, D. (2005). *Introducing phonology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Sibley, C. S.; Monroe Jr. & B. L. (1990). *Distribution and taxonomy of birds of the world*. Yale University, London.

Sick, H. (1997). *Ornitologia Brasileira*. Rio de Janeiro: Nova Fronteira.

Sigrist, T. (2006). *Aves do Brasil, uma visão artística*. Campinas: Avis Brasilis.

Silva, M. L. (1995). Estereotipia e versatilidade nos cantos das aves: os padrões da canto em sabiás e outras aves. *Anais de Etologia*, 13, 133-147.

Silva, M. L. (1996). *Descrição do repertório vocal do Sabiá-laranjeira Turdus rufiventris (Aves, Passeriformes, Turdinae)*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Silva, M. L.; Piqueira, J. R. C. & Vielliard, J. M. E. (2000). Using shannon entropy on measuring the individual variability in the Rufous-bellied Thrush *Turdus rufiventris* vocal communication. *J. Theor. Biol.*, 207, 57-64.

Silva, M. L.; Vielliard, J. M. E (2011). A aprendizagem vocal em aves: evidências comportamentais e neurobiológicas. In: Henriques, A. L.; Assis, G. J. A.; Brito, R. C. S.; Martin, W. L. B. (org.) *Estudos do comportamento II*. Belém: ed.ufpa, p. 182.

Sober, S. J., Wohlgemuth, M. J. & Brainard, M. S. (2008). Central Contributions to Acoustic Variation in Birdsong. *The Journal of Neuroscience*, 28(41), 10370-10379.

Solis, M. M. & Doupe, A. J. (1997). Anterior forebrain neurons develop selectivity by an intermediate stage of birdsong learning. *The Journal of Neuroscience*, 17(16), 6447-6462.

Solis, M. M.; Brainard, M. S.; Hessler, N. A. & Doupe, A. J. (2000). Song selectivity and sensorimotor signals in vocal learning and production. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97(22), 11836–11842.

Tchernichovski, O., Nottebohm, F., Ho, E., Pesaran, B. & Mitra, P. P. (2000). A procedure for an automated measurement of song similarity. *Anim. Behav.*, 59, 1167-1176.

Thompson, N. S., Le Doux, K., Moody, K. (1994). A system for describing bird song units. *Bioacoustics*, 5, 267-279.

Vielliard, J. M. E & Silva, M. L. (2010). A Bioacústica como ferramenta de pesquisa em Comportamento animal. In: Von Matter, S., Straube, F. C., Accordi, I., Piacentini, V. & Cândido-Jr., J. F. Ornitologia e conservação. Rio de Janeiro: Technical books.

Vielliard, J. M. E. (1987). O uso da bioacústica na observação de aves. *Anais do II Encontro Nacional dos Anilhadores de Aves*. Rio de Janeiro: Universidade Federal do Rio de Janeiro.

Vielliard, J. M. E. (1989). O Registro dos Sinais de Comunicação Sonora em Aves: Parâmetros etológico e testes de play-back. *Anais do VII Encontro Anual de Etologia*. Botucatu. 134-149.

Vielliard, J. M. E. (2004). A diversidade de sinais e sistemas de comunicação sonora na fauna brasileira. *Resumos do I Seminário Música Ciência Tecnologia: Acústica Musical*. São Paulo.

Wilson, P. L., Towner, M. & Vehrencamp, S. L. (2000). Survival and song-type sharing in a sedentary subspecies of the song sparrow. *The condor* 102, 355-363.

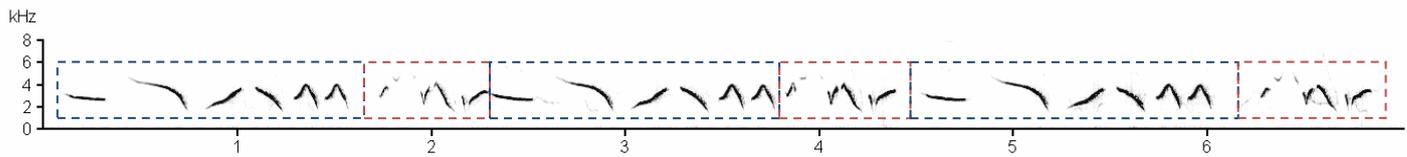
Yule, G. (2006). *The study of language*, 3 ed. Cambridge: Cambridge University Press.

