

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA
UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA TROPICAL E RECURSOS NATURAIS

Variação geográfica no canto de três espécies de Oscines (aves), ao longo da BR-174, na região centro-norte da Amazônia.

Viviane Deslandes do Nascimento

Dissertação apresentada à Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais, do convênio INPA/UFAM, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração em Ecologia.

Manaus, AM

Junho, 2007

Viviane Deslandes do Nascimento

Variação geográfica no canto de três espécies de Oscines (aves), ao longo da BR-174, na região centro-norte da Amazônia.

Orientador: Dr. Mario Cohn-Haft

Dissertação apresentada à Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais, do convênio INPA/UFAM, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração em Ecologia.

Manaus, AM

Junho, 2007

FICHA CATALOGRÁFICA:

do Nascimento, D. V.

I “Variação geográfica no canto de três espécies de Oscines (aves), ao longo da BR-174, na região centro-norte da Amazônia”.

Manaus: INPA/UFAM
2007

xi, 52 pp. ilustr.

Dissertação de Mestrado - Área de concentração Ecologia

1.Canto 2. Variação geográfica 3. Oscines 4. Amazônia. 5.BR-174.

Sinopse:

Descrição da variação do canto de *Cyclarhis gujanensis*, *Saltator coerulescens* e *Troglodytes musculus* (Aves-Oscines), em um transecto de 1140 km de amostragem ao longo da BR-174. Este estudo caracteriza a variação no canto das espécies em diferentes escalas de distância geográfica e compara a influência de dois domínios de paisagem (savana e floresta) e da presença do Rio Branco sobre vários parâmetros vocais das espécies.

Palavras-chave: Canto, Oscines, Distância Geográfica, Hipótese de adaptação acústica, Rio Branco, Savanas, Dialeto, Floresta de Terra Firme.

Agradecimentos

A minha família inteira, pelo apoio em todos os momentos, inclusive os decisivos, como o mestrado na Amazônia.

Ao meu orientador, Dr. Mario Cohn-Haft, por incentivar meu interesse pelas aves amazônicas muito antes do ingresso no mestrado. Pela paciência e pelas discussões interessantes de biogeografia, evolução e ornitologia entre outras da vida. Enfim, por ter me ensinado tanta coisa em tão pouco tempo de contato, pelo exemplo em campo e por me proporcionar a chance de conhecer a avifauna fantástica existente aqui.

Ao CNPq pela bolsa de mestrado e ao BECA pela bolsa concedida para as despesas de campo, sem as quais este projeto não seria possível. Além disso, agradeço ao Birder's Exchange pelos equipamentos doados, que foram muito importantes para o bom andamento do projeto.

A todos os moradores da BR-174 e entorno que proporcionaram a viabilização deste estudo, oferecendo pronta disposição em ajudar, com suas companhias, histórias e experiências de vida. Foram várias pessoas e fica difícil listar aqui, mas ...

Agradeço a hospitalidade do Regis por me hospedar em Abonari e Jundiá, à Dona Armandina por sua casa e atenção em Mucajaí e seu Vicente e dona Arlene pelo apoio em Vila Equador e ao Romero pela acomodação em Pacaraima.

Ao INPA e IBAMA de Roraima, pelo apoio logístico no estado: especialmente ao Reinaldo Imbrózio, Flávia, Ciro, Rutinéia Nobre, Sulamita, Antônio e Bia.

Ao Pelotão de Fronteira de Pacaraima, pela permissão de coletar meus dados nas áreas de mata do exército.

À Comunidade Indígena de Ponta da Serra que me recebeu sem burocracias e permitiu as gravações lá.

Aos revisores do meu pré-projeto de dissertação e a minha banca da aula de qualificação pelas críticas construtivas e sugestões: Gonçalo Ferraz, Renato Cintra, Albertina Lima, Eduardo Venticinque, e Lúcia Py-Daniel.

A Jeffrey Podos pelas conversas esclarecedoras, pelo incentivo sempre e por responder tão prontamente as minhas dúvidas bioacústicas!

A Edson Endrigo pela autorização do uso das fotos das espécies.

Ao pessoal da Coleção de aves, pelo espírito de equipe e boa vontade em todos os momentos, especialmente à Ângela Midori, pelos comentários e sugestões durante o desenvolvimento deste trabalho. Também à Cathy pela ajuda com imagens e correção do inglês.

Ao Victor Py-Daniel por me mostrar outra perspectiva de várias coisas e por me ensinar que podemos ser “gafanhotos”...

Aos amigos que mesmo longe estiveram sempre por perto, nas horas mais importantes: Priscila, Ju, Maris, Metal e Luiz.

Aos amigos de Manaus que fazem as coisas difíceis parecerem bem mais fáceis.

Aos amigos de casa pelo dia-a dia e pelos momentos maravilhosos que passamos juntos: Carol, Thaise, Victor, Diego, Júlio e Camila.

Ao Paulinho por ser tão companheiro, dedicado, e especial sempre!

Resumo

A variação no canto de três espécies de aves Oscines foi estudada, buscando entender o efeito de diferentes escalas de distância geográfica, do tipo de paisagem e da presença do Rio Branco (atuando como possível barreira geográfica) sobre diferentes parâmetros do canto. Espécies de diferentes famílias e, portanto, com morfologia, fisiologia e comportamento distintos foram escolhidas a fim de comparar os padrões encontrados entre elas (*Cyclarhis gujanensis*, *Saltator coerulescens* e *Troglodytes musculus*). O estudo utilizou um transecto latitudinal de 1140 km e 16 pontos de amostragem, de Manaus a Pacaraima. A paisagem foi classificada em dois domínios principais: floresta de Terra Firme (caracterizando ambiente acústico fechado) e savanas (caracterizando ambiente acústico aberto). Os principais parâmetros do canto analisados foram: frequência maior, frequência máxima (ou peak frequency), duração e número de notas do canto. Além disso, em *S. coerulescens* e *T. musculus* foram analisados os tipos de notas do canto. Análises estatísticas exploratórias (ordenação direta, análise de Cluster e PCA), teste de Mantel e estatística univariada (ANOVA e Teste t) foram utilizados para comparar e avaliar as diferenças nos cantos. As espécies mostraram diferentes padrões de variação no canto. *C. gujanensis* demonstrou relativa constância nos tipos de notas em todos os pontos de amostragem. No entanto, a frequência maior, a duração e o número de notas do canto foram maiores nas áreas de savana do que na paisagem florestal, corroborando algumas previsões da Hipótese de Adaptação Acústica. O Rio Branco pareceu separar populações de *C. gujanensis* em relação ao número de notas do canto: aves gravadas na margem direita cantaram maior número de notas do que as aves da margem esquerda. Indivíduos de *S. coerulescens* gravados na porção mais sul do transecto exibiram cantos muito diferentes dos indivíduos gravados ao norte e a espécie esteve ausente na porção média do transecto. A frequência do canto de *S. coerulescens* mudou com a paisagem: aves de floresta tiveram menores valores de frequência máxima e frequência maior do que aves de savana. Os dialetos de canto dessa espécie provavelmente coincidem com a distribuição de diferentes sub-espécies que possivelmente estão estendendo sua distribuição através da BR-174 e do Rio Branco. Parâmetros quantitativos do canto de *T. musculus* não mudaram com a paisagem ou presença de barreira geográfica, mas alguns tipos de notas variaram com a distância geográfica. A estrutura do canto nas três espécies exibiu diferentes padrões de variação em relação à distância geográfica, tipo de paisagem, e presença de uma barreira geográfica. Estes resultados, usando espécies de diferentes famílias com histórias evolutivas únicas e requerimentos ecológicos distintos, demonstram que padrões de variação no canto de aves Oscines são complexos e dependem de uma diversidade de fatores evolutivos e ecológicos.

Abstract

I analyzed vocalizations of three Oscine species to explore how geographic distance, landscape type, and the presence of a geographic barrier, the Rio Branco, may affect song characteristics. Species of different oscine families (*Cyclarhis gujanensis*, *Saltator coerulescens* and *Troglodytes musculus*) with distinct morphologies, physiologies, and behaviors were chosen to compare patterns of variation in song. I used the highway BR-174 as a latitudinal transect and sampled 16 points along 1140 km of its length, between Manaus and Pacaraima. Landscape was classified into two domains: terra firme forest (representing an acoustically closed environment) and savanna (representing an acoustically open environment). I analyzed the following song parameters: high frequency, peak frequency, duration of song, and number of notes. In *S. coerulescens* and *T. musculus*, I also classified note types present in the songs. I used direct ordination, cluster analysis, and principal components analysis as exploratory tools and compared song characteristics using Mantel tests, ANOVAs, and t-tests. Species showed different patterns of variation in song. Among sampling points, note types in *C. gujanensis* were the most consistent of all species investigated. However, individuals recorded in savanna landscapes had songs with higher frequencies, longer duration, and a higher number of notes than in forest landscapes, confirming some predictions of the acoustic adaptation hypothesis. The Rio Branco appeared to separate populations of *C. gujanensis*, in that songs recorded on the right bank had a greater number of notes than songs recorded on the left bank. *S. coerulescens* individuals recorded at the south end of the transect had a very different song type than birds taped at north end of the transect; this species was notably absent from the middle of the transect. Song frequency in *S. coerulescens* varied with landscape type: forest-dwelling individuals had lower peak frequencies than savanna-dwelling individuals. Song dialects in this species most likely coincide with distributions of different sub-species that may be extending their ranges along highway BR-174 and the Rio Branco. Song characteristics in *T. musculus* did not vary with landscape type or the presence of a geographic barrier, but note type did vary somewhat with geographic distance. Song structure in the three study species exhibited different patterns of variation in relation to geographic distance, landscape type, and the presence of a geographic barrier. These results, using species in different families with unique evolutionary histories and distinct ecological requirements, show that patterns in song variation are complex and depend on a diversity of evolutionary and ecological factors.

Lista de Figuras

Figura 1: <i>Cyclarhis gujanensis</i>	7
Figura 2: <i>Saltator coerulescens</i>	8
Figura 3: <i>Troglodytes musculus</i>	9
Figura 4: A área de estudo cobre 1140 km, utilizando a rodovia BR-174 (linha preta) e suas imediações como transecto. Os nomes das localidades correspondentes às siglas do mapa e coordenadas geográficas são listados na Tabela 1. O domínio florestal (cinza claro) ocorre de Manaus (MAO) até o Parque Nacional do Viruá (VI) As savanas (manchas brancas), ocorrem a partir de Caracaraí (CA). No extremo norte do transecto existe mais um ponto classificado como pertencente ao domínio florestal: Pacaraima (PA). Ocorrem mudanças na topografia e características florísticas no estado de Roraima. O Rio Branco atravessa o transecto do estudo e a área pontilhada corresponde a Terra Indígena Waimiri-Atroari, onde não houve pontos de amostragem.....	10
Figura 5: Número de cantos de <i>Cyclarhis gujanensis</i> selecionados para análise por local de amostragem. O domínio florestal ocorre de Manaus ao Parque Nacional do Viruá e novamente em Pacaraima (pontos cinza escuro). As savanas de Roraima ocorrem a partir de Caracaraí, até Ponta da Serra (pontos cinza claro).....	13
Figura 6: Número de cantos de <i>Saltator coerulescens</i> selecionados para análise por local de amostragem. A espécie não foi registrada em um longo trecho: de Abonari ao Parque Nacional do Viruá (423 km), apesar do esforço de amostragem ter sido o mesmo que nos outros locais onde a espécie foi registrada.....	13
Figura 7: Número de cantos de <i>Troglodytes musculus</i> selecionados para análise por local de amostragem. Os pontos cinza escuro estão no domínio florestal, enquanto os pontos cinza claro pertencem às savanas de Roraima.....	14
Figura 8: (a) Canto de <i>Cyclarhis gujanensis</i> gravado na localidade ABRA: “1”, “2” e “3” são exemplos de inflexões da primeira nota (para maiores detalhes veja o tópico análise dos dados). (b) Canto gravado em Jundiá: “cc” corresponde à forma aproximadamente côncava da última inflexão da nota e “cx” à forma convexa.....	16
Figura 9: Cantos das três espécies, que diferem em complexidade: <i>Cyclarhis gujanensis</i> é a espécie com canto menos variável, enquanto em <i>Saltator coerulescens</i> e <i>Troglodytes musculus</i> os cantos apresentam mais tipos de notas.....	17
Figura 10: Exemplos de alguns tipos de notas do canto de <i>Saltator coerulescens</i> . Os números representam tipos de notas (a) Os cantos deste exemplo não apresentam notas com harmônicos e possuem menos tipos de notas. Neste outro exemplo (b) o canto possui notas de diversas formas e também ocorrem harmônicos (veja definição no texto).....	17

- Figura 11: Exemplos de alguns tipos de notas de *Troglodytes musculus*. O canto possui notas com formas simples como 3, 13 e 41, mas também formas complexas como 15, 21 e 32..... **18**
- Figura 12: Cantos de *Cyclarhis gujanensis* de seis diferentes localidades. As aves apresentam relativa uniformidade nos tipos de notas entre locais, mas o canto exibiu variação no número de notas (3-6). Por exemplo, o canto de Vila Equador é formado por três notas, enquanto em Ponta da Serra ocorrem seis notas. No entanto, a maioria dos cantos da amostra é constituída por quatro a cinco notas..... **21**
- Figura 13: Análise de Componente Principal (PCA) das variáveis quantitativas e qualitativas do canto de *Cyclarhis gujanensis*. Ocorre agrupamento de aves de diferentes paisagens (S) e (F) em função do número de notas (PCA1) e frequência maior do canto (PCA2)..... **22**
- Figura 14: Frequência maior do canto de *Cyclarhis gujanensis* foi diferente entre o ponto 14 e os pontos 2, 3, 7 e 15 (ANOVA: $F = 2,515$; $p = 0,005$)..... **23**
- Figura 15: Os pontos 11-15 pertencem ao domínio das savanas, enquanto os outros pontos pertencem ao domínio florestal. (a) Duração total do canto de *Cyclarhis gujanensis*: a duração do canto foi maior na savana do que em nas áreas florestadas ($t = -2,820$, $p = 0,006$). (b) Número de notas do canto: as aves de savana emitiram cantos com maior número de notas do que aves de paisagem florestal ($t = -3,174$, $p = 0,002$)..... **23**
- Figura 16: Análise de Componente Principal (PCA) do canto de *Saltator coerulescens*. Apesar de existirem alguns cantos savana (S) dispostos na periferia do gráfico, não é possível observar uma separação nítida entre os cantos gravados em domínio florestal (F) daqueles registrados em savana (S), pois existem muitos cantos de diferentes paisagens sobrepostos, à esquerda no gráfico..... **25**
- Figura 17: Ordenação direta dos tipos de notas de *Saltator coerulescens*. Os três primeiros gráficos, acima e a direita na figura, representam o dialeto “Amazonas”. Nestes locais o número de tipos de notas é mais restrito, aproximadamente metade dos tipos existentes no dialeto “Roraima”. Porém a abundância de muitos tipos de notas no dialeto Roraima é extremamente baixa, com a maioria dos tipos ocorrendo uma ou duas vezes na amostra..... **26**
- Figura 18: Cantos de *Saltator coerulescens* do dialeto “Amazonas”. Este dialeto é caracterizado por começar com uma série de notas assoviadas descendentes e a última nota mais longa: (a) canto gravado em Manaus, (b) canto gravado na Estação de Silvicultura e (c) canto gravado na ABRA..... **27**
- Figura 19: Cantos de *Saltator coerulescens* do dialeto “Roraima”. Neste dialeto ocorrem mais tipos de notas, frequentemente não “assoviadas”: (a) canto gravado em Caracará, (b) canto gravado em Mucajaí e (c) canto gravado em Ponta da Serra..... **28**
- Figura 20: A dissimilaridade entre a (a) estrutura do canto (Mantel; $R^2 = 0.0613$; $p = 0.001$) e (b) tipos de notas do canto de *Saltator coerulescens* (Mantel; $R^2 = 0.0437$; $p = 0.001$) aumentaram com a distância geográfica..... **29**

Figura 21: (a) Os cantos de *Saltator coerulescens* gravados na savana tiveram maiores valores de frequência maior do que os cantos gravados em vegetação florestal ($t = -7,608$; $p = 0,000$). (b) A frequência máxima também foi maior em aves de savana ($t = -2,666$; $p = 0,010$). Por outro lado, o número de notas assoviadas (c) foi maior nas gravações das aves de paisagem florestal do que nas de savana ($t = 3,517$; $p = 0,001$)..... **30**

Figura 22: Comparação do canto de *Troglodytes musculus* dos locais: ABRA, Abonari e Jundiá. Cada canto pertence a um indivíduo diferente. Os cantos de diferentes indivíduos dentro de um ponto variam tanto quanto entre pontos amostrais, evidenciando a ausência de uma estrutura comum compartilhada entre os indivíduos do mesmo ponto. Apesar de existirem elementos comuns no canto dentro e entre locais, o arranjo dos diferentes tipos de nota do canto varia muito..... **31**

Figura 23: Comparação do canto de *Troglodytes musculus* dos locais: Rorainópolis, Caracará e Pacaraima. Cada canto pertence a um indivíduo diferente. Da mesma forma que na figura 17, os cantos dentro de um ponto variaram tanto quanto entre pontos, evidenciando a ausência de uma estrutura comum compartilhada entre os indivíduos do mesmo local..... **32**

Figura 24: Análise de Componente Principal (PCA) das variáveis quantitativas do canto de *Troglodytes musculus*. As aves gravadas no domínio de floresta são representadas por “F”, enquanto as de savana são representadas por “S”. Note que aves de savana e floresta se misturam, sem definição de qualquer agrupamento por local, tipo de paisagem ou separação pela presença do Rio Branco..... **33**

Figura 25: Análise de Cluster Hierárquico para os tipos de notas de *Troglodytes musculus*. As siglas do lado esquerdo do gráfico referem aos pontos de amostragem (para maiores detalhes consulte a Tabela 2). Note que alguns pontos adjacentes se agruparam, evidenciando similaridade entre os tipos de notas destes locais..... **34**

Figura 26: Ordenação direta dos tipos de nota de *Troglodytes musculus* por local de amostragem. No eixo x estão os tipos de notas que apresentam diferença significativa entre locais, apontados pelos testes de ANOVA. A ordenação demonstra que a maioria dos tipos ocorre em baixa abundância e em poucos locais, apesar de existem alguns tipos mais frequentes como, por exemplo: T1, T8, T13 e T41..... **36**

Figura 27: Relação entre a média da proporção dos tipos de notas e distância geográfica do canto de *Troglodytes musculus*. A distância geográfica aumenta da esquerda para a direita no gráfico e diferentes locais correspondem a diferentes valores de distância. Nota 41 (a) e nota 24 (b) não mostraram relação com distância geográfica. As noas 25 (c) e 18 (d) tiveram a proporção diminuída com o aumento da distância geográfica. Já as notas 22 (e) e 33 (f) aumentaram sua proporção média conforme aumentou a distância geográfica..... **37**

Sumário

1. Introdução.....	1
2. Objetivos.....	5
2.1 <i>Geral</i>	5
2.2 <i>Específicos</i>	5
3. Hipóteses.....	5
4. Materiais e Métodos.....	6
4.1 <i>Espécies</i>	6
4.2 <i>Área de estudo</i>	9
4.3 <i>Delineamento amostral</i>	11
4.4 <i>Análise dos dados</i>	12
4.4.1 <i>Análises estatísticas exploratórias</i>	18
4.4.2 <i>Testes estatísticos</i>	19
5. Resultados.....	20
5.1 Ocorrência das espécies.....	20
5.2 <i>Cyclarhis gujanensis</i>	20
5.3 <i>Saltator coerulescens</i>	24
5.4 <i>Troglodytes musculus</i>	30
6. Discussão.....	40
6.1 O canto das espécies varia diferentemente na mesma escala de distância.....	40
6.2 O tipo de paisagem afeta parâmetros diferentes do canto das espécies.....	42
6.3 O Rio Branco não parece constituir barreira geográfica para as espécies.....	45
6.4 Considerações gerais.....	45
7. Conclusão.....	47
8. Referências Bibliográficas.....	48

1. Introdução

O canto nas aves é definido como um tipo de vocalização mais longa, com padrão bem definido e repetido e se refere primariamente a vocalizações de machos, sendo utilizado em contextos comportamentais bem específicos, geralmente associados à reprodução (atração de fêmeas) e a aquisição e manutenção de territórios (Catchpole e Slater, 1995; Gill, 1995). Da mesma forma que outros caracteres biológicos, o canto varia entre indivíduos de uma população e pode ser diferenciado também entre populações de uma espécie que ocupa regiões distintas (Slater, 1989).

