

Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”

Instituto de Biociências – Campus Botucatu/SP

**Variação bioacústica das vocalizações do
complexo *Taraba major* (Vieillot, 1816) (Aves:
Passeriformes: Thamnophilidae)**

Guilherme Sementili Cardoso

Botucatu/SP

2016

Guilherme Sementili Cardoso

**Variação bioacústica das vocalizações do
complexo *Taraba major* (Vieillot, 1816) (Aves:
Passeriformes: Thamnophilidae)**

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” – Campus Botucatu como requisito para a obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia)

Orientador: Prof. Dr. Reginaldo José Donatelli

Botucatu/SP

2016

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE-CRB 8/5651

Cardoso, Guilherme Sementili

Variação bioacústica das vocalizações do complexo
Taraba major (Vieillot, 1816) (Aves: Passeriformes:
Thamnophilidae) /Guilherme Sementili Cardoso - Botucatu,
2016

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual
Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de
Biociências de
Botucatu

Orientador: Reginaldo José Donatelli

Capes: 20406002

1. Ave - Vocalização. 2. Ave - Distribuição
geográfica.
3. Bioacústica. 4. Distribuição espacial da população.

Palavras-chave: Adaptação acústica; Bioacústica;
Suboscines; Variação geográfica

Dedico este trabalho à minha mãe,
que me ensinou a ter força
acima de tudo.

Agradecimentos

Primeiramente, agradeço à toda a minha família, meu suporte para todos os momentos. Agradeço à minha mãe, a Dona Valentina, que sempre me apoiou, mesmo quando mais precisava de apoio; ao meu pai, Carlos, por todo carinho dispensado; e ao Vinícius, meu irmão, por ser companheiro, amigo, orientador, Sensei, tudo ao mesmo tempo. Agradeço também aos meus tios, e minhas primas, e que sempre deram suporte de todas as maneiras possíveis.

Agradeço também aos amigos do Coral, tanto do Madrigal Régia, quanto do Coral del Chiaro: às sopranos Beatriz, Ana Letícia, Valerie, Marcela, Mirele, Cristina, Clarissa, Rosário; às contraltos Ana Luísa, Aline, Rosangela, Magda, Sueli; aos tenores Éder, Lino, Vinícius, Vinícius e Alexandre; e aos baixos Antônio, Luiz César e Robson. Também sou grato aos meus amigos instrumentistas, que são tantos e tão especiais que tornariam estes agradecimentos demasiadamente longos. De modo especial, agradeço também aos regentes, maestros e amigos, Irandi, Luis Fernando e Paulo Maia (e também à querida Cristiane). A toda esta grande família musical, sou extremamente grato por todas as experiências magníficas e gratificantes. Cada fim de semana, cada apresentação, cada ensaio e cada vivência musical foi importante na minha formação músico e como ser humano.

Aos amigos do Aikido, “*domo arigato gozaimashita*”. Agradeço a todos os que já passaram, aos que estão e aos que virão. Sou grato, de modo especial, pela vivência com meus *senseis* Paulo e Ikeda, aos meus *sempais* Pedro, Nicele, Jéssica e Vinícius, e aos companheiros Junia e Lucas. Também agradeço a todos os amigos de Mogi das Cruzes, que se esforçam para estar conosco. Todos eles ensinaram a me esforçar para a formação do caráter, ter fidelidade com o caminho da razão, a criar o intuito de esforço, ter respeito acima de tudo e conter o espírito de agressão.

Também agradeço aos amigos do Laboratório de Ornitologia. Foram momentos muito gratos de coleta, de diversão e de compartilhamentos. Agradeço especialmente aos amigos: Aline, Fernanda, Renata, Raphael (Branco), Rafael (Preto), Rafael (Mochila), Helena e Douglas. Lembro também daqueles que já não fazem mais parte do quadro do laboratório, mas que auxiliaram no meu processo de formação: Ana Luiza, Marcelo e Flávio.