13 ANEXOS

Anexo1 Classificação sintática dos duetos de oito espécies do gênero *Thryothorus*

Thryothorus rutilus

Venezuela-Schwartz (Faixa de frequência 4500-1590Hz)

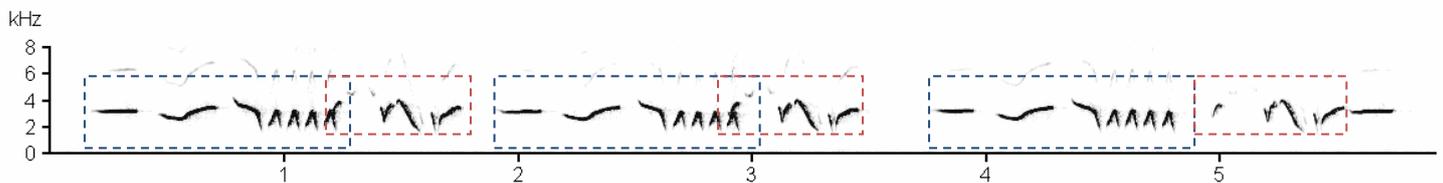


Contribuinte I: ABCDEE

Contribuinte II: FGH

Sintaxe: ABCDEE FGH ABCDEE FGH ABCDEE FGH

Venezuela-Schwartz (Faixa de frequência 4030-1590Hz)



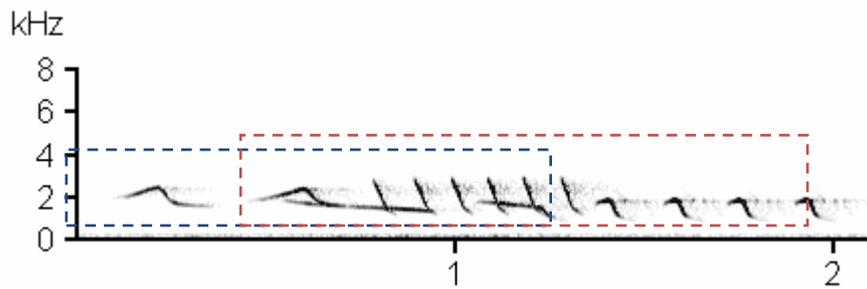
Contribuinte I: ABCD(4)

Contribuinte II: EFG

Sintaxe: ABCD(4) EFG ABCD(4) EFG ABCD(4) EFG A

Thryothorus coraya

PA-Serra dos Carajás-julho-1987 (Faixa de frequência 3000-750Hz)

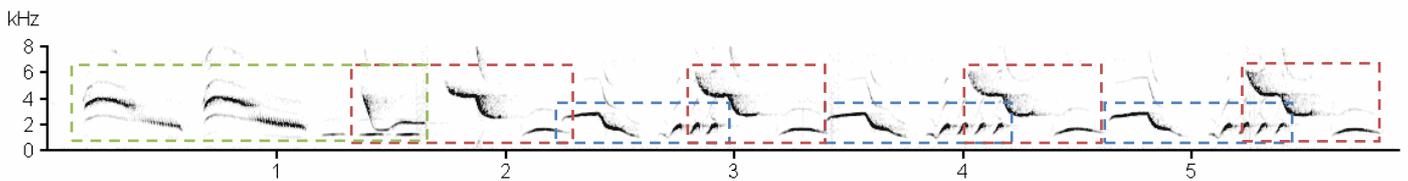


Contribuinte I: AAB(6)

Contribuinte II: CDE(4)

Sintaxe: AAB(6) CDE(4)

PERU-ARA (Faixa de frequência 6280-750Hz)



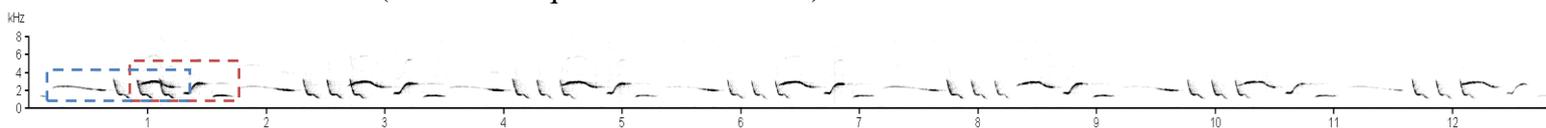
Introdução: AAB(3)