Os estudos sobre canto são focados preferencialmente na Ordem Passeriformes que é dividida nas sub-ordens: Sub-Oscines e Oscines. Algumas espécies de aves Sub-Oscines são incapazes de aprender seu canto e por isso as diferenças vocais entre populações são associadas a variações genéticas (Kroodsma, 1984). Por outro lado, as aves Oscines desenvolvem seus cantos através de complexa interação entre genética e aprendizado (Baker e Cunningham, 1985) e como consequência do processo de aprendizagem, o canto dessas aves varia no tempo e no espaço (Slater, 1989). Frequentemente a variação geográfica no canto apresenta limites bem definidos, e geralmente ela é maior entre populações do que dentro de uma população (Mac Dougall-Shackleton, E. A. e Mac Dougall-Shackleton, S. 2001).

O termo "dialeto" foi adotado para a variação nas características do canto (padrão temporal ou a estrutura silábica, por exemplo) de aves Oscines de diferentes regiões (Lemon, 1967; Catchpole e Slater, 1995). Os padrões de variação no canto descritos são bastante diversos, e dependem, sobretudo, da região e da espécie em questão. A análise da estrutura do canto de *Zonotrichia leucophrys nuttalli*, nos Estados Unidos, por exemplo, detectou seis dialetos e os parâmetros do canto analisados variaram de forma brusca entre regiões, sugerindo que nesta espécie as diferenças vocais foram originadas em alopatria (Baker e Thompsom, 1985). Posteriormente, Cunningham e Baker (1987) investigaram a variação dentro de um desses dialetos e propuseram que o padrão microgeográfico encontrado pode ser resultado de aprendizado vocal e dispersão. Em *Zonotrichia leucophrys pugetensis*, uma espécie migratória, ocorrem dois temas em porções diferentes do canto: os elementos da porção média do canto se mantêm por centenas de quilômetros, enquanto a porção final trinada do canto exhibe variação, sendo possível reconhecer seis dialetos distintos (Baptista,

1977). Por outro lado, em *Carpodacus mexicanus*, uma espécie de tentilhão norte americana, a variação é clinal e o compartilhamento do tema do canto ocorre em escala microgeográfica, entre vizinhos de cada localidade (Bitterbaum e Baptista, 1979).

Características comportamentais, ecológicas, e fatores históricos que dirigem a evolução do canto variam muito entre espécies e têm influencia na formação e manutenção dos dialetos (Podos e Warren, no prelo). Dessa forma, encontrar relações causais para os dialetos em aves Oscines têm sido um desafio há décadas, uma vez que os padrões de variação geográfica no canto não coincidem entre elas. Dentre os fatores que podem afetar o surgimento e manutenção dos dialetos estão tipo de aprendizagem e o tempo requerido para a cristalização do canto (Baker e Cunningham, 1985). Algumas espécies aprendem durante um curto período de tempo, em estágios iniciais do desenvolvimento, enquanto outras são capazes de aprender durante períodos muito maiores, às vezes durante toda a vida (Beecher e Brenowitz, 2005). As diferenças no tempo de aprendizagem foram relacionadas, por exemplo, a diferenças no tamanho do repertório: aves que cristalizam o canto em estágios mais tardios do desenvolvimento têm repertórios de canto maiores, pois têm mais tempo de contato com outras aves que servem de modelos de cópia (também chamados de “tutores”). A densidade da população também tem influencia no tamanho do repertório. Kroodsma (1974) notou que populações mais densas de *Thryomanes bewicki* da Califórnia têm repertórios com mais frases do que as populações mais esparsas do Arizona, sugerindo que nas populações mais densas os machos dispõem de um grande número de modelos de canto para imitar (Kroodsma 1974, *apud* Kroodsma 1977).

Além do tipo de aprendizagem, outros fatores podem originar diferenças vocais entre populações de aves Oscines. O hábito migratório ou sedentário é responsável por diferenças no canto de sub-espécies de *Z. leucophrys*: na sub-espécie *Z. leucophrys nutalli*, que é sedentária e vive em regiões de baixa heterogeneidade ambiental, os machos imitam os cantos de outros com maior fidelidade do que na sub-espécie migratória *Z. leucophrys oriantha* que precisa migrar para ambientes menos hostis no inverno (Nelson *et al.*, 1995), sugerindo que os machos da sub-espécie *Z. leucophrys oriantha* possuem maior plasticidade na aprendizagem do canto. Da mesma forma, *Cistothorus platensis*, uma espécie migratória e seminômade, quando treinada com fitas modelo não imitou os cantos, mas improvisou e inventou; por outro lado, *Cistothorus palustris*, que é sedentária, reproduziu os cantos modelos com fidelidade (Kroodsma e Verner, 1978).

Fatores ecológicos também podem ter influência na modificação de parâmetros do canto. A “Hipótese de Adaptação Acústica”, formulada originalmente por Morton (1975) e

Hansen (1979), e testada posteriormente por vários autores (Rothstein e Fleischer, 1987; Wiley e Richards, 1982; Tubaro e Segura, 1994) estabelece que os cantos são estruturados para maximizar sua performance sob as barreiras do ambiente acústico que caracterizam o hábitat nativo da ave. Dessa forma, cantos de baixa frequência e com pouca repetição de sinais (notas) são favorecidos em ambientes fechados, como florestas, pois são mais eficientes em se propagar onde existe grande quantidade de superfícies dispersoras do som (Badyaev e Leaf, 1997; Doutrelant *et al.*, 1999). Por outro lado, cantos de frequência rápida e com elementos repetitivos são eficientes em ambientes mais abertos, onde não ocorrem tantas superfícies capazes de atrapalhar a transmissão do canto. Um estudo de modelagem para a hipótese de adaptação acústica demonstrou que em ambientes fechados, assovios produzem sinais de qualidade mais consistente do que trinados, sendo que o contrário verdadeiro para nos ambientes abertos (Brown e Handford, 1996). Os dialetos de canto em *Zonotrichia capensis* correspondem a diferenças no tipo de vegetação (Nottebohm, 1975; Handford, 1988; Handford e Loughheed, 1991). Já em *Zonotrichia leucophrys nutalli* não existe correlação entre o hábitat e dialetos de canto descritos para essa espécie (Baptista, 1975 *apud* Baptista, 1977).

Na região Neotropical, a maioria das espécies pertence à subordem Sub-Oscines (em que o canto é considerado inato) e, portanto, predominam abordagens que enfatizam o papel de barreiras geográficas (Cohn-Haft, 2000), estabelecem limites de distribuição para espécies simpátricas (Payne, 1986; Isler *et al.*, 1998) ou ainda testam a influência do ambiente acústico (Seddon, 2005; Lindel, 1996) na variação do canto dessas aves. No entanto, pouca atenção foi dispensada à variação no canto de aves Oscines no Neotrópico, especialmente na região Amazônica (Kroodsma *et al.*, 1996). Em conjunto, os estudos mencionados com essas aves fortalecem o papel da herança cultural na variação do canto para diferentes espécies, ocupando ambientes variados, mas também deixam claro que não existe um único padrão em relação à intensidade e escala de variação no canto.

O esforço para entender a variação geográfica no canto dos Oscines foi basicamente realizado nas zonas temperadas, que diferem muito da região Neotropical. Na zona temperada, a heterogeneidade ambiental é maior, ocorrem mais espécies migratórias e as populações dessas espécies tendem a ser mais densas, por apresentarem territórios menores (Terborgh, 1990). Portanto, nesses locais poderíamos esperar que a chance de encontro de indivíduos de populações diferentes fosse maior, e a ocorrência de dialetos locais, menos frequente. Na falta de evidências descritas, parece razoável esperar que na Amazônia a transmissão cultural seja menor, pois a maioria das espécies é sedentária e os territórios das

espécies são grandes em extensão (Stouffer, 2007), o que dificulta a influência do canto de aves de uma população sobre a outra. Deste modo, a diferenciação local de parâmetros vocais poderia ser mais evidente que a variação regional dessas mesmas características. Se dialetos ocorrem numa faixa contínua, sem barreira geográfica, e existem menos modelos de canto (indivíduos mais dispersos) isso deve promover um padrão diferenciado de canto para cada população local. Portanto, ao longo da distribuição da espécie, se existir dialetos, a diferenciação se tornaria sutil e gradativa. Se o padrão exposto acima se repete para várias espécies, isso pode sugerir que o processo de formação dos dialetos nessa área provavelmente é o mesmo.

Entretanto, na Amazônia a importância dos grandes rios atuando como limites à distribuição de várias taxa de aves é amplamente reconhecida (Haffer, 1972; Cracraft, 1988), e alguns estudos têm demonstrado que até mesmo rios menores podem separar populações da mesma espécie em suas margens opostas [Naka *et al.*, 2006; Sardelli, 2006; Fernandes (comunicação pessoal)]. A existência de diversos tipos de habitats associados ao Rio Branco é responsável pela presença de zonas de contato e também parece constituir uma importante barreira biogeográfica para aves Amazônicas. Por exemplo, *Capito auratus*, *M. haematonota* e *Tyranneutes stolzmanni* ocorrem a oeste do Rio Branco e são substituídas a leste, respectivamente, por *C. niger*, *M. gutturalis* e *T. virescens* (Naka *et al.*, 2006). Contudo, o Rio Branco parece não atuar como barreira a distribuição das espécies deste estudo (Blake, 1968; Paynter, 1970; Brewer, 2001). Aparentemente em lados opostos do rio ocorrem as mesmas subespécies e no caso em que ocorrem duas sub-espécies a distribuição delas não coincide com a presença do rio. Dessa forma, a identificação de dialetos dentro de uma área supostamente sem barreiras geográficas poderia fornecer indícios para estudos posteriores de genética de populações, que permitiriam estabelecer qual a contribuição da aprendizagem e da genética na variação vocal das populações dessas espécies.

Este estudo descreve a variação geográfica no canto de três espécies de aves Oscines em um gradiente latitudinal de 1140 km na região centro-norte da Amazônia. Foram testados os efeitos da distância geográfica, diferentes tipos de paisagem (floresta vs savana) e a influência de uma possível barreira geográfica (representada pelo Rio Branco), sobre o canto das espécies.

2. Objetivos

2.1 Geral:

Descrever o padrão de variação geográfica no canto de três espécies de aves Oscines ao longo de um transecto de 1140 km na região centro-norte da Amazônia.

2.2 Específicos:

- Caracterizar o repertório das três espécies.
- Caracterizar a variação vocal em cada espécie dentro e entre os pontos amostrais.
- Comparar os padrões geográficos de canto entre as espécies.

3. Hipóteses

O desenho experimental deste estudo permite testar a influência da distância geográfica, do tipo de paisagem e da presença de uma possível barreira geográfica no canto de três espécies de aves Oscines de ampla distribuição, testando as seguintes hipóteses:

H1: Populações contíguas da mesma espécie apresentam canto mais semelhante do que populações mais distantes, devido à capacidade de encontro dos indivíduos e da aprendizagem.

H2: O ambiente acústico tem influência em parâmetros do canto. Dessa forma, os parâmetros vocais são mais semelhantes em populações da mesma espécie que ocupam o mesmo tipo de paisagem do que entre populações de diferentes tipos de paisagem.

H3: O Rio Branco não separa populações vocalmente distintas da mesma espécie.

4. Materiais e Métodos

4.1 Espécies:

Três espécies pertencentes a diferentes famílias e, portanto, com características morfológicas, ecológicas e comportamentais distintas foram escolhidas a fim de comparar se a variação geográfica no canto ocorre de modo semelhante, o que poderia indicar um padrão geral de formação de dialetos para o centro-norte da Amazônia. A lista inicial de espécies incluía além de *Cyclarhis gujanensis*, *Saltator coerulescens* e *Troglodytes musculus* as espécies: *Thryothorus coraya*, *T. leucotis*, *Hylophilus muscicapinus* e *Ramphocelus carbo*, mas devido ao número de gravações de qualidade ser menor nessas espécies, elas foram excluídas nas análises das gravações.

* *Cyclarhis gujanensis* (Vireonidae): Tamanho: 16 cm (Figura 1). A distribuição estende-se do leste dos Andes à Argentina central, Uruguai, e até o sul do Brasil, aparentemente ausente na parte superior da Amazônia (Equador, Peru e noroeste do Brasil). Ocorre também do México ao Panamá. Habita o estrato médio é comum em uma variedade de habitats semi-abertos, em regiões de floresta úmida. Na Amazônia ocorre em capoeiras, bordas de floresta, e habitats associados à várzea, algumas vezes estendendo-se ao dossel da floresta. Tipicamente mais numeroso em regiões áridas e florestas de galeria. Insetívoro, mas às vezes consome também pequenos vertebrados como lagartixas (Sigrist, observação pessoal) e frutos de *Trema micrantha* ou *Schinus sp* (Sigrist, 2006). É uma espécie muito mais ouvida do que vista, e o canto caracteriza-se por uma curta e rica frase musical, usualmente repetida antes de outra, que também é repetida várias vezes e assim por diante (Ridgely & Tudor, 1989). A voz de *Cyclarhis gujanensis* é uma das que mais desperta atenção na região neotropical, e nota-se variação geográfica no seu fraseado. Porém existe semelhança básica em lugares tão distantes quanto México e sul do Brasil (Sick, 1997).



Figura 1: *Cyclarhis gujanensis*.

* *Saltator coerulescens* (Emberizidae): Tamanho: 20 cm (Figura 2). A distribuição vai do leste dos Andes ao sul, atravessando a Amazônia e Brasil Central, norte e leste da Bolívia, oeste do Paraguai até o norte da Argentina e extremo oeste do Uruguai e também no México e Costa Rica (Ridgely & Tudor, 1989). Ocorre em altitudes inferiores a 1000m e ocupa arbustos em regiões secas, e pastos com árvores escassas e capões de florestas secundárias em regiões úmidas. Prefere áreas de várzea ou mata ciliar, habita beiras de rios e campos, ocupando todos os estratos. É uma ave granívora e predadora de sementes (Sigrist, 2006) O canto varia geograficamente e é sempre musical. Há diferença no canto entre sexo, o casal pode cantar sincronizadamente e geralmente o canto consiste de 4 a 5 assovios fortes (Sick, 1997).



Figura 2: *Saltator coerulescens*.

* *Troglodytes musculus* (Troglodytidae): Tamanho: 12 cm (Figura 3). É distribuída em toda a América do Norte, Central e do Sul, Trinidad e Tobago e nas Antilhas (Ridgely & Tudor, 1989). Ocorre em praticamente todos os habitats abertos e semi-abertos e ocupa rapidamente clareiras em florestas e áreas de influência antrópica e não antrópica. Alimenta-se de insetos. O canto do macho tem estrofe curta, ininterrupta, com notas altas e intervalo curto e a fêmea responde com seqüência de tons roucos e monótonos (Sick, 1997).



Figura 3: *Troglodytes musculus*.

4.2 Área de Estudo

A área de estudo utilizou a rodovia BR-174 de Manaus até a fronteira com a Venezuela, totalizando 1140 km de transecto. Neste trecho, a paisagem passa do domínio de floresta úmida para o domínio de savanas, com uma faixa de transição próximo ao município de Caracaraí/RR. Em um trecho de 125 km ao longo da BR-174 não houve pontos de amostragem por causa de restrições legais de coletas na Terra Indígena Waimiri–Atroari (Figura 4).

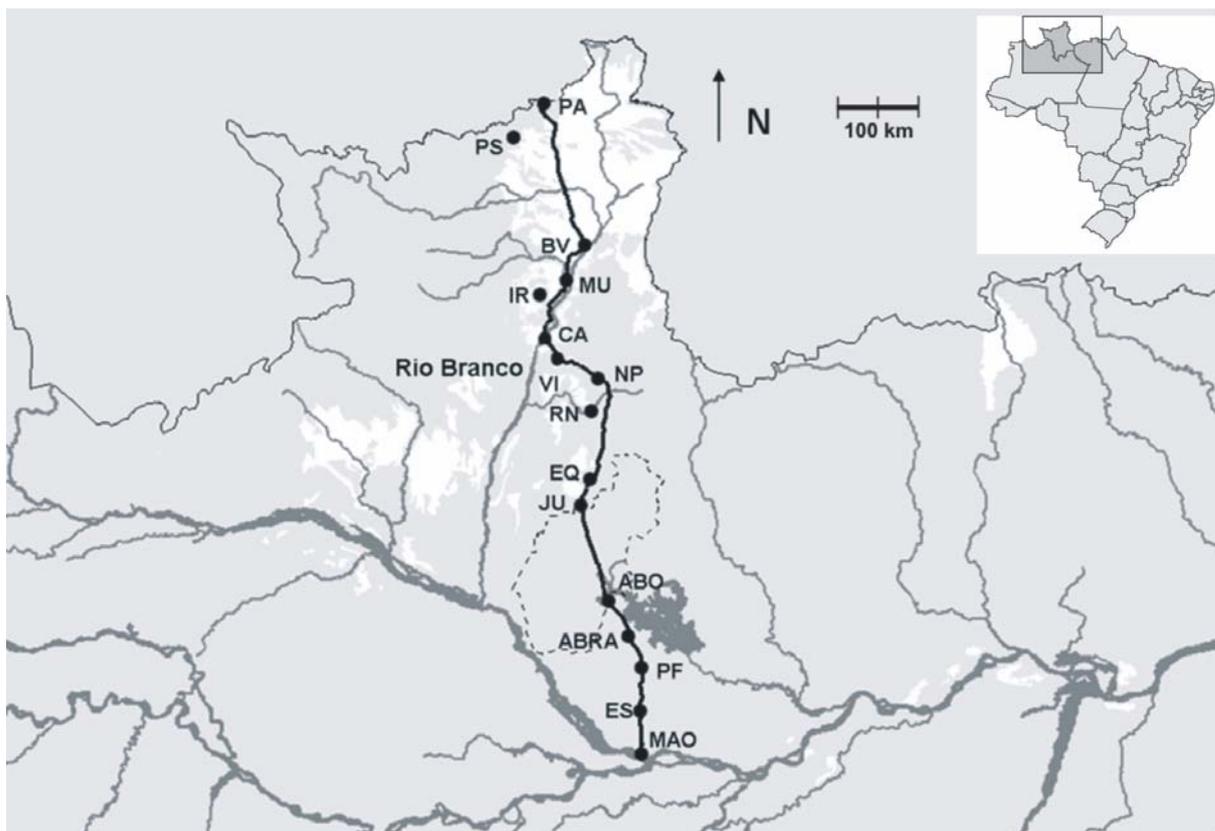


Figura 4. A área de estudo cobre 1140 km, utilizando a rodovia BR-174 (linha preta) e suas imediações como transecto. Os nomes das localidades correspondentes às siglas do mapa e coordenadas geográficas são listados na Tabela 1. O domínio florestal (cinza claro) ocorre de Manaus (MAO) até o Parque Nacional do Viruá (VI). As savanas (manchas brancas), ocorrem a partir de Caracaraí (CA). No extremo norte do transecto existe mais um ponto classificado como pertencente ao domínio florestal: Pacaraima (PA). Ocorrem mudanças na topografia e características florísticas no estado de Roraima. O Rio Branco atravessa o transecto do estudo e a área pontilhada corresponde a Terra Indígena Waimiri-Atroari, onde não houve pontos de amostragem.

Na região correspondente ao estado do Amazonas, a vegetação predominante é floresta primária de Terra Firme e floresta secundária nas áreas do entorno da BR-174. Roraima pode ser dividido em dois domínios ecológicos distintos: savanas e floresta úmida do domínio Amazônico (Terra Firme). Diferentes níveis de precipitação coincidem com esses domínios: nas florestas úmidas a precipitação anual é maior que 2000 mm, enquanto nas savanas chove menos de 1700 mm, geralmente concentrada num período de 100 a 130 dias (Barbosa, 1997).