Não posso me esquecer dos meus “amiguinhos”, aquelas pessoas especiais que tocam o meu coração de maneira mais que especial: Ana, Aline, Marcela, Fernandin, Bia,

Ju, Sakai, Luquinha, Zi, Dante, Fefê. Todos vocês são lindos e especiais, cada um à sua maneira. O convívio (quase) diário com vocês é aquilo que me dá alegria e força.

De modo especial, agradeço ao meu orientador, o Prof. Dr. Reginaldo José Donatelli. Ele sempre acreditou em meu potencial desde a graduação e me forneceu todos os subsídios necessários para desenvolver esta linha de pesquisa, tão nova e fascinante, que é a Bioacústica. Além disso, ele me orientou e “ocidentou”, e permitiu que eu conhecesse novos mundos, tanto dentro da pesquisa quanto fora dela. Sempre foi chefe e amigo, companheiro e supervisor, tudo ao mesmo tempo.

Às minhas “referências bibliográficas”: PODOS, J.; ZOLLINGER, S. A.; BRUMM, H.; SLATER, P. J. B.; MARLER, P.; KROODSMA, D. Tive o prazer imenso de conhecer todas estas pessoas e a sua excelência na produção científica nos diversos eventos nos quais eu participei. Contudo, mais do que apenas uma “referência”, eles demonstraram ser “pessoas”, com aspirações, desejos e ideias. Todos eles se mostraram a parte humana da Ciência, e me mostraram novos horizontes. Além disso, eles me mostraram que a ideia de Ciência Vertical é um mero mito, e que os melhores cientistas também são os mais acessíveis.

E por fim, agradeço à Natacha. Agradeço por tudo. Por compartilhar todos os momentos, os bons e os ruins. Por ter sido a melhor coisa que me aconteceu neste ano (e em todos da minha vida). Por estar disponível e disposta, e por me amar desta maneira tão peculiar e tão linda. Por me deixar entrar na sua vida, em todos os seus detalhes. Por permitir que estes meses se tornassem anos. Enfim, obrigado por ser tão você.

Cantando nas tardes plenas,
somos irmãos, sabiá.
O tempo leva-te as penas.
O tempo penas me dá

“Sabiá, coração de uma viola”, Aylton Escobar

Resumo

A variação vocal é um dos processos que pode levar a especiação em aves. A divergência das características vocais pode levar ao isolamento reprodutivo, uma vez que indivíduos de uma mesma espécie não seriam capazes de reconhecer seus pares que emitam sinais vocais alterados. Sabendo-se que o ambiente exerce uma pressão seletiva importante na transmissão do som, os indivíduos tendem a alterar a estrutura acústica de suas vocalizações, aprimorando a transmissão sonora. Assim, indivíduos de uma mesma espécie que habitam ambientes distintos tendem a apresentar diferenças vocais. Este estudo analisou as vocalizações de *T. major* oriundas de diversas localidades da região Neotropical para identificar possíveis variações vocais entre as diversas subespécies. Estas variações foram correlacionadas com as coordenadas geográficas, com altitude e com a distribuição espacial das subespécies de *T. major*. Foram coletadas 119 vocalizações de indivíduos distintos, que tiveram as suas variáveis temporais e espectrais analisadas por meio do espectrograma e do espectro de amplitude, tomando um limite de -42 dB como referência. Tais características foram correlacionadas com as variáveis de latitude, longitude e altitude. Ao total, foram obtidas quatro subespécies. As variáveis foram reduzidas por uma análise de Componente Principal, e depois classificadas por uma Análise de Função Discriminante. A partir das correlações, observou-se uma relação inversa entre características espectrais e temporais. Valores de frequência decrescem com o aumento da latitude, enquanto os valores temporais aumentam. Do mesmo modo, os valores de frequência tendem a aumentar com o acréscimo da longitude, enquanto os valores temporais decrescem. Algo semelhante ocorre com os grupos atribuídos às subespécies, pois aquelas amostras que estão mais a Noroeste (*T. m. semifasciatus* e *T. m. melanurus*) apresentam menores frequências e maiores durações, enquanto aquelas que se situam mais a sudeste (*T. m. major* e *T. m. stagurus*) apresentam maiores frequências e menores durações. Este efeito pode estar vinculado às características do habitat, pois as subespécies *T. m. semifasciatus* e *T. m. melanurus* estão situadas em regiões de predomínio da Floresta Ombrófila Densa da bacia Amazônica. Deste modo, vocalizações com menores valores de frequência e maiores valores de tempo sofrem menor atenuação sonora que seria causada pela alta densidade de obstáculos para a transmissão. Este tipo de variação vocal é bem documentado, sendo suportado pela Hipótese da Adaptação Acústica.