Contribuinte I: CDE

Contribuinte II: FG(3)

Sintaxe: AAB(B) CDE FG(4) DE FG(4) DE F(4) DE

PERU-ARA (Faixa de frequência 3460-650Hz)



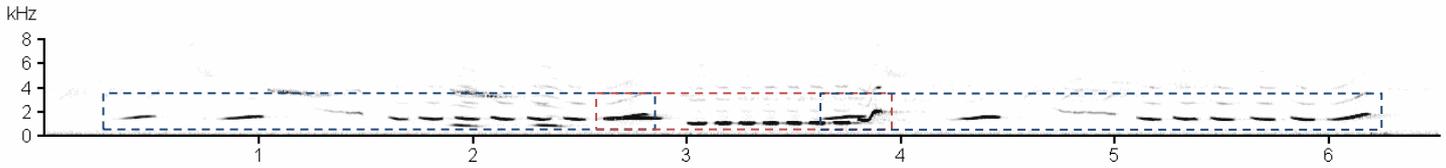
Contribuinte I: AB(3)

Contribuinte II: CDE

Sintaxe: AB(3) CDE AB(3) CDE AB(3) CDE AB(3) CDE AB(3) CDE AB(3) CDE

Thryothorus rufalbus

Colombia-ARA-1988 (Faixa de frequência 2150-840Hz)

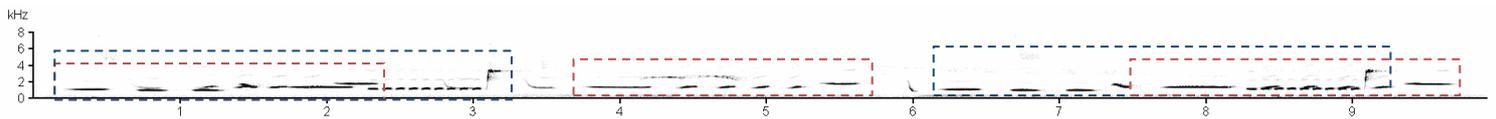


Contribuinte I: AABC(6)D

Contribuinte II: EF(7)G

Sintaxe: AABC(6)D EF(7)G AABC(6)D

Colombia-ARA-1988 (Faixa de frequência 3460-840Hz)

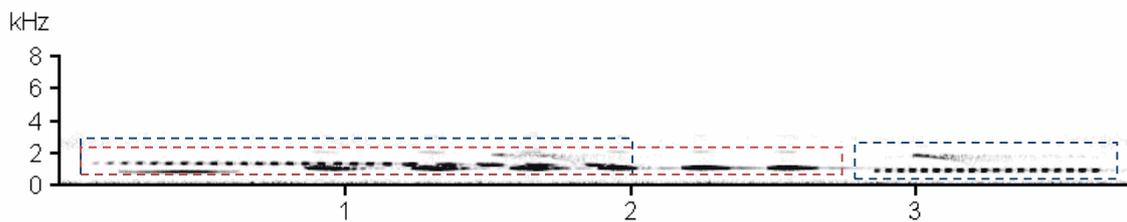


Contribuinte I: ABBCDE(9)F

Contribuinte II: GH(4)I

Sintaxe: ABBCDE(9)F GH(4)I GH(4)I ABBCDE(9)F GH(4)I

Venezuela-LSN Cornell-1977 (Faixa de frequência 1400-650Hz)



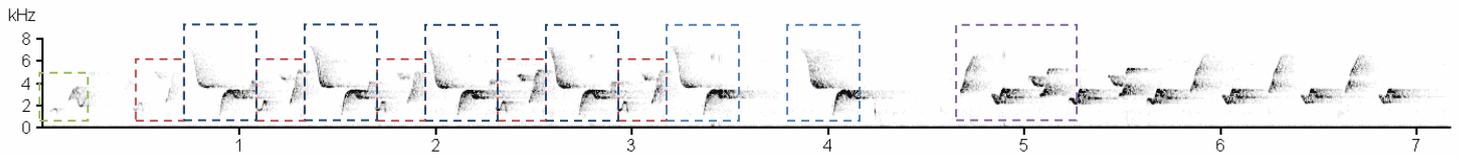
Contribuinte I: A(21)BC(3)