As florestas de Terra Firme ocorrem em baixas altitudes (<600m) e são ricas em espécies de plantas, tem alta biomassa de árvores e o dossel atinge de 20-35m, com árvores emergentes de 35-40m. As savanas de maneira geral são classificadas como formações xerofíticas, dominadas por plantas herbáceas. O dossel é mais baixo (10-15m) com árvores de DAP (diâmetro a altura do peito) inferior ao da floresta úmida. Dentro das savanas existem áreas de floresta seca e de mata de galeria, e em regiões inundadas sazonalmente com pouca

drenagem ocorrem capões de *Mauritia flexuosa*, conhecidos localmente como buritizais (Naka *et al.*, 2006).

4.3 Delineamento amostral

A fim de captar variação na estrutura do canto em escala macrogeográfica, dentro de um mesmo tipo de paisagem e entre diferentes domínios de paisagem, foram estabelecidos 16 pontos amostrais ao longo do transecto de 1140 km (Fig. 4), com distância média de 76 km de um ponto a outro, variando de 30 a 260 km. A classificação dos tipos de paisagem foi baseada em imagens de satélite e confirmada visualmente no campo. Entre os dois tipos de paisagem, 11 pontos foram amostrados em áreas de floresta e 5 em áreas de savana (Tabela 1). Cada local de amostragem foi georeferenciado para análises posteriores do efeito de distância geográfica sobre os parâmetros do canto. Os pontos ao norte de Caracará (12-16) estão na margem direita do Rio Branco, enquanto os pontos ao sul (1-11) correspondem à margem esquerda do rio (Tab.1 e Fig. 4).

Tabela 1: Nome dos locais e coordenadas geográficas dos pontos de amostragem.

Local de Amostragem (Abreviatura)	Coordenadas geográficas	Ponto	Distância de Manaus (Km)
Manaus (MAO)	3° 08' S, 60° 01' O	1	0
Estação de Silvicultura (ES)	2° 35' S, 60° 02' O	2	45
Presidente Figueiredo (PF)	2° 05' S, 60° 00' O	3	107
Aldeia Bioregional da Amazônia (ABRA)	1° 45' S, 60° 08' O	4	144
Abonari (ABO)	1° 18' S, 60° 24' O	5	202
Jundiá (JU)	0° 12' S, 60° 45' O	6	330
Vila Equador (EQ)	0° 05' N, 60° 33' O	7	366
Rorainópolis (RN)	0° 57' N, 60° 25' O	8	465
Novo paraíso (NP)	1° 17' N, 60° 31' O	9	500
Parque Nacional do Viruá (VI)	1° 45' N, 61° 08' O	10	595
Caracará (CA)	1° 28' N, 60° 58' O	11	625
Vila Iracema (IR)	2° 15' N, 61° 11' O	12	667
Mucajaí (MU)	2° 26' N, 60° 53' O	13	705
Boa Vista (BV)	2° 51' N, 60° 40' O	14	780
Ponta da Serra (PS)	3° 66' N, 60° 89' O	15	880
Pacaraima (PA)	4° 29' N, 60° 08' O	16	1140

As espécies foram gravadas em áreas relativamente próximas à rodovia, mas também em locais mais distantes como ramais (estradas menores) perpendiculares à estrada, que não ultrapassavam 5 km de distância. As vocalizações foram registradas com gravador Sony TCM 5000 EV e microfone direcional Sennheiser ME 66. A maioria das gravações foi realizada

durante a manhã: das 5h30 às 10h30 e gravações adicionais foram feitas das 15h 30 às 17h30. Os indivíduos foram localizados por busca ativa nos tipos de ambientes preferidos pelas espécies e a maior parte deles foi reconhecida inicialmente pelo canto. A fim de evitar gravar mais de uma vez o mesmo indivíduo a distância mínima de 200m foi estabelecida como limite para as gravações serem consideradas independentes. Todas as gravações foram depositadas no acervo sonoro da Coleção de Aves do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia.

4.4 Análise dos dados

As gravações foram convertidas do formato analógico para o digital utilizando o Edirol Audiodcapture UA-5 e o software ADOBE AUDITION 1.0 (Adobe, 1992-2003) com 16 bits de resolução e 44.1 kHz de taxa de amostragem. Todas as gravações analisadas foram emitidas espontaneamente pelos indivíduos, sem o uso de “*playback*” (emissão da gravação da voz da espécie) para estímulo e atração dos indivíduos.

O tipo de vocalização conhecido como canto, na maioria das aves, é reconhecido pelo contexto comportamental associado e também por ser mais complexo que os apelos. Particularmente nas espécies deste estudo, o canto é muito característico e perfeitamente distinguível de outros tipos de vocalizações. Os critérios de seleção dos cantos para as análises foram: ausência de sobreposição de outro canto na gravação, menor quantidade de ruídos de fundo e melhor definição das notas no audiospectrograma. Algumas aves emitiram mais de um tipo de canto e nesse caso foram selecionados todos os diferentes tipos de canto emitidos pelo indivíduo, para melhor caracterização do repertório das espécies (figs. 5-7). Quando vários cantos do mesmo tipo apareciam em seqüência, foi escolhido o canto intermediário da seqüência da amostra, seguindo os critérios de qualidade expostos acima.

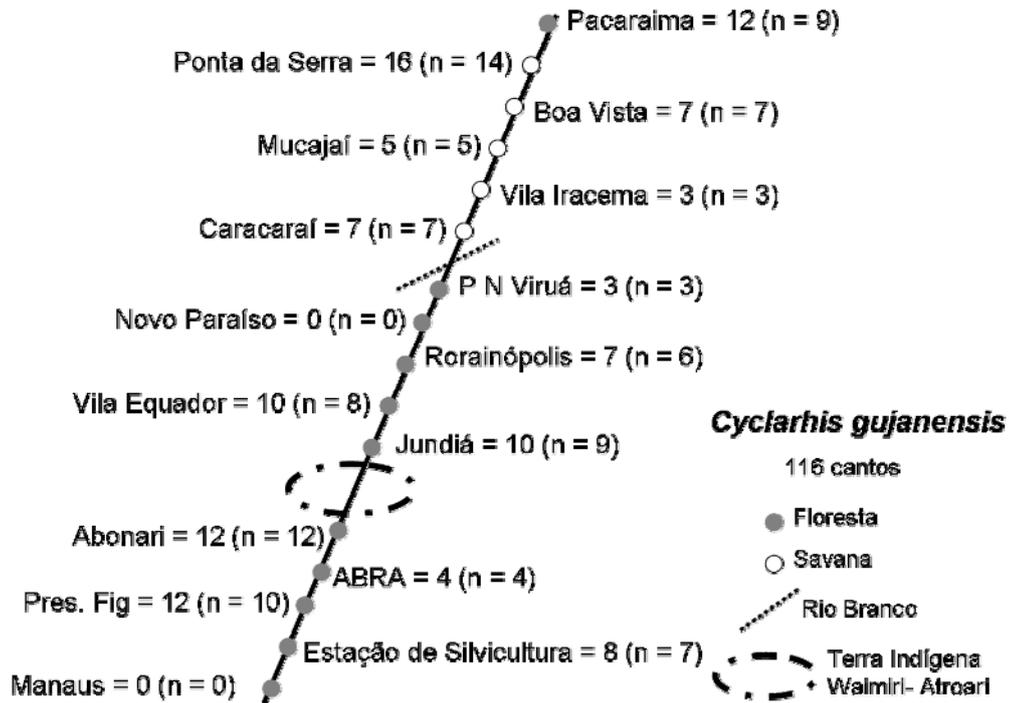


Figura 5: Número de cantos de *Cyclarhis gujanensis* selecionados para análise por local de amostragem. O domínio florestal ocorre de Manaus ao Parque Nacional do Viruá e novamente em Pacaraima (pontos cinza). As savanas de Roraima ocorrem a partir de Caracaraí, até Ponta da Serra (pontos brancos).

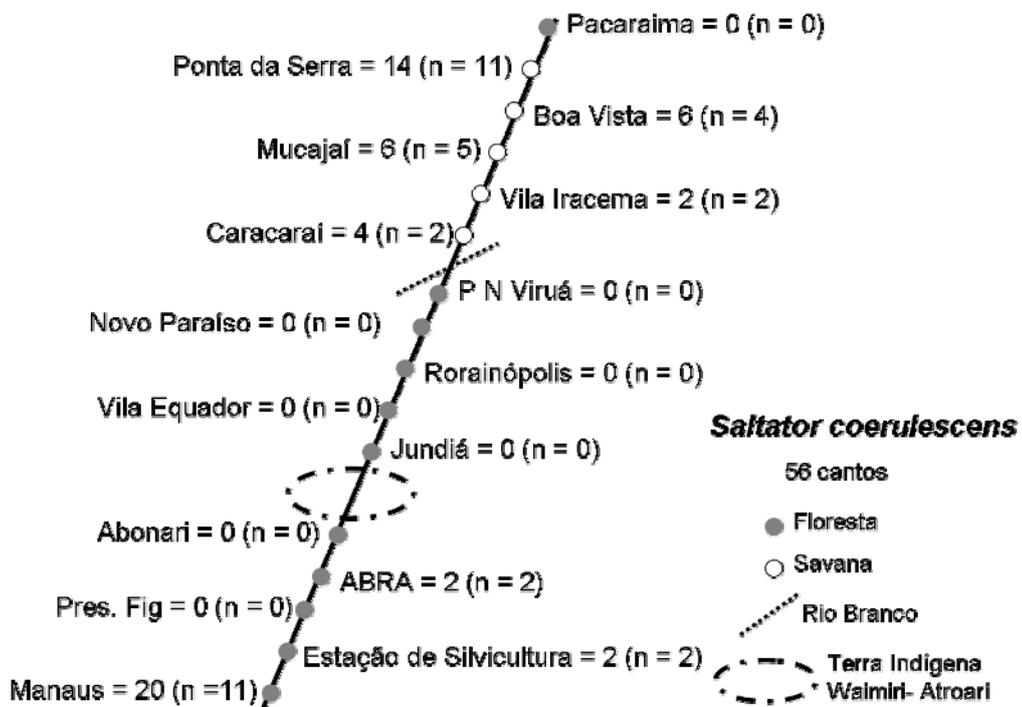


Figura 6: Número de cantos de *Saltator coerulescens* selecionados para análise por local de amostragem. A espécie não foi registrada em um longo trecho: de Abonari ao Parque Nacional do Viruá (423 km), apesar do esforço de amostragem ter sido o mesmo que nos outros locais onde a espécie foi registrada.

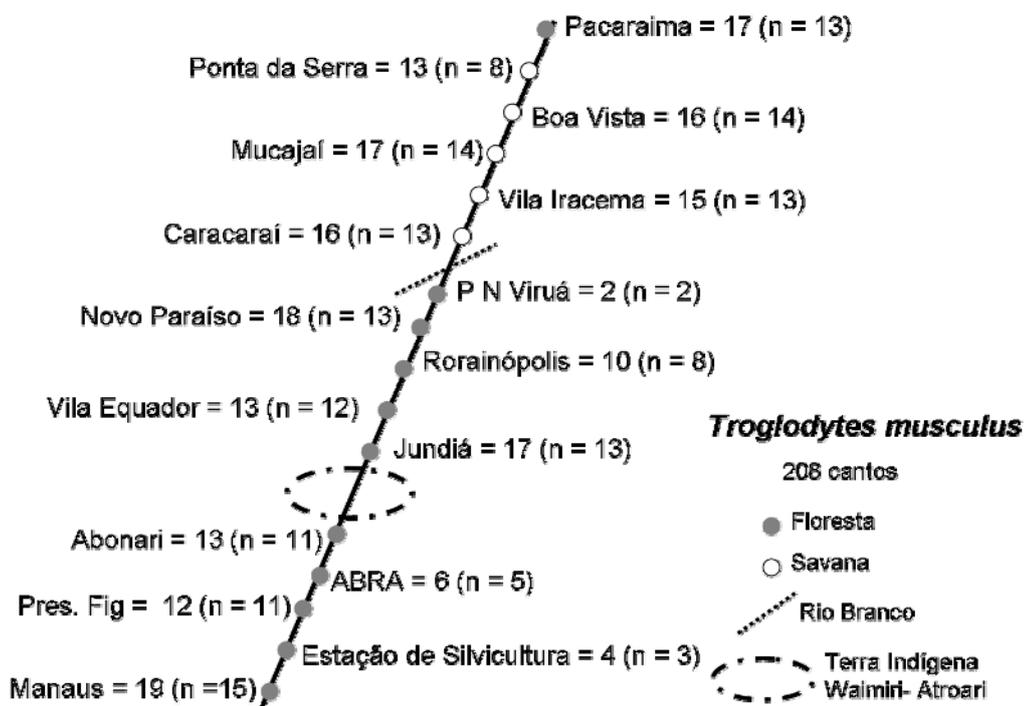


Figura 7: Número de cantos de *Troglodytes musculus* selecionados para análise por local de amostragem. Os pontos cinza estão no domínio florestal, enquanto os pontos brancos pertencem às savanas de Roraima.

As variáveis do canto foram medidas no software RAVEN 1.2 (Cornell Laboratory of Ornithology, 2003-2004) através do audioespectrograma (também chamado “sonograma”), um gráfico que exprime a frequência (kHz) no eixo y e o tempo (s) no eixo x. Todos os sonogramas foram gerados com as configurações: Window = Hamm, 3dB Filter Bandwidth = 124 HZ, DFT size = 512.

Inspeção visual dos sonogramas dos cantos de todos os indivíduos das três espécies foi realizada inicialmente, antes da escolha dos parâmetros a serem medidos nos sonogramas. Dentre uma grande quantidade de variáveis possíveis de serem medidas, foram selecionadas as que permitiam o maior número de distinções entre cantos de diferentes indivíduos, ou seja, as variáveis aparentemente mais informativas. Os cantos das três espécies não são homólogos em estrutura e por isso foram estabelecidos diferentes critérios na escolha dos parâmetros do canto para cada espécie. Os seguintes parâmetros quantitativos foram medidos nos sonogramas em comum para as três espécies: frequência maior e menor (kHz), frequência máxima (é a frequência de maior amplitude do canto, conhecida também como “*peak frequency*”), duração total do canto (segundos) e número de notas por canto (Tabela 2). Nota

foi definida como um traço contínuo no sonograma sem interrupção maior que 10 milissegundos (adaptado de Nelson, 1989). Para *Cyclarhis gujanensis* e *Saltator coerulescens* foi criado um parâmetro quantitativo adicional: número de inflexões da nota, definido como o número de vezes que as notas mudaram de direção em relação ao eixo y (Figura 8a).

Tabela 2: Lista das variáveis do canto quantitativas e qualitativas analisadas em cada espécie.

Variáveis quantitativas	Abreviatura	Espécie
Frequência maior	Fma	todas
Frequência menor	Fme	todas
Frequência máxima	Fmx	todas
Duração total do canto	Dt	todas
Número de notas do canto	Nn	todas
Número de inflexões da nota	Ni	<i>C. gujanensis</i>
Variáveis qualitativas		
Forma da última inflexão da nota		<i>C. gujanensis</i> , <i>S. coerulescens</i>
Tipos de notas		<i>S. coerulescens</i> , <i>T. musculus</i>

Além dos parâmetros quantitativos, a estrutura do canto pode ser analisada quanto a seus aspectos qualitativos, como a forma das notas. O canto das três espécies é facilmente categorizado numa hierarquia em relação à complexidade dessas formas (Figura 9). *Cyclarhis gujanensis* possui o canto mais simples com pouquíssima variação na forma das notas. Uma característica variável (além do número de inflexões por nota) é a forma da última inflexão de cada nota: côncava ou convexa—isto é se a nota termina com inflexão para cima ou para baixo (Figura 8b). O canto de *C. gujanensis* não apresenta notas com harmônicos, que são variações da frequência fundamental das notas e aparecem nos sonogramas como sinais mais fracos ou distorcidos próximo das notas. Porém no canto de *S. coerulescens* e *T. musculus* os harmônicos estão presentes, mas foram excluídos das análises.

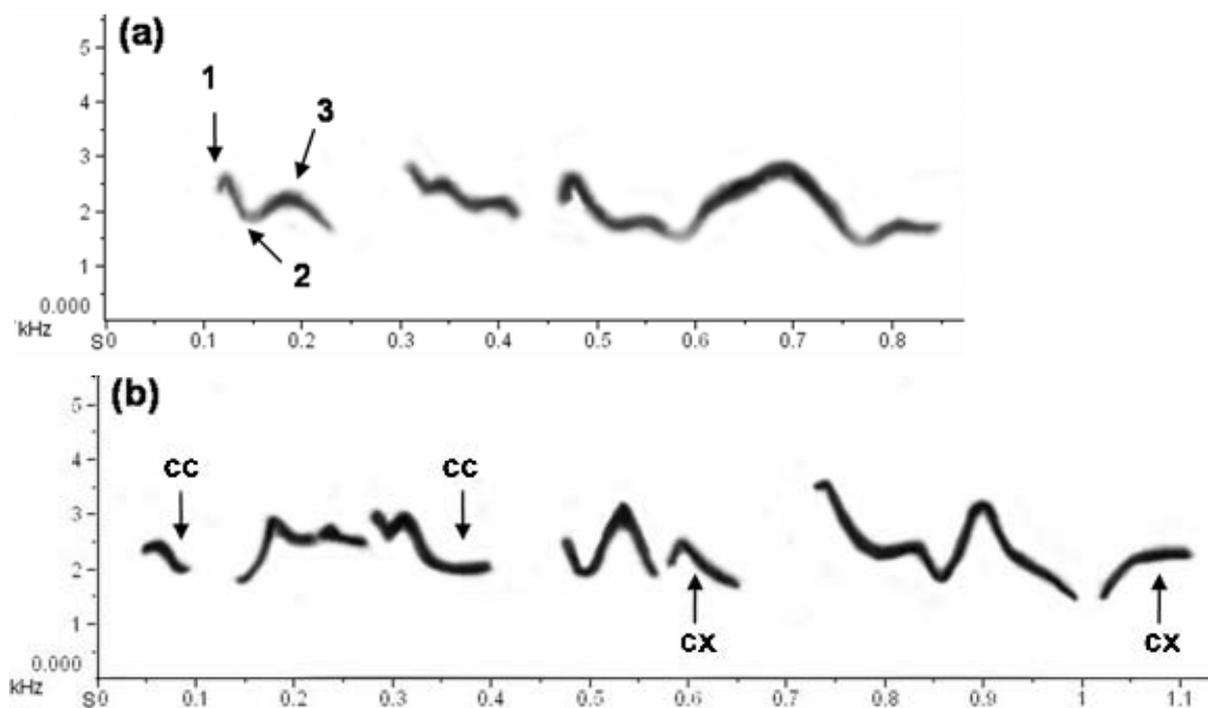


Figura 8: (a) Canto de *Cyclarhis gujanensis* gravado na localidade ABRA: “1”, “2” e “3” são exemplos de inflexões da primeira nota (para maiores detalhes veja o tópico análise dos dados). (b) Canto gravado em Jundiá: “cc” corresponde à forma aproximadamente côncava da última inflexão da nota e “cx” à forma convexa.

Em *S. coerulescens* existe maior variação nos tipos de notas, e por isso, além desta classificação das inflexões das notas, foi criada também uma classificação para a forma de todos os tipos de nota (Figura 10). Para *T. musculus* foi utilizada somente a classificação quanto à forma dos tipos das notas, uma vez que nesta espécie as notas são muito mais complexas e variáveis que nas outras duas espécies e assim não foi considerado útil incluir a classificação da forma da última inflexão de cada nota como caráter qualitativo (Figura 11). A numeração dos tipos de notas das diferentes é independente. Por exemplo, a nota “tipo 9” em *Troglodytes musculus* não corresponde a nota “tipo 9” em *Saltator coerulescens* e o mesmo ocorre para todos os outros tipos de notas classificados.