Palavras-chave: Variação geográfica, Suboscines, Adaptação acústica, Bioacústica

Abstract

The vocal variation is one of the processes that can lead to speciation in birds. The divergence of the vocal features can drive the reproductive isolation, since individuals of the same species will not be able to recognize their mates, which emit altered voice signals. The environment make a significant selective pressure on sound transmission. Thus, individuals tend to change the acoustic structure of their vocalizations to improve the sound transmission. Individuals of the same species that inhabit different environments tend to display vocal differences. This study surveyed the vocalizations of *T. major* from several locations in the Neotropical region to identify possible vocal variations between different subspecies. These variations were correlated with the geographic coordinates, with altitude and with the spatial distribution of subspecies. We collected 119 vocalizations of different individuals. Vocalizations had their temporal and spectral variables measured through the spectrogram and the power spectrum, taking a -42 dB as reference limit. These variables were correlated with latitude, longitude and altitude. From these same data, we identified the predominant subspecies the location of sampling. In total, four subspecies were obtained. The variables were reduced by a principal component analysis. Then, they were classified by a discriminant function analysis. From the correlations, we found an inverse relationship between spectral and temporal characteristics. Frequency values decrease with increasing latitude, while time values increase. Moreover, the frequency values tend to increase with the increase in longitude, while time values decrease. Something similar occurs with the groups assigned to the subspecies, for the northwestern samples (attributed to *T. m. semifasciatus* and *T. m. melanurus*) have lower frequencies and longer durations, while the southeastern ones (attributed to *T. m. major* and *T. m. stagurus*) have higher frequencies and shorter durations. This effect is linked to habitat features, since the subspecies *T. m. semifasciatus* and *T. m. melanurus* are located predominantly in regions of dense rain forest of the Amazon basin. Thus, vocalizations with lower frequency values and greater time values suffer less sound attenuation caused by the high density of obstacles to transmission. This kind of vocal variation is well documented, and supported by the Acoustic Adaptation Hypothesis.

Keywords: Geographical variation, Suboscines, Acoustic Adaptation, Bioacoustics.

Lista de Figuras

- Figura 1.** Estrutura de uma vocalização visualizada em um espectrograma. Estão destacados os elementos (E), as sílabas (S) e os motivos (M). Adaptado de Catchpole & Slater (2008).20
- Figura 2.** Indivíduos de *Taraba major*. Foram representados os machos (a-d) e as fêmeas (e-f) por região. (a) *Taraba major major* macho. (b) *Taraba major melanurus* macho. (c) *Taraba major semifasciatus* macho. (d) *Taraba major stagurus* macho. (e) *Taraba major major* fêmea. (f) *Taraba major stagurus* fêmea.....23
- Figura 3.** Distribuição dos arquivos sonoros de *T. major* amostrados. As áreas destacadas se referem às áreas de ocorrência de cada subespécie.26
- Figura 4** Métodos de visualização e análise das vocalizações de *T. major*. (a) Espectrograma representando o tipo de vocalização amostra. (b) Oscilograma desta mesma vocalização, onde se observam as variáveis temporais amostradas. (c) Espectro de amplitude dos dois motivos (A e B), onde observa-se o método de amostragem das variáveis espectrais amostradas. O limite de -42 dB foi estipulado para evitar os efeitos das bandas de ruído, que se concentram nas frequências mais baixas (menores que 200 Hz). As variáveis DurA, DurB, MinA, MaxA, VarA, PeakA, MinB, MaxB, VarB e PeakB estão destacadas.28
- Figura 5** Estrutura morfológica e sintática das vocalizações de *T. major*. (a-d) Estrutura sintática das vocalizações, onde se observa a sequência de sílabas do tipo a seguida pelas sílabas *b*, que podem ser omitidas (a), ou emitidas uma (b), duas (c) ou três vezes (d). (e-h) Estrutura morfológica das sílabas individuais. Pode-se observar que a morfologia das sílabas do tipo a é composta de dois harmônicos principais (f) e que se modificam durante o tempo de emissão (e). Já a sílaba do tipo b é composta de múltiplos harmônicos trinados e sobrepostos (h), que não se modificam (g).....31
- Figura 6.** Regressão linear entre a latitude e \log_2 DurA. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2).....33
- Figura 7.** Regressão linear entre a latitude e \log_2 TrA. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2).....34
- Figura 8.** Regressão linear entre a latitude e \log_2 MaxA. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2).....34