Contribuinte II: DE(6)

Sintaxe: A(21)BC(3) DE(6) A(19)

Thryothorus semibadius

Panamá-ARA (Faixa de frequência 7310-930Hz)



Introdução: AB

Contribuinte I: ACD

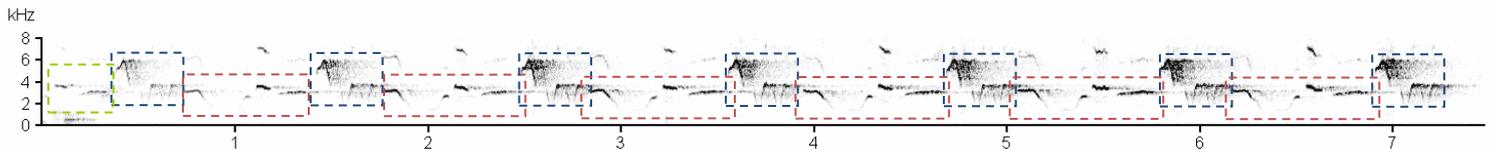
Contribuinte II: EF

Não é possível distinguir os componentes: GHI

Sintaxe: AB ACD EF ACD EF ACD EF ACD EF ACD EF EF GHI HI HG HG HG H

Thryothorus nigricapillus

Panamá-ARA (Faixa de frequência 6000-1210Hz)



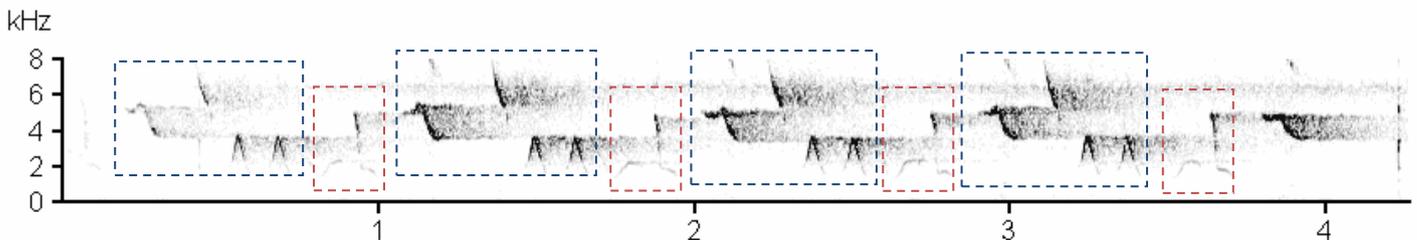
Introdução: AB

Contribuinte I: CDD

Contribuinte I: EFAB

Sintaxe: A B CDD EFAB CDD EFAB CDD EFAB CDD EFAB CDD EFAB CDD EFAB CDD

Panamá-ARA (Faixa de frequência 7680-1310Hz)



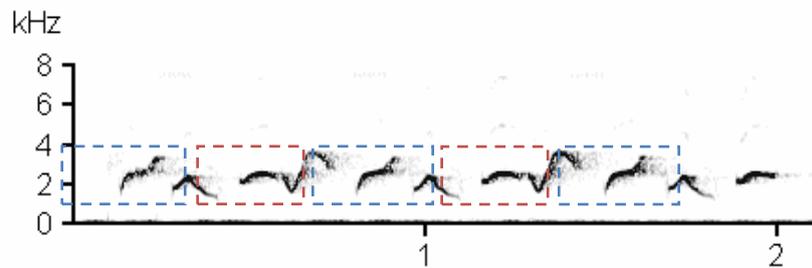
Contribuinte I: ABCC

Contribuinte I: DE

Sintaxe: ABCC DE ABCC DE ABCC DE ABCC DE A

Thryothorus leucotis

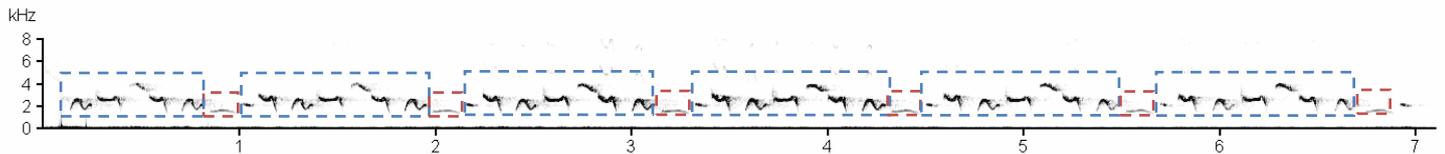
PI-Gilbués-novembro-1979 - Gravação 4952