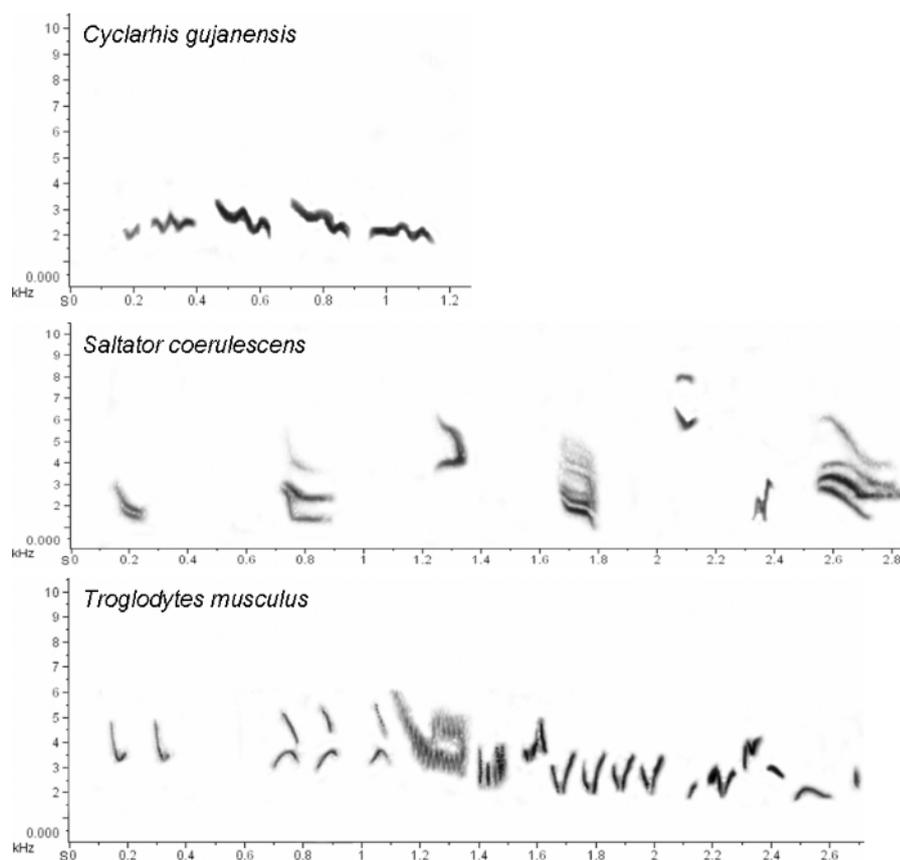


Figura 9: Cantos das três espécies, que diferem em complexidade: *Cyclarhis gujanensis* é a espécie com canto menos variável, enquanto em *Saltator coerulescens* e *Troglodytes musculus* os cantos apresentam mais tipos de notas.

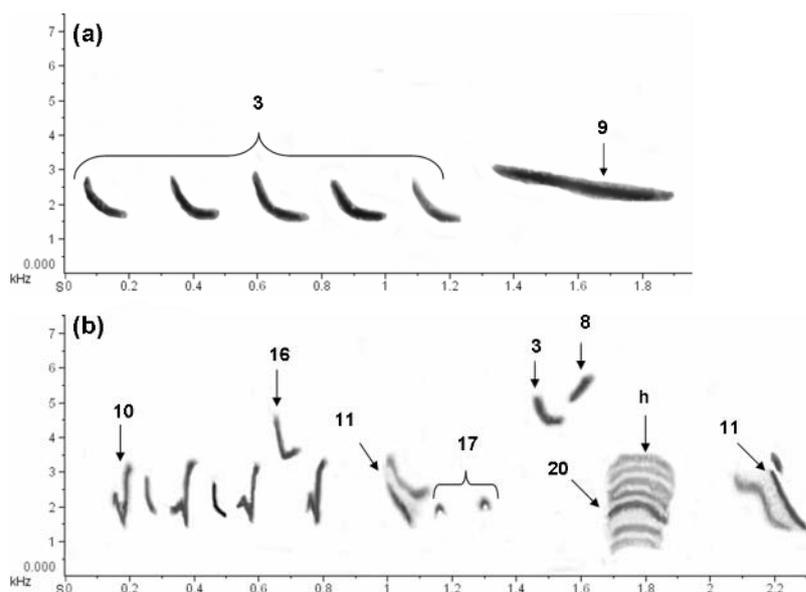


Figura 10: Exemplos de alguns tipos de notas do canto de *Saltator coerulescens*. Os números representam tipos de notas (a) Os cantos deste exemplo não apresentam notas com harmônicos e possuem menos tipos de notas. Neste outro exemplo (b) o canto possui notas de diversas formas e também ocorrem harmônicos (veja definição no texto).

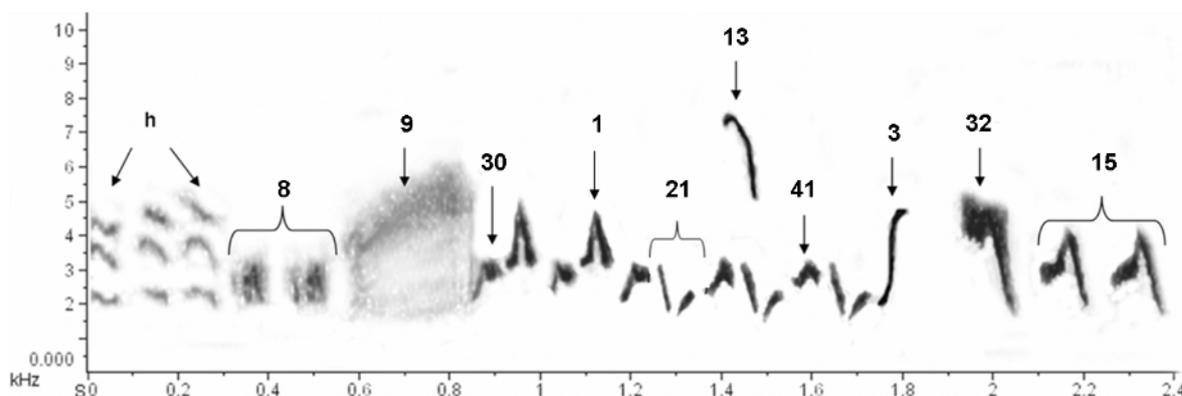


Figura 11: Exemplos de alguns tipos de notas de *Trogodytes musculus*. O canto possui notas com formas simples como 3, 13 e 41, mas também formas complexas como 15, 21 e 32.

4.4.1 Análises estatísticas exploratórias

Análise de Componente Principal (PCA) utilizando o software PC-ORD (McCune & Mefford, 1999) foi aplicada aos dados para resumir as informações sobre as variáveis quantitativas do canto das três espécies. Essa técnica de ordenação indireta constrói uma variável teórica, a partir de muitas variáveis reais buscando representar o eixo que melhor explica a distribuição dos dados (Jongman *et al.*, 1995). O PCA usa o método de distância euclidiana para estabelecer as posições das amostras (no caso deste estudo uma amostra corresponde a um canto de um indivíduo) e assim determinar qual é o eixo principal. Os parâmetros quantitativos do canto variam de forma linear, e por isso, o PCA se mostra um bom método investigativo para maximizar a percepção de padrões nos cantos.

Devido ao canto de *C. gujanensis* ser mais simples e pouco variável entre locais, foram incluídas as variáveis quantitativas e qualitativas de todas as notas na PCA. No caso de *S. coerulescens*, foram incluídas somente as variáveis quantitativas e o número de notas do canto, excluindo os valores das notas individuais. Isso feito porque os cantos são muito distintos de uma região para outra e um pequeno número de variáveis na PCA já seria suficiente para representar bem essa diferença. Para o canto de *T. musculus* foi gerada PCA com as cinco variáveis do canto quantitativas, uma vez que este canto é muito complexo e a inclusão de informações quantitativas para cada nota individualmente não traria informação valiosa e poderia, ao contrário, introduzir ruído nas análises pelo excesso de variáveis.

Análise de Cluster foi aplicada à matriz dos tipos de notas de *T. musculus* (“average”-método de ligação e “distância euclidiana”-como medida de distância), com a finalidade de

agrupar os locais mais similares em relação aos tipos de notas e detectar o efeito da distância geográfica sobre o compartilhamento desses elementos do canto.

A contribuição relativa de cada tipo de nota na amostra do canto de *S. coerulescens* e *T. musculus* foi estimada por ordenação direta com dados de abundância dos tipos por local, utilizando o software COMUNIDATA (Dias, 2006).

4.4.2 Testes estatísticos

Os testes estatísticos foram realizados com o software SYSTAT 8.0 (Wilkinson, 1990), exceto o Teste de Mantel que foi feito com auxílio do PC-ORD (McCune e Mefford, 1999). Para as três espécies foram realizados testes de ANOVA e teste à posteriori de Tukey com as variáveis mais informativas apontadas pela PCA de cada espécie, a fim de detectar se existe diferença nessas variáveis entre os locais. Regressão simples com a média da proporção local para cada tipo de nota foi usada para testar o efeito da distância geográfica sobre os tipos de notas de *T. musculus* e as probabilidades foram consideradas com correção de Bonferroni.

A correlação entre a estrutura do canto e distância geográfica foi verificada utilizando Teste de Mantel. Neste teste uma comparação entre duas matrizes é feita utilizando princípios de permutação ou randomização dos elementos dessas matrizes (Legendre, 1998). Uma matriz é relacionada aos parâmetros do canto, enquanto a outra aos valores de distância geográfica. Dados quantitativos do canto foram utilizados para as matrizes das três espécies. Além disso, em *S. coerulescens* e *T. musculus* foram feitos Testes de Mantel também para os tipos de notas. Distância euclidiana foi escolhida como medida de distância para os parâmetros quantitativos do canto e índice de similaridade de Jaccard para as matrizes dos tipos de notas.

A influência do tipo de paisagem predominante e a presença do Rio Branco (possivelmente atuando como barreira geográfica) sobre os parâmetros quantitativos dos cantos das três espécies foram investigadas utilizando Testes *t* com as variáveis: frequência maior, frequência máxima, duração total do canto e número de notas do canto.

5. Resultados

5.1 Ocorrência das espécies

Das três espécies do estudo, duas estiveram presentes na maioria dos pontos de amostragem. *Cyclarhis gujanensis* foi registrado em 14, dos 16 pontos amostrais. Por outro lado *S. coerulescens* ocorreu somente em metade dos locais de amostragem, apesar do mesmo esforço mínimo amostral ter sido empregado em todos eles. *Saltator coerulescens* foi encontrado em três pontos amostrais até 144 km ao norte de Manaus (ABRA- ponto 4). Depois deste ponto a espécie não foi detectada e só reapareceu no transecto em Caracaraí (ponto11), 423 km distante do último registro. A partir deste local, a espécie foi registrada nos 4 pontos amostrais subseqüentes (ponto 12-15), mas não foi encontrada no ponto 16 que representa o extremo norte do transecto (Fig. 4). *Troglodytes musculus* foi a espécie mais abundante e encontrada com facilidade em todos os pontos de amostragem. (figs. 2-4; Tab. 1)

5.2 *Cyclarhis gujanensis*

Foram analisados 116 cantos de *C. gujanensis* de 104 indivíduos, dos quais 92 (88,5%) cantaram somente um tipo e 12 (11,5%) cantaram dois tipos de canto. Essa espécie foi encontrada quase sempre no estrato médio (5-10 m) ou alto (>10m) de capões de mata secundária, bordas de mata primária e mata ripária. O canto de *C. gujanensis* foi facilmente detectado a longas distâncias, pois as aves emitem vários cantos em seqüência e o canto tem uma intensidade alta (volume), destacando-se no ambiente.

A inspeção visual dos cantos a priori, não apresentou diferenças na forma das notas entre locais, demonstrando relativa uniformidade no canto ao longo da área de estudo (Figura 12). O canto exibiu variação no número de notas (3-6) entre locais. Por exemplo, o canto de Vila Equador é formado por três notas, enquanto em Ponta da Serra ocorreram seis notas. No entanto, a maioria dos cantos da amostra é constituída por quatro a cinco notas e tem duração aproximada de 1 segundo (Fig. 12).

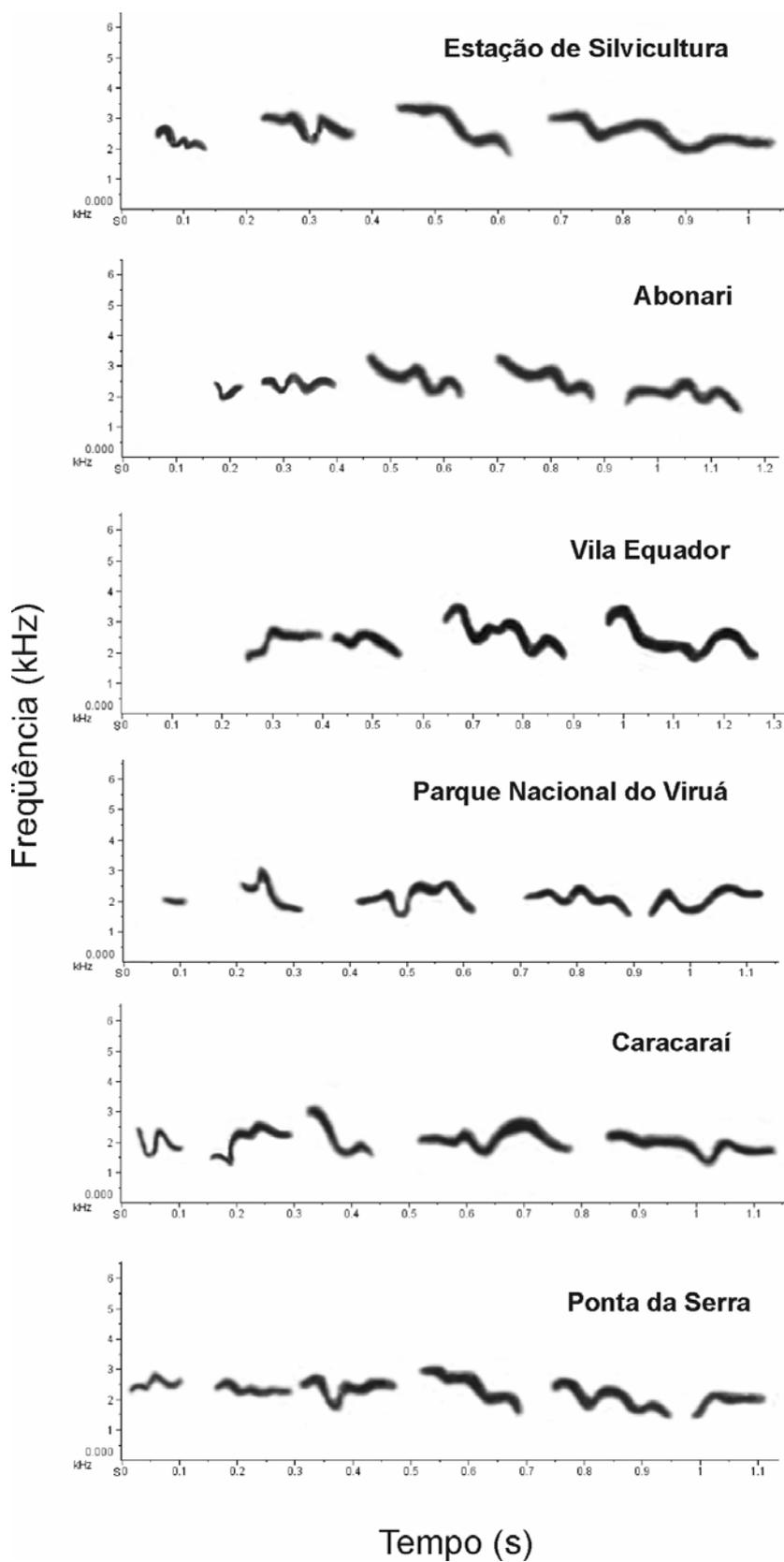


Figura 12: Cantos de *Cyclarhis gujanensis* de seis diferentes localidades. As aves apresentam relativa uniformidade nos tipos de notas entre locais, mas o canto exibiu variação no número de notas (3-6). Por exemplo, o canto de Vila Equador é formado por três notas, enquanto em Ponta da Serra ocorrem 6 notas. No entanto, a maioria dos cantos da amostra é constituída por quatro a cinco notas.

A ordenação do canto através da PCA destacou cinco grupos, mas os indivíduos de paisagem florestal foram agrupados junto aos de savana, indicando que não existem formas de canto predominantes de acordo com o domínio de paisagem para esta espécie (Figura 13). O primeiro eixo da PCA explicou somente 24,17% da variação nos dados, enquanto o segundo eixo explicou 13,63%. O número de notas foi a variável que mais contribuiu para a construção do eixo 1 (eigenvector = 0,261), enquanto a frequência maior foi a que mais contribuiu para o eixo 2 (eigenvector = 0,290). A forma das notas se manteve semelhante tanto em escala microgeográfica (dentro de um ponto amostral), como em macrogeográfica (entre pontos amostrais mais distantes), e a análise das características quantitativas e qualitativas do canto (Tab. 2) confirmou a ausência de variação geográfica pelo efeito de distância (Mantel: $R^2 = 0,000$; $p = 0,296$).

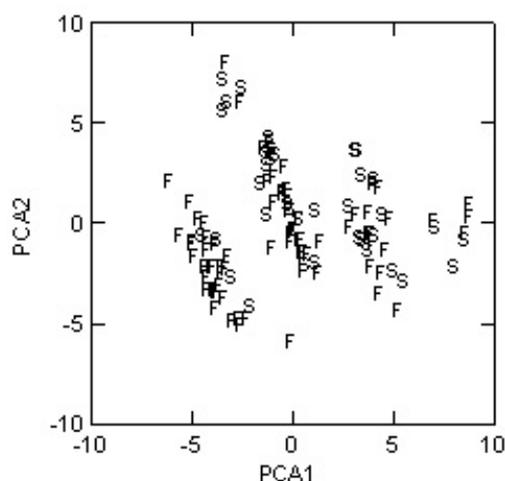


Figura 13: Análise de Componente Principal (PCA) das variáveis quantitativas e qualitativas do canto de *Cyclarhis gujanensis*. Ocorre agrupamento de aves de diferentes paisagens (S) e (F) em função do número de notas (PCA1) e frequência maior do canto (PCA2).

Dois parâmetros quantitativos do canto de *C. gujanensis* variaram entre os locais de amostragem: frequência maior (ANOVA: $F = 2,515$; $p = 0,005$; $GL = 13$) e o número de notas do canto (ANOVA: $F = 3,070$; $p = 0,001$; $GL = 13$). Os cantos gravados em Boa Vista (ponto 14) apresentaram maiores valores de frequência maior, sendo que o teste de Tukey detectou diferença significativa em relação a Estação da Silvicultura (ponto 2; $p = 0,005$), Presidente Figueiredo (ponto 3; $p = 0,028$), Vila Equador (ponto 7; $p = 0,014$) e Ponta da Serra (ponto 15; $p = 0,041$). (Figura14). O número de notas foi maior em Ponta da Serra, quando

comparado com Presidente Figueiredo (ponto 3; $p = 0,001$), ABRA (ponto 4; $p = 0,004$) e Vila Equador (ponto 7; $p = 0,004$) (Figura 15b).

Apesar da diferença na frequência maior ter ocorrido quase sempre entre pontos classificados como savana e pontos pertencentes à paisagem florestal, quando todos os pontos foram agrupados para testar o efeito do tipo de vegetação, esta variável não mostrou diferença entre os domínios de paisagem ($t = -1,683$; $p = 0,095$) (Figura 14). Da mesma forma, a frequência máxima do canto não variou entre os tipos de paisagem ($t = -0,389$; $p = 0,698$). Por outro lado, a duração do canto e o número de notas mudaram com a paisagem. As aves gravadas na savana tiveram cantos com maior duração ($t = -2,820$; $p = 0,006$) e número de notas ($t = -3,174$; $p = 0,002$) do que as aves gravadas no domínio de floresta (Fig. 15 a-b).

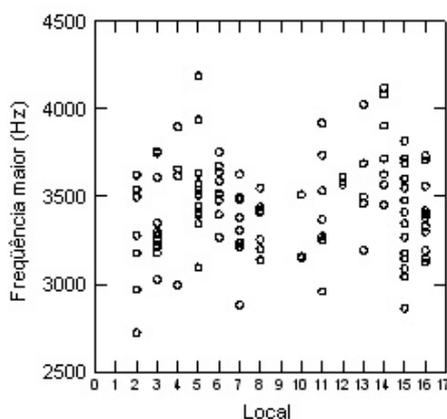


Figura 14: Frequência maior do canto de *Cyclarhis gujanensis* foi diferente entre o ponto 14 e os pontos 2, 3, 7 e 15 (ANOVA: $F = 2,515$; $p = 0,005$).