Dueto tipo 1 (Faixa de frequência 3650-650Hz)

Contribuinte I: AB

Contribuinte II: CD

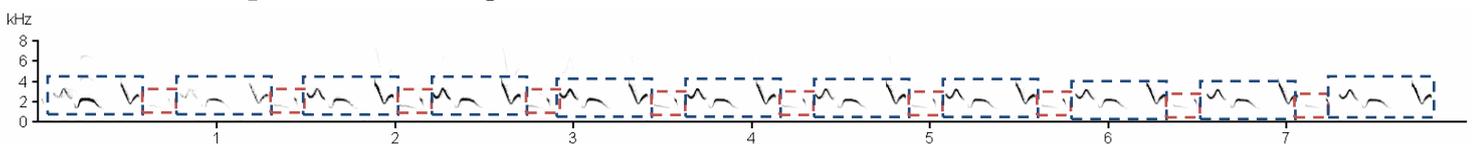
Sintaxe: AB CD AB CD AB C

Dueto tipo 2 (Faixa de frequência 4120-840Hz)

Contribuinte I: ABCBA ou EABCBA

Contribuinte II: D

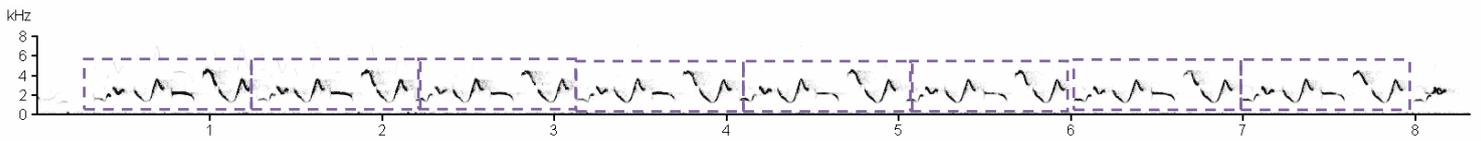
Sintaxe: ABCBA D EABCBA D EABCBA D EABCBA D EABCBA D EABCBA D

Dueto tipo 3 (Faixa de frequência 4500-1030Hz)

Contribuinte I: ABC

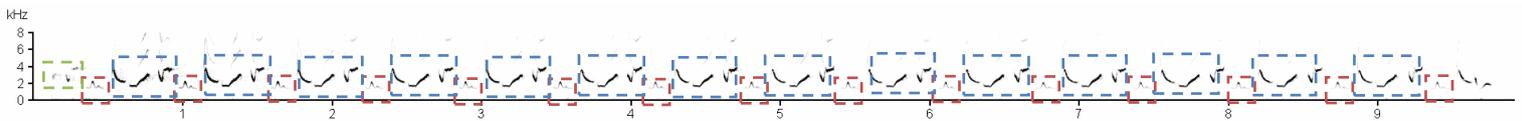
Contribuinte II: D

Sintaxe: ABC D ABC

Dueto tipo 4 (Faixa de frequência 4590-1030Hz)

Não é possível distinguir os componentes: BCDE

Sintaxe: A BCDE BCDE BCDE BCDE BCDE BCDE BCDE BCDE B

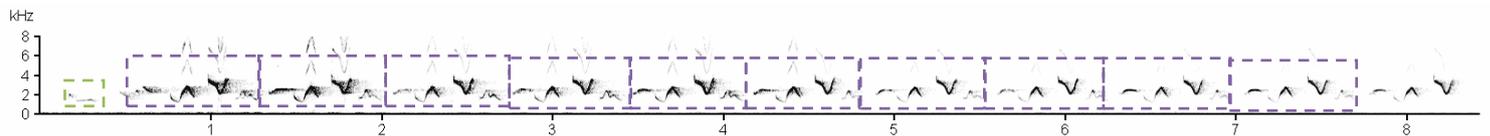
Dueto tipo 5 (Faixa de frequência 3930-1030Hz)

Introdução: A

Contribuinte I: B

Contribuinte II: CDE

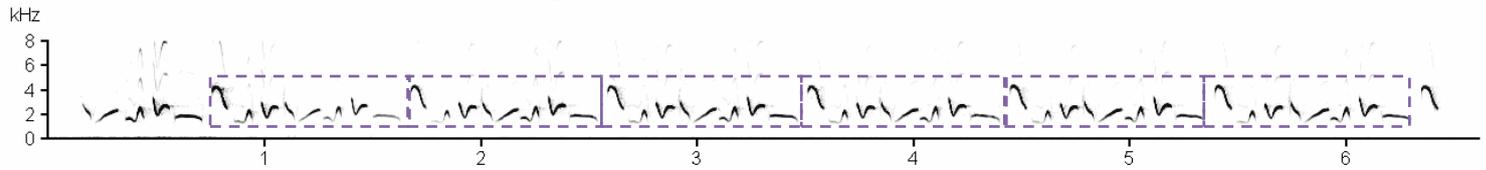
Sintaxe: A B CDE B CDE

Dueto tipo 6 (Faixa de frequência 3750-1030Hz)

Introdução: A

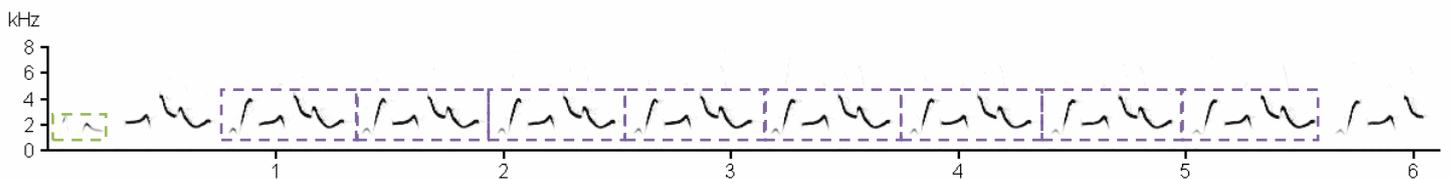
Não é possível distinguir os componentes: BCDE

Sintaxe: A BCDE BCDE BCDE BCDE BCDE BCDE BCDE BCDE B

Dueto tipo 7 (Faixa de frequência 4310-1210Hz)

Não é possível distinguir os componentes: EBCABCD

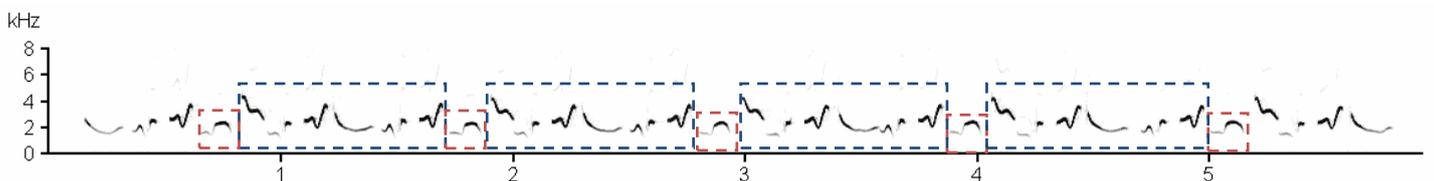
Sintaxe: ABCD EBCABCD EBCABCD EBCABCD EBCABCD EBCABCD EBCABCD E

Dueto tipo 8 (Faixa de frequência 4210-1120Hz)