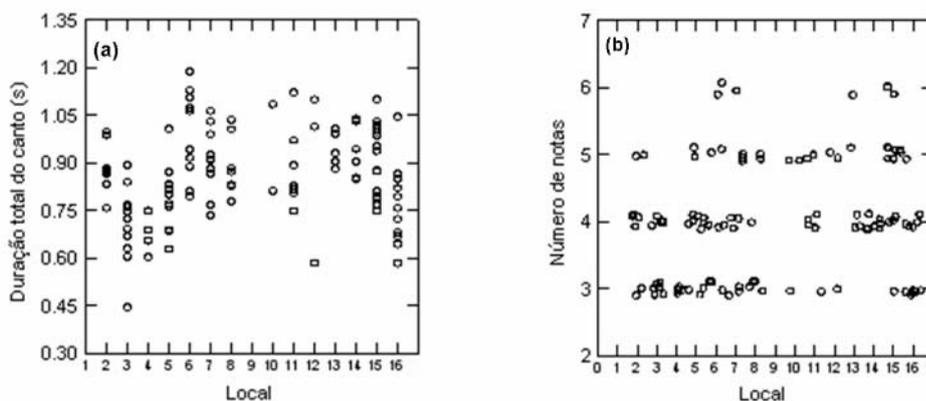


Figura 15: Os pontos 11-15 pertencem ao domínio das savanas, enquanto os outros pontos pertencem ao domínio florestal. (a) Duração total do canto de *Cyclarhis gujanensis*: a duração do canto foi maior na savana do que em nas áreas florestadas ($t = -2,820$; $p = 0,006$). (b) Número de notas do canto: as aves de savana emitiram cantos com maior número de notas do que as aves de paisagem florestal ($t = -3,174$; $p = 0,002$)

O Rio Branco separou populações vocalmente distintas de *C. gujanensis* somente em relação ao número de notas do canto. Na margem direita do rio, os indivíduos gravados cantaram com maior número de notas do que na margem esquerda. As demais variáveis consideradas não demonstraram diferença em margens opostas rio (Tabela 3).

Tabela 3: Resultado dos Testes *t* com variáveis quantitativas do canto de *Cyclarhis gujanensis*.

Variável	<i>t</i>	<i>p</i>
Frequência maior (Hz)	-1,556	0,122
Frequência máxima (Hz)	1,069	0,287
Duração do canto (s)	-1,373	0,172
Número de notas	-2,366	0,002 *

5.3 *Saltator coerulescens*

Um total de 56 cantos foi analisado de 39 indivíduos. Nas áreas classificadas como pertencentes ao domínio florestal, os pássaros foram encontrados em bordas de floresta secundária, e na região das savanas sempre foram registrados em matas associadas a rios, ou capões de mata próximos a pastos (em ramais da BR-174). A maior parte dos indivíduos foi gravada no estrato baixo ou médio (5-15m). A existência de diferenças no canto da espécie é evidente em uma primeira audição no campo em diferentes regiões. Nos pontos 1, 2 e 4 (floresta) foram gravadas 15 aves e deste total (46,7%) cantaram mais de um tipo de canto. Por outro lado, nos pontos 11-15 foram gravadas 24 aves e destas, somente seis aves (25%) cantaram mais de um tipo de canto.

Na PCA do canto de *S. coerulescens* o eixo 1 respondeu por 42,47% da variação nos dados e foi relacionado à frequência máxima (eigenvalor = -0,488) enquanto o segundo eixo da PCA explicou 26,53% e foi representado pela duração total do canto (eigenvalor = -0,564) (Figura 16).

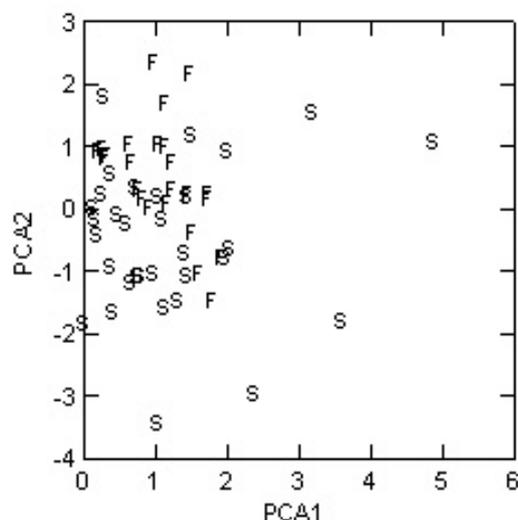


Figura 16: Análise de Componente Principal (PCA) do canto de *Saltator coerulescens*. Apesar de existirem alguns cantos savana (S) dispostos na periferia do gráfico, não é possível observar uma separação nítida entre os cantos gravados em domínio florestal (F) daqueles registrados em savana (S), pois existem muitos cantos de diferentes paisagens sobrepostos, à esquerda no gráfico.

Quando consideradas independentemente, as duas variáveis mais importantes apontadas pela PCA não mostram diferença entre locais: frequência máxima (ANOVA; $F = 1,408$; $p = 0,224$) e duração do canto (ANOVA: $F = 0,632$; $p = 0,727$). A frequência maior do canto, entretanto, apresentou diferença entre locais (Tabela 4).

Tabela 4: Locais apontados pelo teste de Tukey, onde ocorreu diferença na frequência maior do canto de *Saltator coerulescens* (ANOVA: $F = 14,451$; $p = 0,000$)

Locais	p =	Locais	p =	Locais	p =
MAO e CA	0,000	CA e MU	0,046	BV e ES	0,001
MAO e BV	0,000	CA e ES	0,021	BV e ABRA	0,001
MAO e PS	0,000	CA e ABRA	0,015		
MAO e ABRA	0,045	BV e IR	0,002		
CA e IR	0,028	BV e MU	0,001		

No estado do Amazonas houve consistência em relação aos tipos de notas nos três locais em que a espécie foi encontrada: Manaus, Estação de Silvicultura e ABRA. Nestes

locais ocorreram de dois a oito tipos de notas (Figura 17). Por isso, este tipo de canto foi definido como dialeto “Amazonas”. Este canto é composto de cinco a seis notas, com as primeiras notas sendo mais curtas em duração e a última nota sempre mais longa. A duração média do canto foi cerca de dois segundos e frequência de cada uma das notas sempre foi descendente: iniciou com valores mais altos e diminuiu com o passar do tempo (Figura 18). Por outro lado, o canto típico do estado de Roraima, além de possuir algumas notas semelhantes ao dialeto “Amazonas”, apresentou mais onze tipos de notas. Ocorreram notas com harmônicos, e a maioria das notas teve duração mais curta do que as notas do dialeto “Amazonas”. Muitas notas no dialeto “Roraima” foram raras, aparecendo somente poucas vezes dentro da amostra (Figura 19).

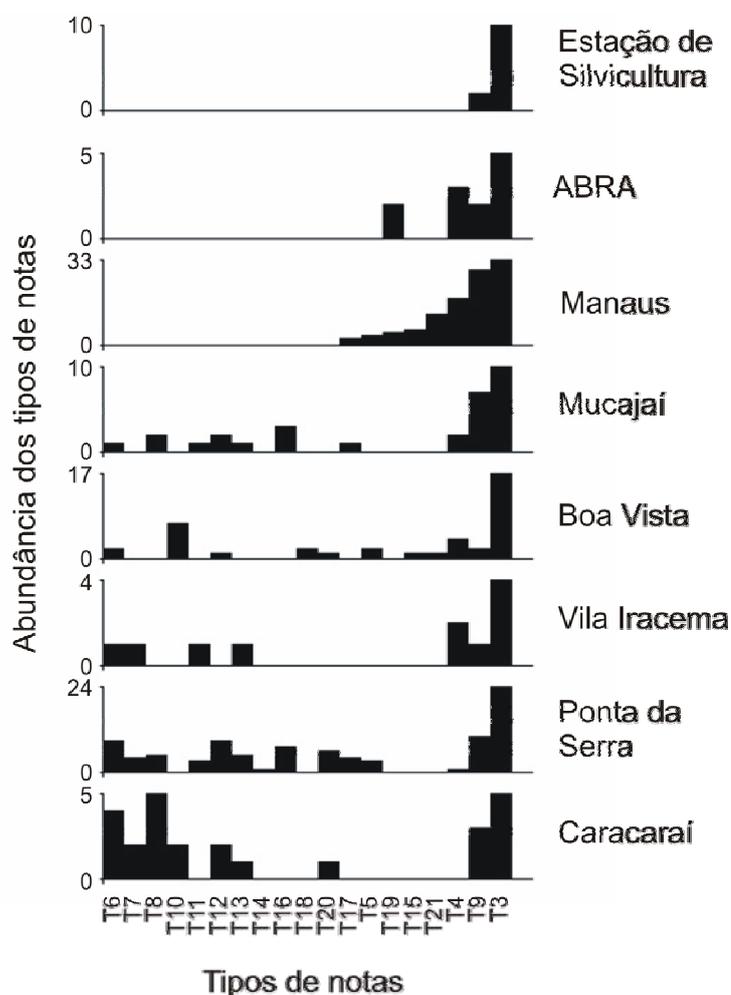


Figura 17: Ordenação direta dos tipos de notas de *Saltator coerulescens*. Os três primeiros gráficos, acima e a direita na figura, representam o dialeto “Amazonas”. Nestes locais o número de tipos de notas é mais restrito, aproximadamente metade dos tipos existentes no dialeto “Roraima”. Porém a abundância de muitos tipos de notas no dialeto Roraima é extremamente baixa, com a maioria dos tipos ocorrendo uma ou duas vezes na amostra.

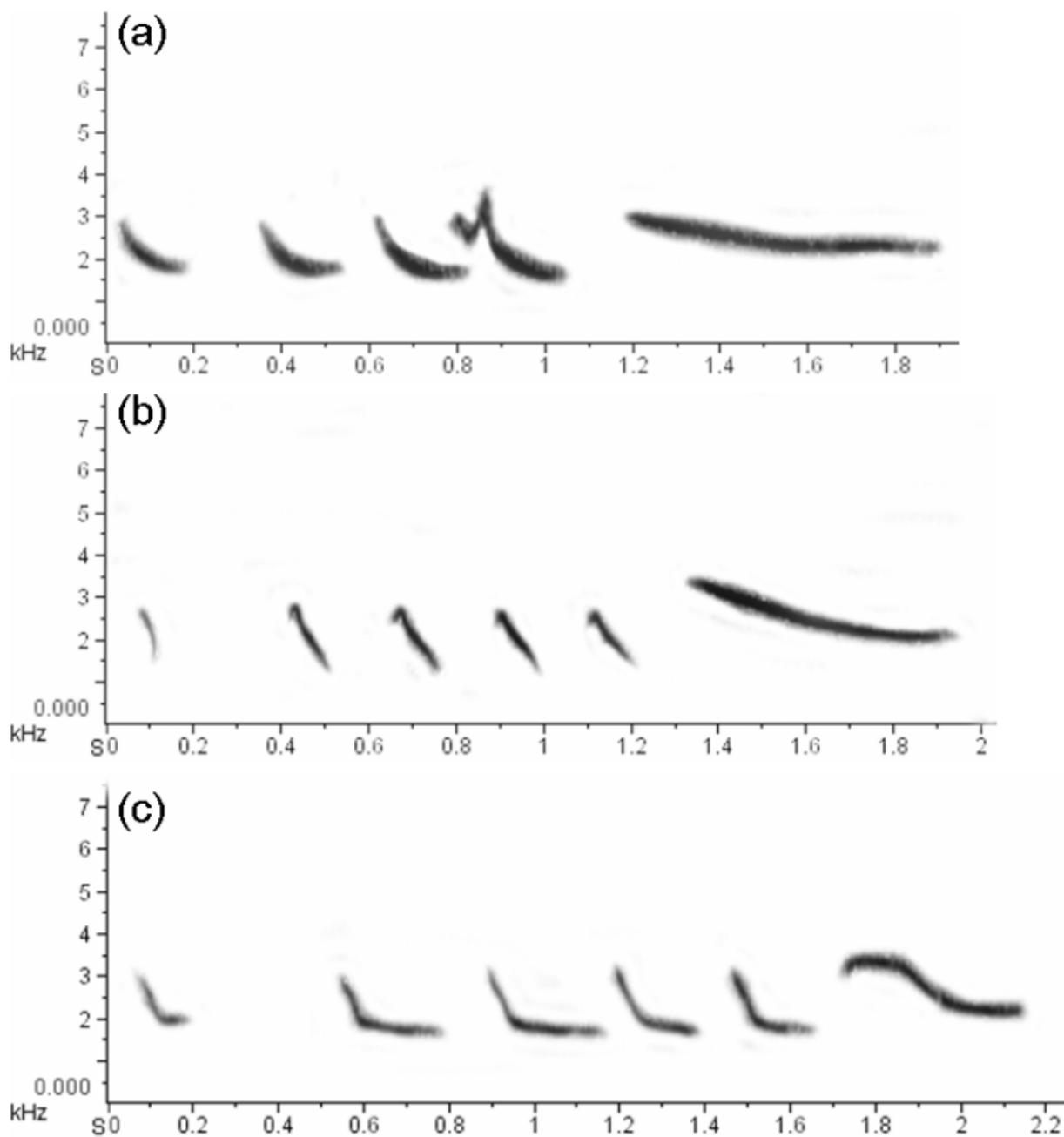


Figura 18: Cantos de *Saltator coerulescens* do dialeto “Amazonas”. Este dialeto é caracterizado por começar com uma série de notas assoviadas descendentes e a última nota mais longa: (a) canto gravado em Manaus, (b) canto gravado na Estação de Silvicultura e (c) canto gravado na ABRA.

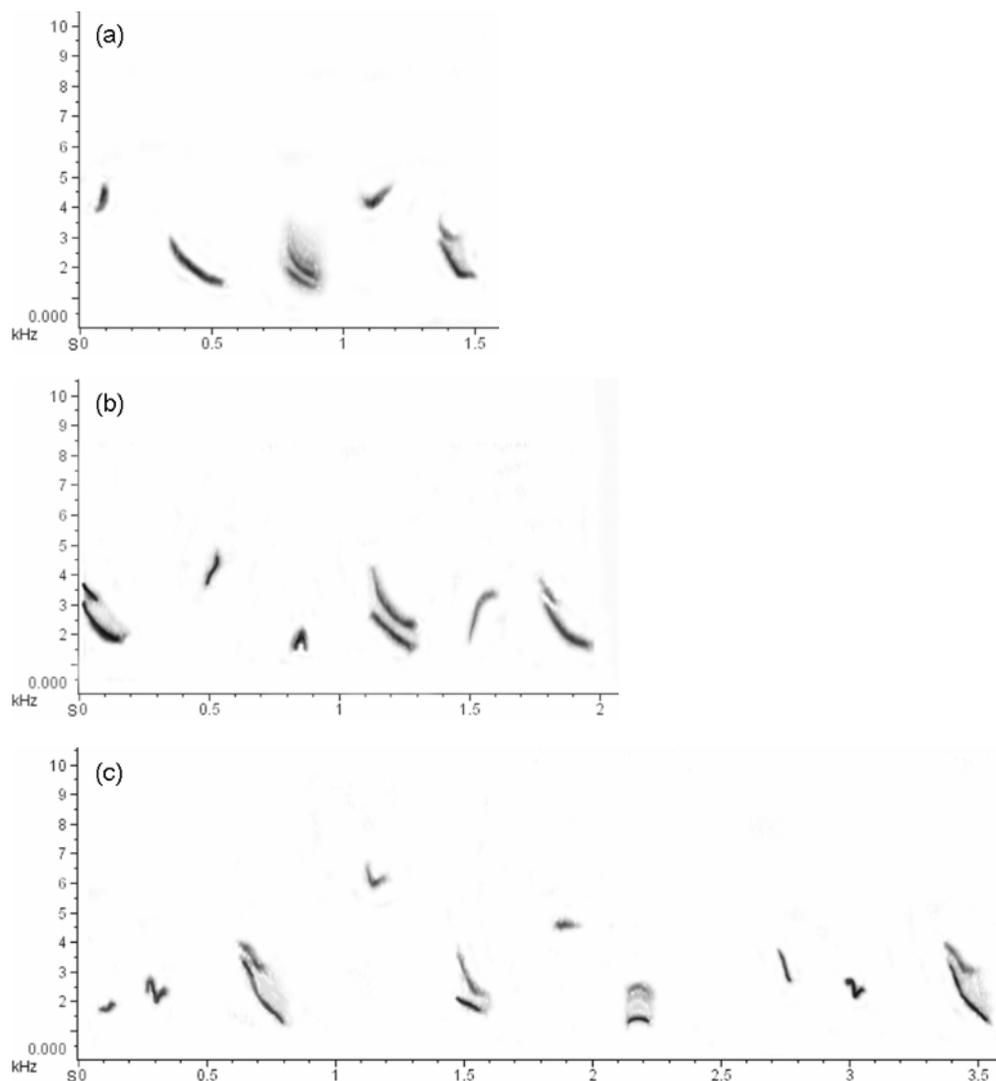


Figura 19: Cantos de *Saltator coerulescens* do dialeto “Roraima”. Neste dialeto ocorrem mais tipos de notas, frequentemente não “assoviadas”: (a) canto gravado em Caracarái, (b) canto gravado em Mucajáí e (c) canto gravado em Ponta da Serra.

A existência de dois dialetos é evidenciada pela correlação positiva entre a dissimilaridade das características dos cantos e a distância geográfica, tanto para características quantitativas (Mantel: $R^2 = 0,061$; $p = 0,001$), quanto para os tipos de notas do canto (Mantel: $R^2 = 0,044$; $p = 0,001$), sendo que a distância geográfica explicou 6% da variação na estrutura do canto e 4% da variação nos tipos de notas (Figura 20).

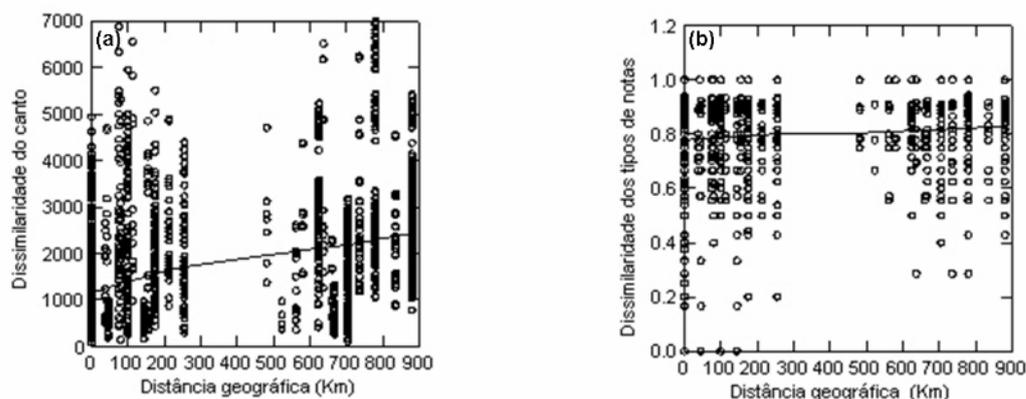


Figura 20: A dissimilaridade entre a (a) estrutura do canto (Mantel; $R^2 = 0.0613$, $p = 0.001$) e (b) tipos de notas do canto de *Saltator coerulescens* (Mantel; $R^2 = 0.0437$, $p = 0.001$) aumentaram com a distância geográfica.

Ao contrário de *C. gujanensis*, em *S. coerulescens* os parâmetros relacionados à frequência variaram entre os tipos de paisagem. Ocorreu diferença bastante significativa entre os cantos gravados em áreas de savana e floresta para frequência maior ($t = -7,608$; $p = 0,000$), frequência máxima ($t = -2,666$; $p = 0,010$) e número de notas assoviadas ($t = 3,517$; $p = 0,001$). Os cantos das aves gravadas na savana tiveram valores maiores de frequência maior e frequência máxima (cantos mais agudos) e também houve um número menor de notas assoviadas em relação às aves gravadas na paisagem florestal (Figura 21a-c).

Em *S. coerulescens* não foi possível separar o efeito do tipo de paisagem do efeito do Rio Branco sobre o canto, pois a paisagem caracterizada como savana só aparece depois de Caracaraí, coincidindo com a margem direita do rio. Os valores dos testes t para o rio foram os mesmos que para vegetação (Fig. 21 a-c). Além disso, a duração do canto ($t = -0,040$; $p = 0,968$) e número de notas ($t = -1,313$; $p = 0,195$) também não foram diferentes em margens opostas do rio.