Introdução: A

Não é possível distinguir os componentes: EBCD

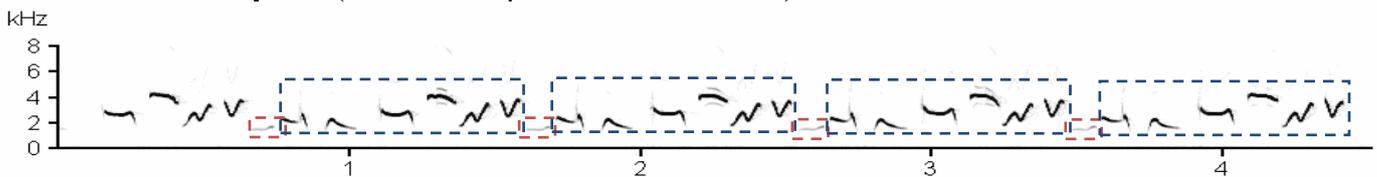
Sintaxe: A BCD EBCD EBCD EBCD EBCD EBCD EBCD EBCD EBC

Dueto tipo 9 (Faixa de frequência 4400-1120Hz)

Contribuinte I: D

Contribuinte II: EFCA

Sintaxe: ABC D EFCABC D EFCABC D EFCABC D EFCABC D EFCA

Dueto tipo 10 (Faixa de frequência 4310-1210Hz)