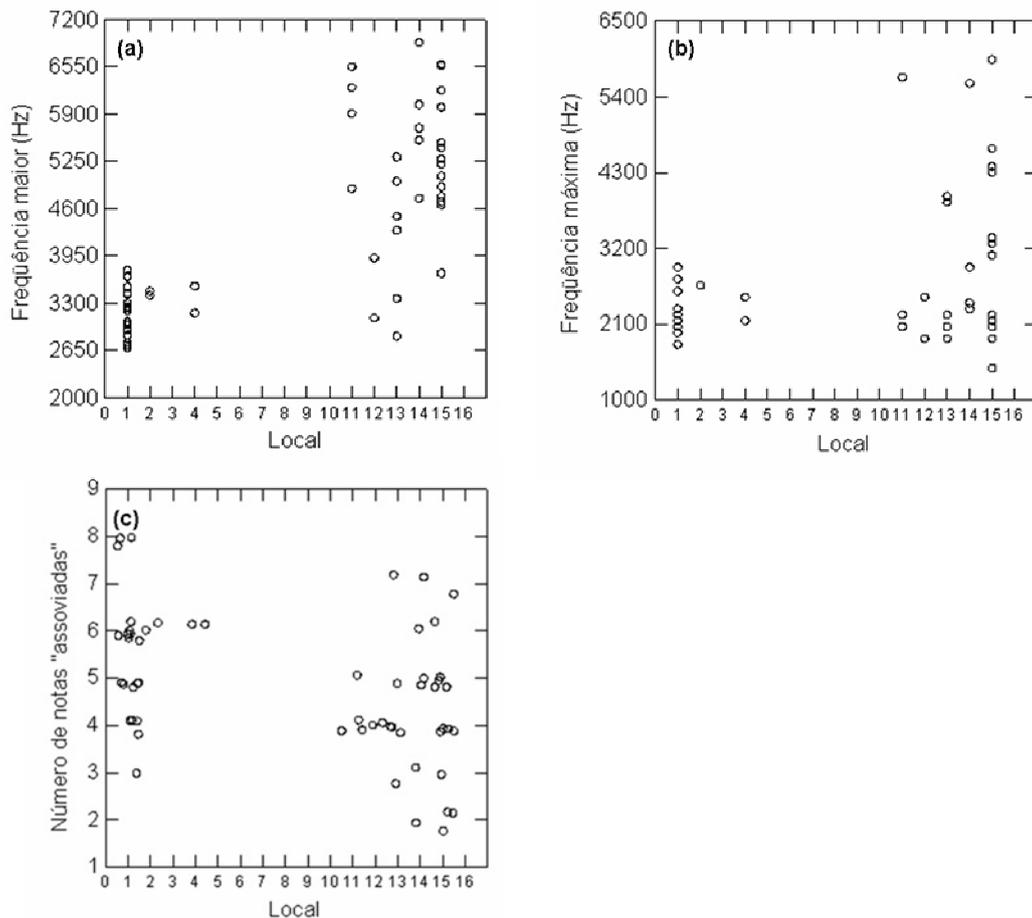


Figura 21: (a) Os cantos de *Saltator coerulescens* gravados na savana tiveram maiores valores de frequência maior do que os cantos gravados em vegetação florestal ($t = -7,608$; $p = 0,000$). (b) A frequência máxima também foi maior em aves de savana ($t = -2,666$; $p = 0,010$). Por outro lado, o número de notas assoviadas (c) foi maior nas gravações das aves de paisagem florestal do que nas de savana ($t = 3,517$; $p = 0,001$). A paisagem florestal ocorre é representada de 1-4 no eixo x, enquanto 11-15 representam paisagem de savana.

5.4 *Troglodytes musculus*

Troglodytes musculus foi a espécie com maior número de gravações analisadas ($n = 208$) e esteve presente em abundância em quase todos os pontos de amostragem (exceto nos pontos 2, 4 e 10). Na maioria dos locais os indivíduos cantaram nas proximidades de áreas antrópicas ou em bordas de capões de mata secundária. As aves iniciaram o canto antes do amanhecer e alguns indivíduos cantaram mesmo nas horas mais quentes do dia. Por ser uma espécie adaptada a ambientes antrópicos foi possível gravar os indivíduos a poucos metros de distância e geralmente as aves ocuparam o estrato baixo (<3m de altura).

O canto de *T. musculus* foi bastante variável, composto de muitos tipos de notas simples e complexas agrupadas formando sílabas, resultando conseqüentemente em diferentes tipos de cantos. O número de notas do canto variou entre 7 a 37 e foram encontrados 208 cantos diferentes. Os cantos foram considerados pertencentes ao mesmo tipo quando

compartilhavam os mesmos tipos de notas dispostos na mesma seqüência. Dos 170 indivíduos analisados, 37 (21,76%) cantaram mais de um tipo de canto, e deste total 35 indivíduos (94,6%) cantaram dois tipos e dois indivíduos (5,4%) cantaram três tipos de cantos. A variação nos tipos e seqüência das notas foi tão grande dentro de um local quanto entre locais (Figuras 22 e 23).

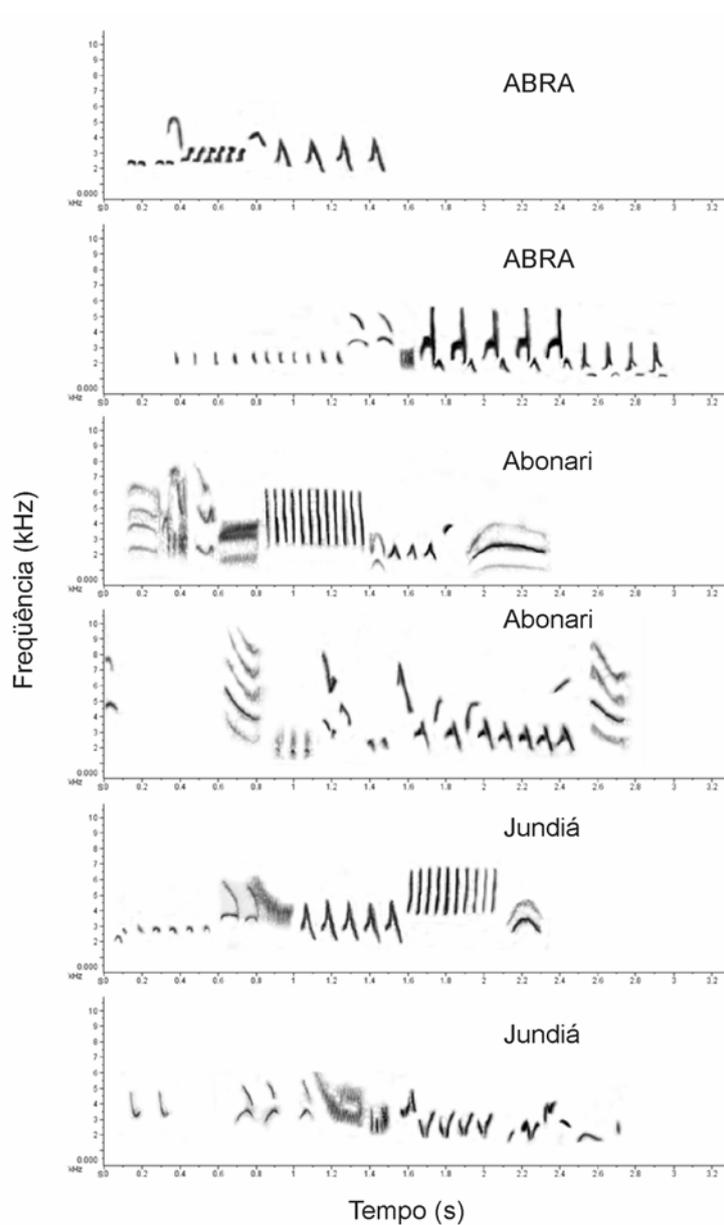


Figura 22: Comparação do canto de *Troglodytes musculus* dos locais: ABRA, Abonari e Jundiá. Cada canto pertence a um indivíduo diferente. Os cantos de diferentes indivíduos dentro de um ponto variam tanto quanto entre pontos amostrais, evidenciando a ausência de uma estrutura comum compartilhada entre os indivíduos do mesmo ponto. Apesar de existirem elementos comuns no canto dentro e entre locais, o arranjo dos diferentes tipos de nota do canto varia muito.

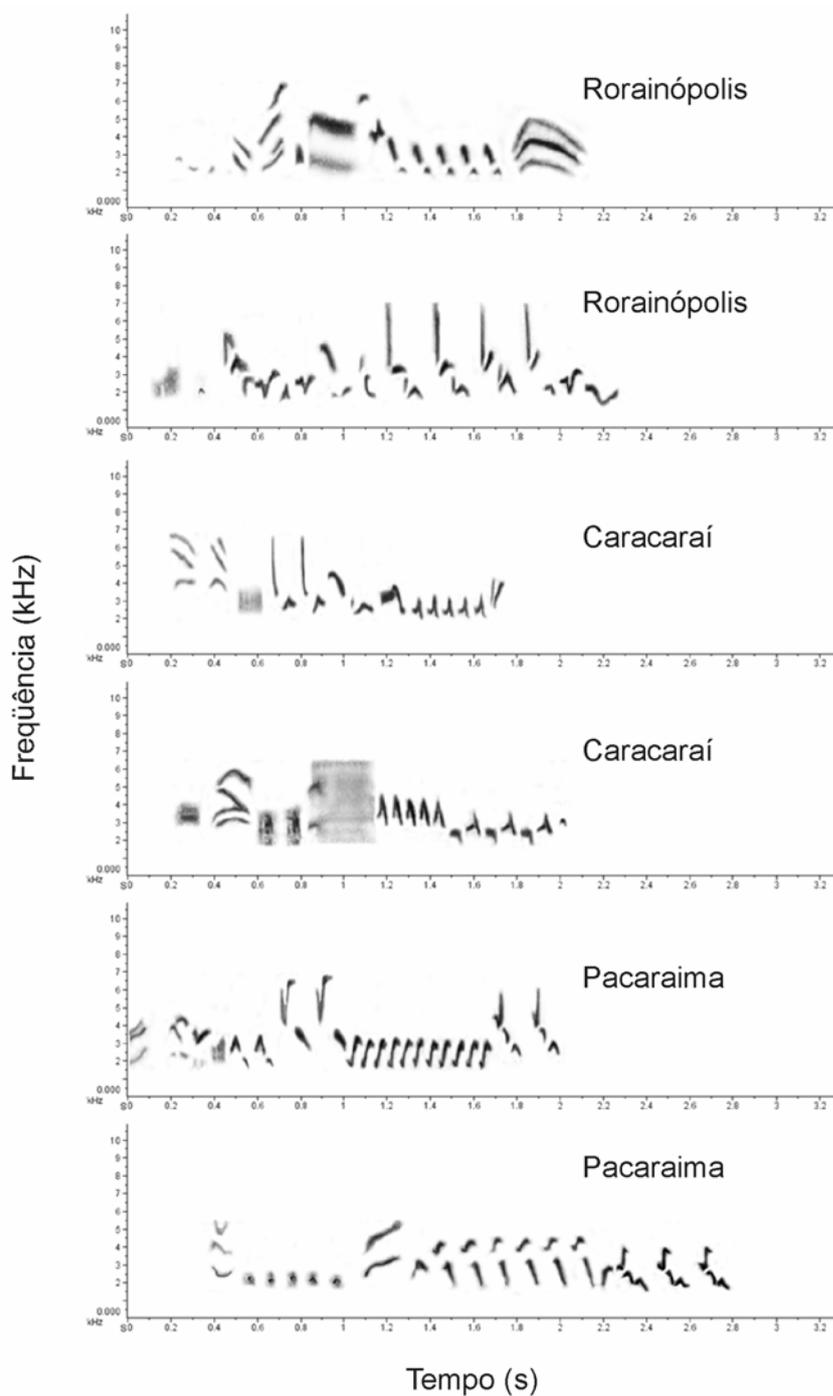


Figura 23: Comparação do canto de *Troglodytes musculus* dos locais: Rorainópolis, Caracaraí e Pacaraima. Cada canto pertence a um indivíduo diferente. Da mesma forma que na figura 17, os cantos dentro de um ponto variaram tanto quanto entre pontos, evidenciando a ausência de uma estrutura comum compartilhada entre os indivíduos do mesmo local.

A ordenação do canto de *T. musculus* através da PCA captou 35,75% da variação na estrutura do canto no eixo 1, e mostrou tendência a ordenar as aves com número de notas e duração total do canto similar (eigenvector = 0,598). No eixo 2, a variação respondeu por 17,24% da variação e representou a frequência maior (eigenvector = 0,647). A PCA demonstrou a inexistência de agrupamento entre aves pertencentes ao mesmo ponto amostral (Figura 24). Pelo contrário, indivíduos de lugares e paisagens distintas possuíram características de canto bastante semelhantes, e não houve padrão relacionado à distância geográfica, resultado que foi corroborado pelo teste de Mantel (Mantel: $R^2 = 0,000$; $p = 0,477$).

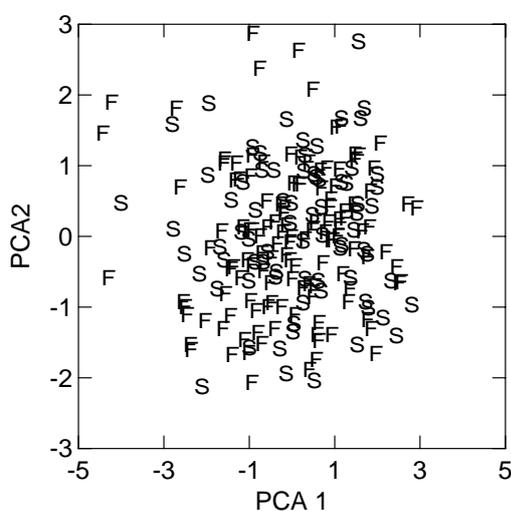


Figura 24: Análise de Componente Principal (PCA) das variáveis quantitativas do canto de *Troglodytes musculus*. As aves gravadas no domínio de floresta são representadas por “F”, enquanto as de savana são representadas por “S”. Note que aves de savana e floresta se misturam, sem definição de qualquer agrupamento por local, tipo de paisagem ou separação pela presença do Rio Branco.

A análise de cluster hierárquica com os tipos de notas agrupou pontos amostrais adjacentes, evidenciando o efeito da distância em escala macrogeográfica sobre o compartilhamento dos tipos de notas do canto. Caracaráí (CA), Vila Iracema (IR) e Mucajaí (MU) formaram um cluster, e a distância do primeiro ao último local é 80 Km. Manaus (MAO), Presidente Figueiredo (PF) e Aldeia Bioregional da Amazônia (ABRA) formaram outro agrupamento e também são pontos amostrais seqüenciais, sendo que a distância do primeiro ao último é 144 Km (Figura 25).

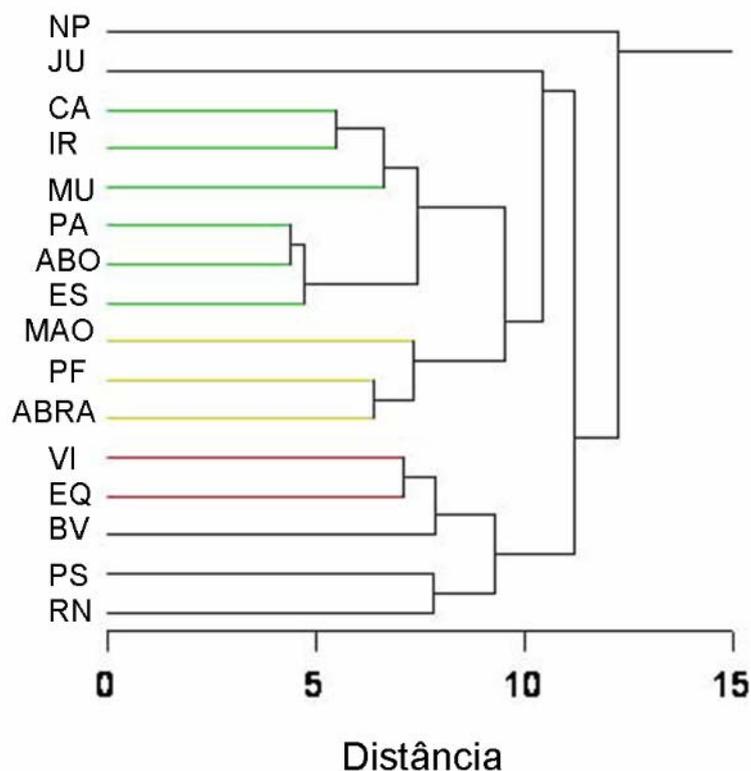


Figura 25: Análise de Cluster Hierárquico para os tipos de notas de *Troglodytes musculus*. As siglas do lado esquerdo do gráfico referem aos pontos de amostragem (para maiores detalhes consulte a Tabela 2). Note que alguns pontos adjacentes se agruparam, evidenciando similaridade entre os tipos de notas destes locais.

A ordenação direta dos tipos de notas considerando a média ponderada da abundância de cada tipo por local, demonstrou que a maioria dos tipos é pouco abundante ou só ocorrem em certos locais, como por exemplo, as notas 26, 27, 28, 43, 44, 45, 46 e 48 (Figura 26). Dos 42 tipos de notas classificados houve relação com a distância geográfica para 5 tipos (Tabela 5).

A proporção local de certos tipos não variou, diminuiu ou ainda aumentou gradativamente com o aumento da distância entre os locais. As notas 41 ($r = 0,117$; $p = 0,666$) e nota 24 ($r = 0,325$; $p = 0,219$) não mostraram relação com distância geográfica. Por outro lado, as notas 25 ($r = 0,570$; $p = 0,021$) e 18 ($r = 0,647$; $p = 0,007$) tiveram a proporção diminuída com o aumento da distância geográfica. Já as notas 22 ($r = 0,571$; $p = 0,021$) e 33 ($r = 0,542$; $p = 0,03$) aumentaram sua proporção média conforme aumentou a distância geográfica (Figura 27). Em conjunto com a análise de cluster, o resultado da regressão com os tipos de notas apontou efeito da distância geográfica sobre o compartilhamento de alguns elementos no canto de *T. musculus*. Apesar disso, quando todos os tipos de notas foram

considerados juntos, não foi detectado padrão espacial relacionado à distância geográfica (Mantel: $R^2 = 0,000$; $p = 0,104$).