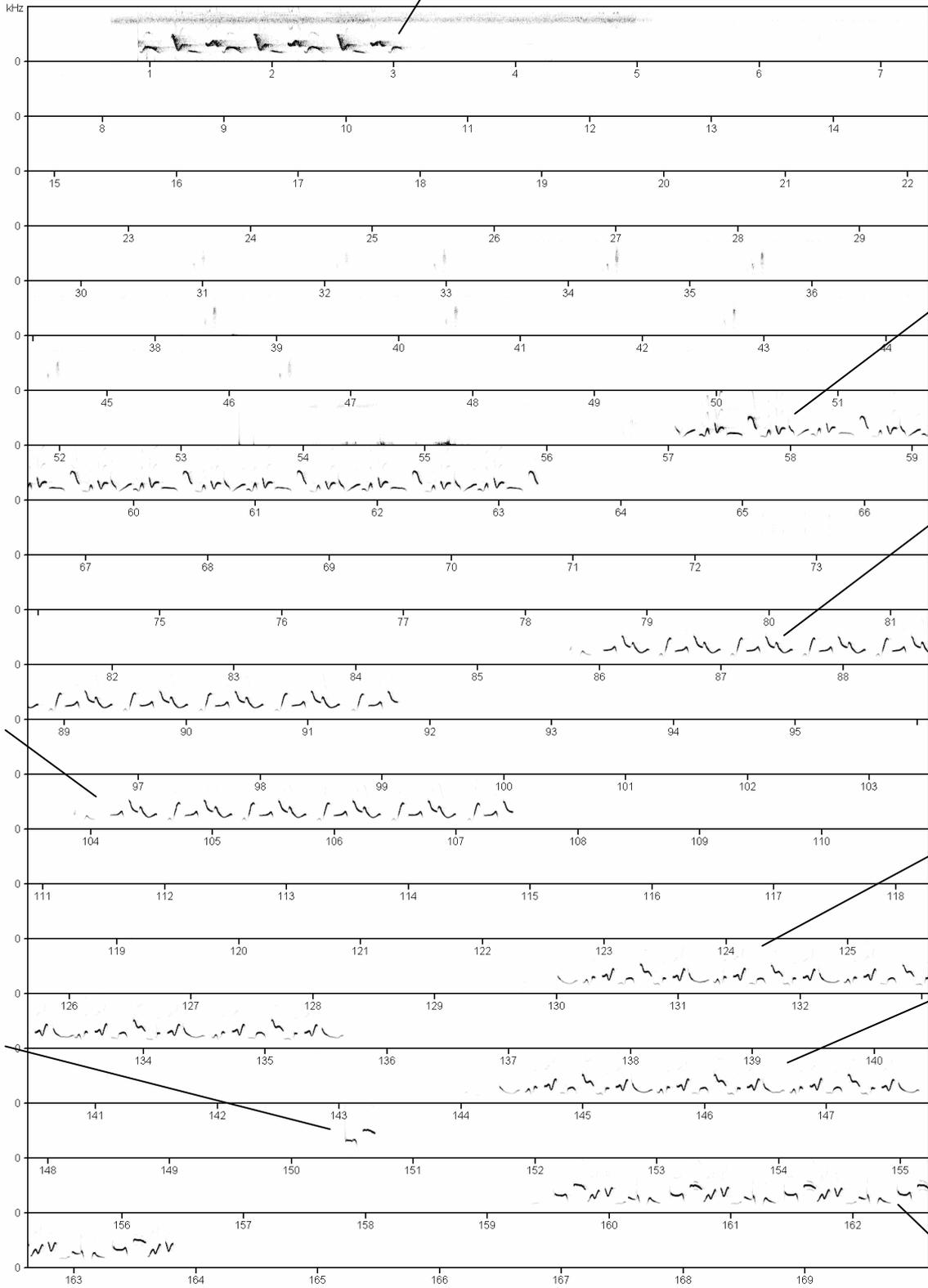
Contribuinte I: E

Contribuinte II: FGABCD

Sintaxe: ABCD E FGABCD E FGABCD E FGABCD E FGABCD

Gravação 4953

Emissão do playback



Emissão de dueto tipo 7

Emissão de dueto tipo 8

Emissão de dueto tipo 8 denovo

Emissão de dueto tipo 9

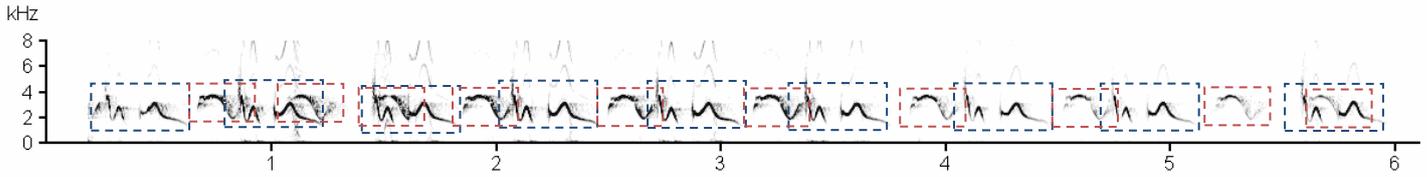
Notas iniciais do dueto tipo 10

Emissão de dueto tipo 9 denovo

Emissão de dueto do tipo 10

Thryothorus longirostris

BA - Morro do Chapéu-dezembro-1974 (Faixa de frequência 37500-1210Hz)

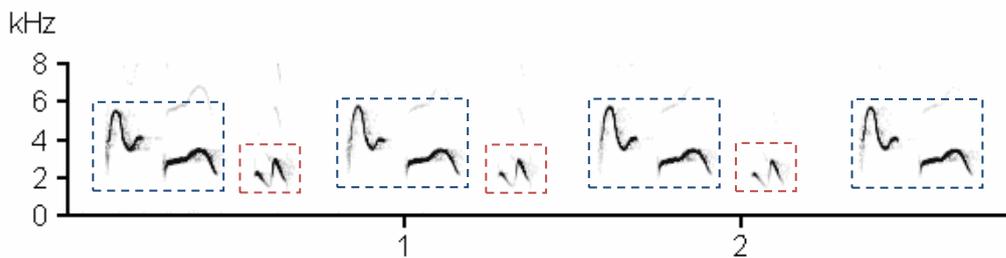


Contribuinte I: AB

Contribuinte II: C

Sintaxe: AB C AB C AB C C AB C AB C AB C AB C AB C AB C

BA - Feira de Santana-janeiro-1974 (Faixa de frequência 5810-1400Hz)

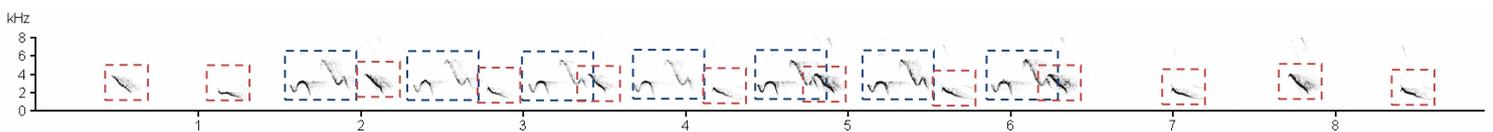


Contribuinte I: AB

Contribuinte II: C

Sintaxe: AB C AB C AB C AB

CE - Crato - janeiro-1974 (Faixa de frequência 5620-1030Hz)



Contribuinte I: AB

Contribuinte II: CD

Sintaxe: A B CD A CD B CD A CD B CD A CD B CD A B A B