Tabela 5: Regressões simples da média da proporção dos tipos de notas por local, do canto de *Troglodytes musculus* com probabilidades corrigidas por Bonferroni. Dos 42 tipos de notas classificados, cinco tipos apresentam variação gradativa com o aumento da distância

Tipo da nota	$r^2 =$	$p =$	Tipo da nota	$r^2 =$	$p =$
T1	0.001	0.918	T26	0.021	0.595
T3	0.123	0.184	T27	0.001	0.908
T4	0.033	0.501	T28	0.046	0.427
T5	0.029	0.53	T29	0.006	0.772
T6	0.026	0.554	T30	0.034	0.495
T7	0.075	0.303	T31	0.051	0.403
T8	0.204	0.079	T32	0.211	0.073
T9	0.002	0.881	T33**	0.294	0.03
T10	0.003	0.831	T34	0	0.98
T13	0.076	0.362	T35	0.016	0.636
T14	0.209	0.075	T36**	0.328	0.02
T15	0.001	0.925	T37	0.095	0.246
T16	0.043	0.442	T41	0.014	0.666
T17	0.085	0.272	T42	0.04	0.456
T18***	0.419	0.007	T43	0.069	0.326
T20	0.021	0.593	T44	0.08	0.288
T21	0.024	0.57	T45	0.058	0.367
T22**	0.326	0.021	T46	0.011	0.699
T23	0.048	0.416	T47	0.133	0.166
T24	0.106	0.219	T48	0.017	0.631
T25**	0.325	0.021	T49	0.016	0.638

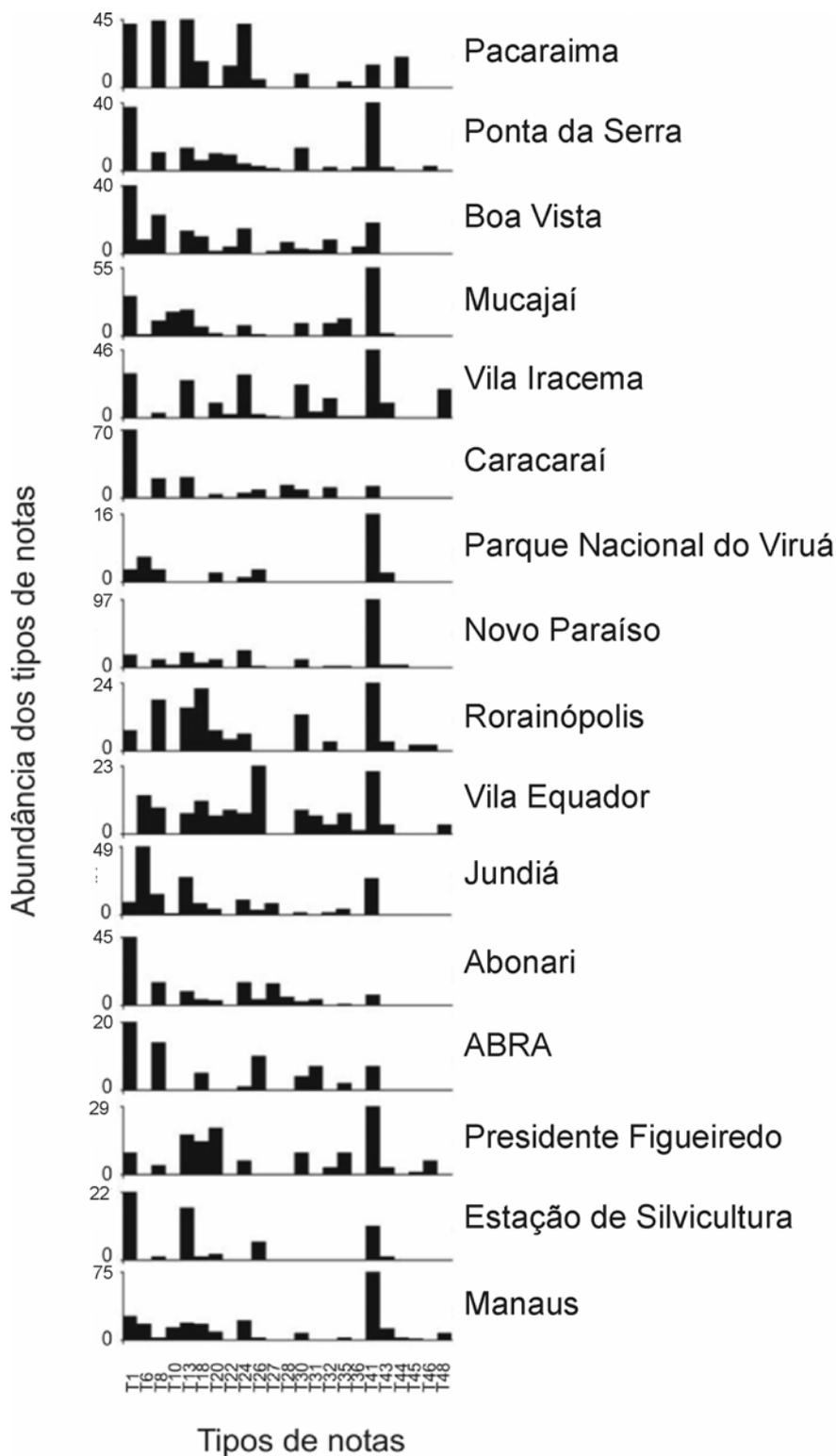


Figura 26: Ordenação direta dos tipos de nota de *Troglodytes musculus* por local de amostragem. No eixo x estão os tipos de notas que apresentam diferença significativa entre locais, apontados pelos testes de ANOVA. A ordenação demonstra que a maioria dos tipos ocorre em baixa abundância e em poucos locais, apesar de existirem alguns tipos mais frequentes como, por exemplo: T1, T8, T13 e T41.

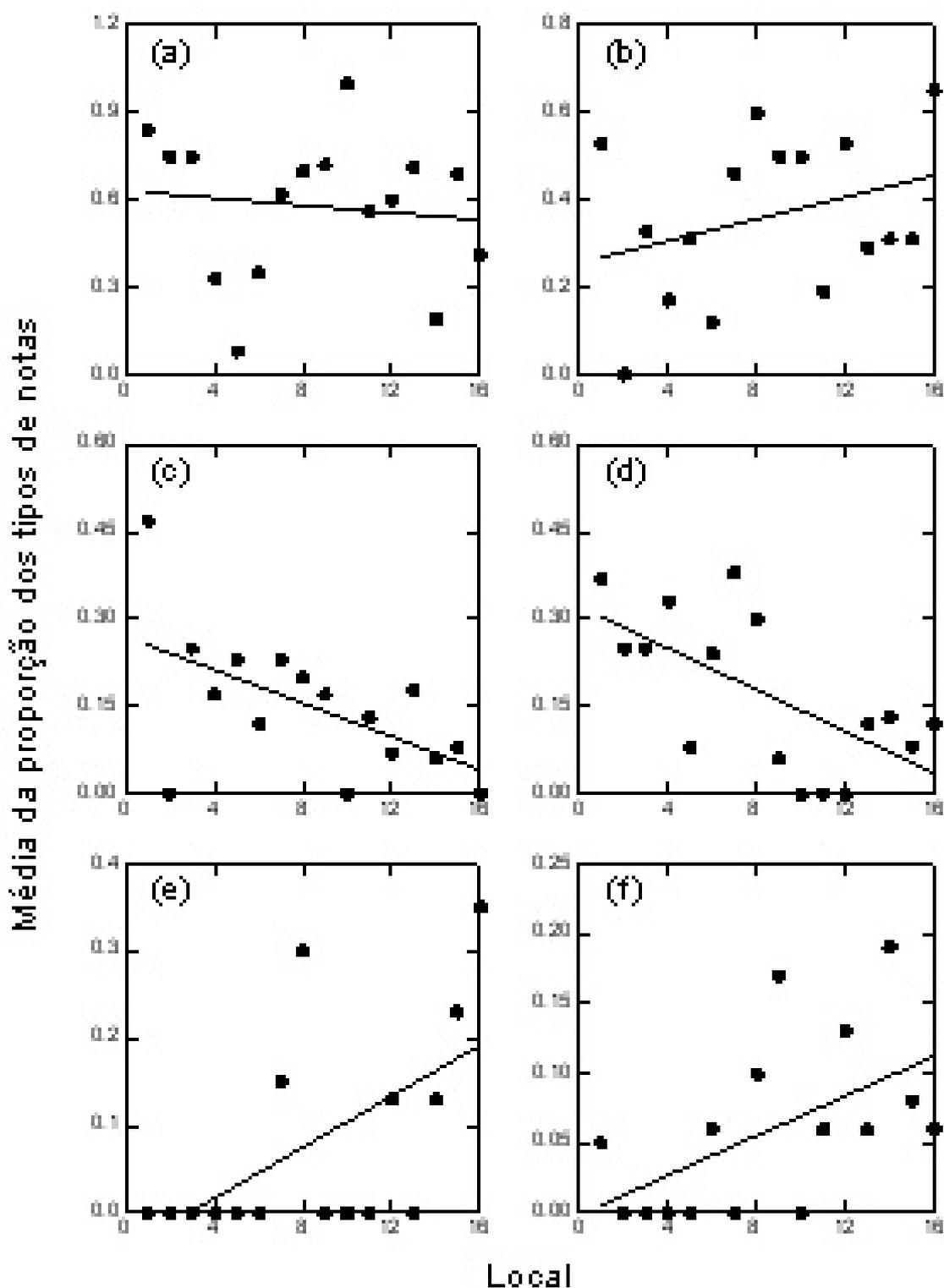


Figura 27: Relação entre a média da proporção dos tipos de notas e distância geográfica do canto de *Troglodytes musculus*. A distância geográfica aumenta da esquerda para a direita no gráfico e diferentes locais correspondem a diferentes valores de distância. Nota 41 (a) e nota 24 (b) não mostraram relação com distância geográfica. As notas 25 (c) e 18 (d) tiveram a proporção diminuída com o aumento da distância geográfica. Já as notas 22 (e) e 33 (f) aumentaram sua proporção média conforme aumentou a distância geográfica.

O ambiente acústico e a presença de uma possível barreira geográfica não demonstraram influência sobre parâmetros quantitativos analisados no canto de *T. musculus*. Tanto as variáveis relacionadas à frequência, como as relacionadas a aspectos temporais do canto foram iguais em paisagem florestal e nas savanas. O Rio Branco também não separou populações vocalmente distintas: os cantos exibiram valores semelhantes para todas as variáveis analisadas nas margens direita e esquerda do rio.

Tabela 6: Resultado dos Testes t com as variáveis quantitativas do canto de *Troglodytes musculus*. Nenhuma das variáveis mudou com o tipo de paisagem ou em margens opostas do Rio Branco.

Variável	Paisagem		Rio	
	t	p =	t	p =
Frequência maior (Hz)	-1,027	0,306	0,166	0,869
Frequência máxima (Hz)	-0,850	0,396	0,246	0,806
Duração do canto (s)	0,725	0,666	0,725	0,470
Número de notas	1,315	0,190	0,820	0,413

5.5 Comparação dos padrões de variação no canto entre as espécies.

A comparação do padrão de variação do canto entre as espécies demonstra que as espécies respondem de maneira distinta ao efeito da distância geográfica, tipo de paisagem e presença do Rio Branco como possível barreira geográfica. Enquanto em *C. gujanensis* não houve grande mudança na estrutura do canto ao longo do transecto amostrado, em *T. musculus* em poucos quilômetros alguns elementos do canto mostraram variação. Já em *S. coerulescens* os dialetos de canto correspondentes à diferentes sub-espécies se mantiveram em grandes extensões. Portanto, somente *T. musculus* corrobora a hipótese de diferenciação geográfica gradativa ao longo da distancia geográfica.

O tipo de paisagem afetou diferentemente o canto das três espécies, corroborando algumas premissas da hipótese de adaptação acústica. Em *Cyclarhis gujanensis* houve mudança em parâmetros de frequência e temporais do canto, enquanto em *S. coerulescens* somente a frequência foi afetada. Por outro lado, *T. musculus* manteve os valores para todos os parâmetros quantitativos do canto medidos, independente do tipo de paisagem.

No entanto, o Rio Branco não demonstrou influencia em quase todos os parâmetros do canto analisados para as três espécies, exceto o número de notas de *C. gujanensis* que mudou em margens opostas do rio, confirmando a hipótese nula de que o rio não teria efeito sobre as populações dessas espécies.

Tabela 7: Comparação do efeito dos três fatores considerados no estudo sobre o canto das espécies.

Espécie:	Distância geográfica:	Tipo de paisagem:	Rio Branco:
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	Não	Sim	Sim (fraco)
<i>Saltator coerulescens</i>	Sim (fraco)	Sim	Não
<i>Troglodytes musculus</i>	Sim	Não	Não

6. Discussão

A variação na estrutura do canto foi diferente para cada espécie, evidenciando a importância de estudos envolvendo diferentes taxa na detecção de um padrão geral que explique fenômenos biológicos complexos como os dialetos. O uso de espécies de diferentes famílias, com histórias evolutivas e requerimentos ecológicos distintos demonstrou que a variação no canto depende de muitos fatores.

6.1 O canto das espécies varia diferentemente na mesma escala de distância.

A distância geográfica não afetou o canto de *C. gujanensis* em nenhum aspecto considerado neste estudo, entretanto, mostrou efeito sobre o canto de *S. coerulescens* e *T. musculus* em níveis diferentes. Em *S. coerulescens* as características quantitativas e qualitativas (tipos de notas) do canto mostraram padrão geográfico (Fig. 17). Já em *T. musculus* somente a forma das notas mostrou relação com a distância: os pontos de amostragem mais próximos geograficamente foram colocados como grupos-irmãos (Fig 25). O ponto Estação de Silvicultura (ES) provavelmente foi deslocado para outro agrupamento na figura, devido ao pequeno número de indivíduos amostrados neste local (N=4).

O canto de *T. musculus* exibiu muita variação, e foi composto de muitos tipos de notas arranjadas de diversos modos, formando sílabas (Fig 22-23). Tracy & Baker (1999), defendem que os mecanismos de transmissão cultural das sílabas do canto são independentes de outras variáveis, e que padrões de variação geográfica silábicos podem surgir independentemente no canto. Da mesma maneira que outros memes, os cantos são codificados como representações neurais, e transmitidos entre indivíduos resultando em inacurácia no repasse da informação (Podos, 2004). É provável que o acúmulo desses erros de cópia durante o processo de aprendizagem conhecido como deriva cultural, (Payne, 1996) e a capacidade de improvisação sejam os principais responsáveis pela grande diversidade de tipos de cantos e ausência de dialetos em *Troglodytes musculus*, uma vez que distância geográfica demonstrou efeito somente sobre cinco tipos de notas, dos 42 tipos analisados (Tab. 5).

A existência de um grande número de tipos únicos de canto em *T. musculus* destaca a influência do tamanho do repertório na formação dos dialetos. Kroodsma (1977) relacionou a sintaxe combinatorial (combinação de tipos de notas formando sílabas) como responsável pela grande quantidade de tipos de cantos e consequentemente ao grande repertório de *Troglodytes*

trogodytes. O grande repertório exibido por *Troglodytes musculus* pode ser um fator que dilui a possível formação e manutenção de dialetos nesta espécie. Simulações de computador mostraram que o aumento do repertório leva à diminuição da proporção de cantos do repertório compartilhados entre vizinhos (Williams e Slater, 1990 *apud*, Handley e Nelson, 2005). Além disso, Podos & Warren (no prelo, 2007) demonstraram que na maioria dos estudos de variação geográfica no canto de aves Oscines, as espécies que tem repertórios menores tendem a ter dialetos mais estáveis no tempo.

Dentre os fatores que poderiam ser responsáveis por esse resultado encontrado em *T. musculus* e destacam-se: a capacidade de dispersão dos indivíduos, a amostragem de tipos de cantos, e o contexto comportamental associado à vocalização. *Troglodytes musculus* é uma espécie comum e amplamente distribuída. Ocorre em praticamente todos os habitats abertos e semi-abertos e áreas de influência antrópica (Sick, 1997). Essas características conferem alto poder de dispersão à ave e isso também poderia dificultar a formação e fixação de dialetos. Devido a essa boa capacidade de dispersão, pode ser que a escala geográfica utilizada no estudo não foi suficientemente grande para captar estruturas no canto reconhecíveis como padrões, que poderiam ser observados numa escala macrogeográfica muito maior. Neste caso, seriam úteis comparações futuras de cantos em escala continental a fim de verificar se nessa escala o fenômeno ocorre.

Apesar de ter incluído nas análises todos os diferentes tipos de cantos emitidos por cada indivíduo, muitas vezes o tempo de gravação de cada ave foi curto, incluindo somente 3 ou 4 cantos consecutivos. Esse fator pode ter subestimado o número de tipos de cantos e conseqüentemente conduzido à sub-amostragem do repertório da espécie, causando a ausência de padrões de canto locais reconhecíveis ao longo do transecto amostrado.

O contexto comportamental também pode ter influencia na estruturação do canto. As funções principais do canto são mediar interações entre machos vizinhos territoriais e a atração de fêmeas (Searcy e Andersson, 1986; Catchpole e Slater, 1995; Todt e Naguib, 2000; Hyman, 2002). Portanto, as interações intra e interespecíficas como a presença de fêmea ou do macho co-espécífico, predador, ou competidor de outra espécie por espaço no momento da gravação poderiam influenciar, por exemplo, os tipos de cantos emitidos. Por exemplo, nos gêneros *Dendroica*, *Vermivora*, *Parula*, e *Setophaga*, os machos exibem dois tipos de canto que parecem ser usados em diferentes circunstâncias. Entretanto, quando machos encontram outros machos (períodos de alta motivação) da mesma espécie o tipo de canto selecionado por eles é altamente preditivo (Kroodsma, 1981). Além disso, evidências de outras espécies sugerem que sinais vocais mais complexos podem ser usados em períodos de maior

motivação (Kroodsma, 1977). Como o objetivo deste estudo foi caracterizar o canto das espécies e reconhecer padrões que pudessem ser considerados dialetos, não foram relacionados os aspectos etológicos associados ao canto. É possível que cantos gravados em diferentes contextos tenham estrutura distinta, e essa abordagem pode, portanto, ter comparado cantos que não possuem homologia devido a pertencerem a contextos comportamentais diferentes.

Todas essas evidências fortalecem a importância de futuros estudos de ontogenia do canto, a fim de responder questões relacionadas ao processo de formação dos dialetos, como o tempo de cristalização, flexibilidade na aprendizagem e a contribuição efetiva da deriva cultural e improvisação na estruturação do canto de *T. musculus*. Estudos envolvendo aspectos comportamentais poderiam trazer refinamento nas comparações entre tipos de cantos e poderiam detectar padrões sutis de compartilhamento do canto que não são observados quando somente aspectos ecológicos ou geográficos são considerados nas análises.

6.2 O tipo de paisagem afeta parâmetros diferentes do canto das espécies.

Os diferentes domínios de vegetação influenciaram características importantes no canto de duas espécies deste estudo. *Cyclarhis gujanensis* apresentou diferença no número de notas e duração do canto nos diferentes domínios de paisagem (Fig.15) e corroborou algumas premissas relacionadas aos aspectos temporais da hipótese de adaptação acústica. Isso difere de alguns resultados de Tubaro e Segura (1995) que testaram a “Hipótese de Adaptação Acústica” no canto de três sub-espécies de *Cyclarhis gujanensis*. Diferentemente do esperado, o canto das sub-espécies não variou entre os diferentes habitats, que ocupam altitudes e latitudes variadas e conseqüentemente, apresentam características de vegetação distintas. Nessas sub-espécies os cantos são agrupados em sílabas e a variação na ordenação das sílabas foi considerada resultado de fenômenos históricos, filogenéticos e de aprendizado.

Hunter e Krebs (1979) observaram que os cantos de *Parus major* em florestas densas de coníferas tinham trinados mais lentos do que os cantos de florestas mais abertas. Badyaev e Leaf (1997) encontraram o mesmo tipo de resultado em espécies dos gêneros *Phylloscopus* e *Hippolai*: espécies de habitat fechado usaram poucas notas e maior intervalo entre elas, do que as espécies de habitats abertos.

A falta de variação nos parâmetros relacionados à frequência do canto de *C. gujanensis* poderia estar relacionada ao microhabitat preferencial da espécie. Apesar de ocorrer em diversos tipos de paisagens, sempre que a espécie foi registrada, as aves estavam

cantando em ambientes abertos, e portanto, menos sujeitos à superfícies dispersoras do som. Nas áreas mais florestais os indivíduos cantavam próximo ao dossel ou na borda da vegetação, que são estruturalmente mais abertos e provavelmente apresentam características acústicas mais próximas das savanas.

Neste estudo, o intervalo entre as notas do canto não foi medido, e isso não exclui a possibilidade de que as duas variáveis: número de notas e duração total do canto estejam correlacionadas. Além disso, nas aves gravadas em áreas de savana que cantavam maior número de notas, ocorreu quebra da última ou penúltima nota (Fig 12, Ponta da Serra). Neste caso, não foi possível separar a influência do ambiente acústico na estruturação do canto, do efeito da deriva cultural e aprendizado, que poderia ter levado os indivíduos de alguns locais a quebrarem as notas e este novo elemento cultural ter sido incorporado pelas outras aves da mesma região.

Saltator coerulescens corroborou outras premissas da hipótese de adaptação acústica que não foram confirmadas pelo canto de *C. gujanensis*, apresentando diferença em parâmetros de frequência nos diferentes domínios de paisagem (Fig.21 a-b.). Por outro lado, os cantos das aves de savana tiveram menor número de notas assoviadas do que os cantos gravados em paisagem caracterizada como florestal (Fig 21c), contrariando a idéia de assovios são favorecidos pelo ambiente acústico aberto (Brown e Handford, 1996). Isso pode ter ocorrido porque não existe homologia no canto das aves gravadas nas diferentes paisagens. O dialeto que ocorre no domínio florestal tem menos tipos de notas e todas elas são assoviadas (Fig. 18). Já no dialeto das savanas ocorrem mais tipos de notas não assoviadas (Fig. 19) e talvez por isso o número de notas assoviadas foi maior em ambientes florestais. Portanto, esse resultado não é claro o bastante para refutar a idéia de que assovios são favorecidos em ambientes abertos.

Troglodytes musculus não apresentou mudança em qualquer parâmetro quantitativo do relacionado à mudança da paisagem (Tab. 6). Esse resultado não foi surpreendente, uma vez que no decorrer do estudo, nas áreas classificadas como pertencentes ao domínio florestal, a espécie também só foi registrada em bordas e regiões mais abertas ou antropizadas.

Apesar das diferenças no canto de *S. coerulescens* apresentarem relação com a distância geográfica e o tipo de paisagem, esses fatores não parecem ser responsáveis pela presença de dialetos nesta espécie. Uma vez detectada a variação geográfica regional no canto de uma espécie, é interessante procurar entender o papel dos fatores ecológicos e históricos como agentes no processo de formação do dialeto. Neste estudo não foi possível separar o efeito do tipo de paisagem do efeito do Rio Branco sobre a estruturação do canto de *S.*

coerulescens, pois a espécie não foi encontrada no ponto amostral mais extremo ao norte do transecto (que correspondia à vegetação florestal). De forma que todos os pontos que estão à margem esquerda do Rio Branco correspondem à vegetação de savana e os da margem direita, à vegetação florestal (Fig.1). A PCA relacionando características quantitativas do canto de *Saltator coerulescens* mostrou pouco poder de distinção entre os cantos que são estruturalmente muito diferentes. Apesar de os 2 eixos principais da PCA somados possuírem relativamente alto poder de explicação das variáveis (69%), a ordenação não demonstrou 2 grupos contrastantes, (coincidentes com o tipo de paisagem) como seria esperado (Fig.16). Em contrapartida, quando foram analisados os tipos de notas, esses grupos surgiram como ficou evidenciado pela ordenação (Fig. 17). Isso deixa clara a importância de considerar características qualitativas nas comparações de cantos. Para esta espécie a forma das notas exprime muito melhor a diferença no canto do que os parâmetros quantitativos, apesar destes também apresentarem diferença.

Os dialetos de *S. coerulescens* provavelmente representam populações alopátricas, já que a presença deles corresponde à distribuição de diferentes sub-espécies. A classificação dessas sub-espécies foi baseada na morfologia, e no estado do Amazonas ocorre sobreposição das sub-espécies *azarae* e *mutus*. *Saltator coerulescens azarae* se estende do oeste da Colômbia até o leste do Rio Madeira, enquanto *S. c. mutus* ocorre no Baixo Amazonas e norte do Brasil (Paynter, 1970) Portanto, o dialeto típico do Amazonas pode corresponder a qualquer uma das 2 sub-espécies mencionadas. Já o dialeto típico do estado de Roraima, representa a sub-espécie *olivascens*.

Saltator coerulescens é uma espécie típica de várzea, habita beira de rios, campos, e capões de florestas secundárias em regiões úmidas (Sick, 1997). Considerando essas características ecológicas e a existência de um grande intervalo sem amostragem da espécie no transecto do estudo (Fig. 4), há possibilidade da sub-espécie *mutus* (ou *azarae*) estar dispersando gradativamente para o norte do estado do Amazonas acompanhando o processo de antropização causado pela BR-174 e seus ramais. Existem evidências de que espécies típicas de várzea, como por exemplo: *Cacicus cela*, *Todirostrum maculatum*, *Megarynchus pitangua*, são favorecidas no processo de expansão provocado pela abertura de estradas, pois elas funcionariam como os rios, facilitando a dispersão dessas espécies (Cohn-Haft *et al.*, 1997). Por sua vez, a sub-espécie *olivascens* parece estar estendendo sua distribuição para o sul do estado de Roraima, acompanhando os ambientes associados ao Rio Branco (várzea e matas de galeria), típicos onde a espécie foi encontrada.

Diversos estudos defendem que os dialetos são capazes de causar impedimento ao fluxo gênico e isolamento reprodutivo (Nottebohm, 1969; Marler, 1970; Gill, 1995; Eilers & Slabbekoorn, 2000). Entretanto, outra abordagem sugere que os dialetos podem ocorrer devido a eventos fundadores, barreiras geográficas ou filopatria estrita, mais do que o cruzamento preferencial baseado no canto (MacDougall-Shackleton, E. A e MacDougall-Shackleton, S, 2001). De qualquer forma é importante que análise genética seja realizada para confirmar as diferenças apontadas pela morfologia e canto de *S. coerulescens*, a fim de poder elevar as sub-espécies à categoria de espécies plenas. Além disso, experimentos de playback, observando a resposta das aves de um dialeto ao dialeto da outra região seriam úteis para confirmar se existem barreiras comportamentais à hibridização dessas sub-espécies. Baker (1981) testou a resposta de fêmeas de *Zonotrichia leucophrys* a dois dialetos no Colorado e verificou que elas responderam mais ao dialeto natal do que ao dialeto estrangeiro, sugerindo que os dialetos podem representar barreiras ao fluxo gênico nesta espécie. O mesmo resultado foi encontrado nessa espécie por Petrinovich e Patterson (1981) na Califórnia. Lemon (1967) testou a resposta de um cardinalídeo *Richmondia cardinalis* a dois dialetos e também verificou maior resposta a tipos de canto locais do que aos de outras regiões. Segundo Lindel (1998), o aprendizado vocal, a evolução cultural e a variação geográfica podem estar ligados à rápida especiação nos Oscines.

6.3 O Rio Branco não parece constituir barreira geográfica para as espécies.

Como sugerido pela falta de diferenciação morfológica descrita (v. Métodos), a maioria dos parâmetros do canto analisados nas três espécies não variou em margens opostas do Rio Branco. Em *T. musculus* (Tab.6) e *S. coerulescens* (Tab 3) nenhuma variável mudou, mas contrariando as expectativas, o número de notas do canto de *C. gujanensis* foi diferente nas margens opostas do Rio Branco (Fig.15b). Portanto, pode ser também que o rio tenha um papel importante na formação ou manutenção da diferença desse elemento do canto de *Cyclarhis gujanensis* em escala macrogeográfica.

6.4 Considerações gerais

Segundo Podos (2004) os dialetos geralmente ocorrem em espécies com histórias de vida e características comportamentais específicas como: dispersão limitada, aquisição do canto em estágios iniciais do desenvolvimento e repertórios comparativamente simples. A fim

de entender porque os cantos de algumas espécies variam muito mais que o de outras, é necessário aprender mais sobre a biologia e comportamento dessas espécies. Especialmente questões relacionadas à ontogenia do canto, ou seja, em que estágio do desenvolvimento as aves aprendem e quais indivíduos da população são os modelos de cópia para os indivíduos que estão aprendendo seus cantos.

Uma boa alternativa para começar a entender mais sobre aspectos comportamentais das espécies analisadas neste estudo, são os experimentos de playback, que constituem uma ferramenta barata e valiosa e permitem testar algumas hipóteses já levantadas para outras espécies. Por exemplo, experimentos de playback poderiam verificar se os parâmetros do canto mudam ou permanecem os mesmos quando o playback é feito com voz de aves de territórios vizinhos, ou então qual a resposta ao playback de uma sub-espécie ao canto da outra.

Além disso, estudos de genética de populações são necessários se pretendemos entender qual é a contribuição relativa da herança genética em uma característica culturalmente herdada como o canto dos Oscines. Por outro lado, as controvérsias geradas pela hipótese de adaptação acústica neste e em muitos outros estudos poderiam ser minimizadas caso pares de espécies congêneres fossem analisados em ambientes acusticamente distintos, como no estudo realizado por Seddon (2005).

7. Conclusão

O uso de espécies de diferentes famílias, com histórias evolutivas e requerimentos ecológicos distintos demonstrou que a variação no canto é espécie- específica e não houve congruência nos padrões encontrados. Em *Cyclarhis gujanensis* o tipo de paisagem pareceu afetar mais o canto do que distância geográfica ou a presença do Rio Branco. A variação no canto de *Saltator coerulescens* mostrou relação com o tipo de paisagem e distância geográfica, mas provavelmente as diferenças encontradas nos dialetos são derivadas de fatores históricos que promoveram isolamento dessas populações. O tipo de paisagem influenciou diferentemente os parâmetros do canto de duas espécies do estudo (*C. gujanensis* e *S. coerulescens*) demonstrando efeito sobre a estrutura do canto de ambas, e por isso pode ser um importante fator a ser considerado na evolução do canto dessas espécies. Por outro lado, o canto de *Troglodytes musculus* variou em aspectos qualitativos e somente demonstrou relação com distância geográfica.

O estudo de vocalizações de aves na região neotropical ainda é incipiente, e outras abordagens com diferentes espécies poderiam trazer contribuições importantes para o entendimento da natureza da variação geográfica no canto dessas aves. A descrição de padrões de variação do canto de espécies neotropicais pode permitir comparações com espécies mais estudadas das regiões temperadas e fornecer idéias para buscarmos futuramente entender os processos responsáveis pelos padrões de variação encontrados nesses ambientes.

8. Referências Bibliográficas

- Badyaev, A.V.; Leaf, E. S. 1997. Habitat associations of song characteristics in *Phylloscopus* and *Hippolais* Warblers. *Auk*, 114 (1): 40-46.
- Baker, M. C.; Cunningham, M. A. 1985. The biology of bird-song dialects. *Behavioral and Brain Sciences*: 85-133.
- Baker, M. C.; Thompson, D. B. 1985. Song dialects of white-Crowned Sparrows: Historical processes inferred from patterns of geographic variation. *Condor* 87:127-141.
- Baker, M. C. 1981. Early experience determines song dialect responsiveness of female sparrows. *Science* 214: 819-820.
- Baker, M. C. 1975. Song dialects and genetic differences in white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys*). *Evolution* 29: 226-241.
- Baptista, L. F.; Gaunt, S. L. L. 1994. Advances in studies of avian sound communication. *Condor* 96: 817-830.
- Baptista, L. F. 1977. Geographic variation in song and dialects of the Puget sound white –crowned sparrow. *Condor* 79: 356-370.
- Barbosa, R. I. 1997. Distribuição das Chuvas em Roraima, p.325-335. In: R. I. Barbosa, E. J. G. Ferreira, and E. G. Castellón (eds.) *Homem, ambiente e ecologia no estado de Roraima*. Manaus: INPA.
- Beecher, M. D.; Brenowitz, E. A. 2005. Functional aspects of song learning in songbirds. *Trends Ecol. Evol.* 20: 143-149.
- Bitterbaum, E.; Baptista, L. F. 1979. Geographical variation in songs of California House Finches (*Carpodacus mexicanus*). *Auk* 96: 462-474.
- Blake, E.R. 1968. Family Vireonidae, Peppershrikes, Shake-Vireos and Vireos. In: *Check-list of Birds of World XIV*. Ed: Paynter, R. A. Jr. Cambridge Massachusetts: 103.
- Brewer, D. 2001. *Wrens, Dippers and Thrashers*. Yale University Press. New Haven and London: 172.
- Catchpole, C. K.; Slater, P. J. B. 1995. *Bird Song: biological themes and variation*. Cambridge University Press. 185-218.
- Charif, R.A; Clark, C.W.; Frisrup, K.M. 2004. Raven 1.2 User's Manual. Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca, NY.

- Cohn-Haft, M. 2000. A case study in amazonian biogeography: vocal and DNA-sequence variation in *Hemitriccus* flycatchers. Ph.D. diss. Louisiana State University, Baton Rouge, EUA.
- Cracraft, J.; Prum, R. O. 1988. Patterns and process of diversification: speciation and historical congruence in some neotropical birds. *Evolution* 42 (3): 603-620.
- Cunningham, M. A.; Baker, M.C.; Boardman, T. J. 1987. Microgeographic song variation in the Nuttall's White-Crowned sparrow. *Condor* 89: 261-275.
- Dias, R. L. 2006. COMUNIDATA v.1.5 Manaus, Amazonas, Brasil.
- Doutrelant, C.; Leitão, A. Georg, M.; Lambrechts, M. M. 1999. Geographic variation in blue tit songs: the result of an adjustment to vegetation type? *Behavioral Science* 136 (4): 481-493.
- Ellers, J.; Slabbekoorn, H. 2003. Song divergence and male dispersal among bird populations: a spatially explicit model testing the role of vocal learning. *Animal Behaviour* 65:671-681
- Ewert, D. N.; Kroodsma, D. E. 1994. Song sharing and repertoires among migratory and resident rufous-sided Towhees. *Condor* 96: 190-196.
- Gill, F. B. 1995. *Ornithology*. Ed W. H. Freeman and Company. New York: 223-260.
- Grant, R. B.; Grant, P.R 1996. Cultural inheritance of songs and its role in the evolution of Darwin's finches. *Evolution* 50 (6): 2471-2487.
- Haavie, J.; Borge, T.; Bures, S.; Garamszegi, L. Z.; Lampe, H. M.; Moreno, J.; Qvarnström, Török; Sætre, G. P. 2004. Flycatcher song in allopatry and sympatry – convergence, divergence, and reinforcement. *J. Evol. Biol.* 17: 227-237.
- Haffer, J. 1992. On the “River effect” in some forest birds of Southern Amazonia. *Bol. Mus. Emilio Goeldi. sér. Zool.* (8): 217-245.
- Handford, P.; Loughheed, S. C. 1991. Variation in duration and frequency characteristics in the song of the rufous-collared sparrow, *Zonotrichia capensis*, with respect to habitat, trill dialect and body size. *Condor* 93: 644-658.
- Handford, P. 1988 Trill rate dialects in the Rufous-collared Sparrow, *Zonotrichia capensis*, in northwestern Argentina. *Can.J. Zool.* 66. 2383-2388.
- Handley, H.G.; Nelson, D. A. 2005. Ecological and phylogenetic effects on song sharing in songbirds. *Ethology* 111: 221-238.
- Hansen, P. 1979: Vocal learning: its role in adapting sound structures to long-distance propagation and a hypothesis on its evolution. *Animal Behaviour* 27: 1270-1271
- Hyman, J. 2002. Conditional strategies in territorial defense: do Carolina wrens play tit-for-tat? *Behavioral Ecology* 13: 664-669.
- Isler, M.; Isler, P. R.; Whitney, B. M. 1998. Use of vocalizations to establish species limits in antbirds (Passeriformes:Thamnophilidae). *Auk* 115(3):577-590.

- Jongman, R. H. G.; Ter Braak, C. J. F. ; Vav Tongeren, O. F. R. 1995. *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Cambridge University Press.
- Kroodsma, D. E; Vielliard, J. M. E; Stiles, G. F.(1996) Study of bird sound in the neotropics: urgency and opportunity. *In: Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds* Eds: Kroodsma, D. E. and Miller, E. H. Cornell University Press.Ithaca and London.
- Kroodsma, D. E.1984. Song of the alder flycatcher (*Empidonax alnorum*) and willow flycatcher (*Empidonax traillii*) are innate. *Auk* 96: 506-515.
- Kroodsma, D. E 1981. Geographical variation and functions of song types in warblers (Parulidae) *Auk* 98: 743-751.
- Kroodsma, D. E.; Verner, J. 1978. Complex singing behaviours among *Cistothorus* wrens. *Auk* 95: 703-716.
- Kroodsma, D. E. 1977. Correlates of song organization among North American wrens. *American Naturalist* 111: 995-1008.
- Lemon, R. E. 1967. The response of cardinals to songs of different dialects. *Animal Behaviour* 15: 538-545.
- Lindell, C. 1998. Limited geographic variation in the vocalizations of a neotropical Furnariid, *Synallaxis albescens*. *Wilson Bulletin* 110 (3): 368-374.
- MacDougall-Shackleton, E. A; MacDougall-Shackleton, S. 2001. Cultural and genetic evolution in mountain white-crowned sparrows: song dialects are associated with population structure. *Evolution* 55: 2568-2575.
- McCune, B.;Mefford, M.J. 1999. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data. MjM software, USA.
- Marler, P. 1970. Birdsong and Speech development: could there be parallels? *American Naturalist* 58: 661-673.
- Naguib, M; Wiley, R. H. 2001. Estimating the distance to a source of sound: mechanisms and adaptations for long-range communication. *Animal Behaviour* 62: 825–837.
- Naka, L. N.; Cohn-Haft, M.; Mallet-Rodrigues, F., Santos, M. P. D. e Torres, M. F. 2006. The avifauna of the Brazilian state of Roraima: bird distribution and biogeography in the Rio Branco basin. *Revista Brasileira de Ornitologia* 14 (3):197-238.
- Nelson, D. A. 1995. A comparative approach to vocal learning: intraspecific variation in the learning process. *Animal Behaviour* 50: 83-97.
- Nelson, D. A. 1992. Song overproduction and selective attrition lead to song sharing in the field sparrow. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 30 (6): 415-424.

- Nelson, D. A. 1989. The importance of invariant and distinctive features in species recognition of bird song. *Condor* 91 (1): 120-130.
- Nottebohm, F. 1975. Continental patterns of song variability in *Zonotrichia capensis*: some possible ecological correlates. *American Naturalist* 109: 605-624.
- Nottebohm, F. 1969. The song of the Chingolo, *Zonotrichia capensis*, in Argentina: description and evaluation of a system of dialects. *Condor* 71:299-315.
- Payne, R. B. 1996. Song Traditions in Indigo Buntings: origin, improvisation, dispersal and extinction in cultural evolution. In: *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds* Eds: Kroodsma, D. E. and Miller, E. H. Cornell University Press. Ithaca and London.
- Payne, R. B. 1986. Bird Song and avian systematics. *Current Ornithology* (3). Ed. Richard F. Johnston. Plenum Press, New York and London. 87-126.
- Paynter, R. A. Jr.; Storer, R. W. 1970. Family Emberizinae, Catamblyrhynchinae, Cardinalinae. In: *Check-list of Birds of the World VIII*. Ed: Paynter, R. A. Jr. Cambridge Massachusetts: 230.
- Petrinovich, L.; Patterson, T. L. 1981. The responses of white-crowned sparrows to songs of different dialects and subspecies. *Z. Tierpsychol.* 57: 1-14.
- Podos, J.; Huber, S. K.; Taft, B. 2004. Bird Song: The Interface of Evolution and mechanism. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35:55-87.
- Podos, J.; Warren, P. S. (in press) The evolution of geographic variation in bird songs. *Advances in the study of Animal Behaviour*.
- Ridgely, R. S.; Tudor, G. 1989. *The Birds of South America: The Oscine Passerines*. University of Texas Press, Austin: 76-79.
- Richards, D. G.; Wiley, R.H. 1980. Reverberations and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest: implications for Animal communication. *American Naturalist* 115: 381-399.
- Rothstein, S. I., and Fleischer, R. C. 1987. Vocal dialects and their possible relation to honest status signaling in the brown-headed cowbird. *Condor* 89:1-23.
- Searcy, W. A.; Anderson, M. 1986. Sexual selection and the evolution of song. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 17: 507-533.
- Seddon, N. 2005. Ecological adaptation and species recognition drives vocal evolution in neotropical suboscine birds. *Evolution* 59: 200-215.
- Sick, H. 1997. *Ornitologia Brasileira*. Ed. Nova Fronteira: 692-718.
- Sigrist, T. 2006. *Aves do Brasil: uma visão artística*. Fosfertil: 576-608.
- Slater, P. J. B. 1989. Bird song learning: causes and consequences. *Ethology Ecology & Evolution* 1:19-46.

- Stouffer, P. 2007. Density, territory size, and long-term spatial dynamics of a guild of terrestrial insectivorous birds near Manaus, Brazil *Auk* 124 (1):291–306.
- Terborgh, J.; Robinson, S. K.; III Parker, T. A.; Munn, C. A.; Pierpoint, N.1990. Structure and Organization of an Amazonian Forest Bird Community. *Ecological Monographs* 60 (2): 213-238.
- Todt, D.; Naguib, M. 2000. Vocal interactions in birds: the use of song as a model in communication. *Adv. Study Behav.* 29: 247-296.
- Tracy, T. T.; Baker, M. C. 1999. Geographic variation in syllables of house finch songs. *Auk* 116(3): 666-669.
- Tubaro, P. L.; Segura, E. T. 1995. Geographic, ecological and subspecific variation in the song of the rufous-browed peppershrike (*Cyclarhis gujanensis*). *Condor* 97: 792-803.
- Tubaro, P. L.; Segura, E. T. (1994). Dialect differences in the song of *Zonotrichia capensis* in the southern Pampas: a test of the acoustic adaptation hypothesis. *Condor* 96:1084-1088.
- Wiley, R. H. & Richards, D. G. 1982: Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection. *In: Acoustic Communication in Birds* (Kroodsma, D. E. & Miller, E. H., eds). Academic Press, New York & London: 131-181.