| | |
|---|----|
| Figura 9. Regressão linear entre a latitude e $\log_2\text{MinA}$. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2)..... | 35 |
| Figura 10. Regressão linear entre a latitude e $\log_2\text{VarA}$. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2)..... | 35 |
| Figura 11. Regressão linear entre a latitude e $\log_2\text{PeakA}$. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2)..... | 36 |
| Figura 12. Regressão linear entre a latitude e $\log_2\text{DurB}$. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2)..... | 36 |
| Figura 13. Regressão linear entre a latitude e $\log_2\text{MaxB}$. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2)..... | 37 |
| Figura 14. Regressão linear entre a latitude e $\log_2\text{MinB}$. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2)..... | 37 |
| Figura 15. Regressão linear entre a latitude e $\log_2\text{PeakB}$. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2)..... | 38 |
| Figura 16. Regressão linear entre a longitude e $\log_2\text{DuraA}$. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2)..... | 38 |
| Figura 17. Regressão linear entre a longitude e $\log_2\text{MaxA}$. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2)..... | 39 |
| Figura 18. Regressão linear entre a longitude e $\log_2\text{MinA}$. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2)..... | 39 |
| Figura 19. Regressão linear entre a longitude e $\log_2\text{PeakA}$. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2)..... | 40 |
| Figura 20. Regressão linear entre a longitude e $\log_2\text{MaxB}$. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2)..... | 40 |
| Figura 21. Regressão linear entre a longitude e $\log_2\text{PeakB}$. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2)..... | 41 |
| Figura 22. Regressão linear entre a altitude e $\log_2\text{DurA}$. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2)..... | 41 |
| Figura 23. Regressão linear entre a altitude e $\log_2\text{TrA}$. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2)..... | 42 |

| | |
|--|----|
| Figura 24. Média e desvio-padrão de N nos quatro grupos atribuídos às subespécies. A barra preta representa a média e as barras superiores e inferiores, o desvio-padrão de cada uma. As letras representam os agrupamentos das variáveis segundo a análise de variância (Kruskall-Wallis - $X^2 = 16398$; $p = 0,001$)..... | 43 |
| Figura 25 Média e desvio-padrão de DurA nos quatro grupos atribuídos às subespécies. A barra preta representa a média e as barras superiores e inferiores, o desvio-padrão de cada uma. As letras representam os agrupamentos das variáveis segundo a análise de variância (Kruskall-Wallis - $X^2 = 18,970$; $p < 0,001$)..... | 43 |
| Figura 26. Média e desvio-padrão de TrA nos quatro grupos atribuídos às subespécies. A barra preta representa a média e as barras superiores e inferiores, o desvio-padrão de cada uma. As letras representam os agrupamentos das variáveis segundo a análise de variância (Kruskall-Wallis - $X^2 = 40,910$; $p < 0,001$)..... | 44 |
| Figura 27. Média e desvio-padrão de MaxA nos quatro grupos atribuídos às subespécies. A barra preta representa a média e as barras superiores e inferiores, o desvio-padrão de cada uma. As letras representam os agrupamentos das variáveis segundo a análise de variância (Kruskall-Wallis - $X^2 = 40,910$; $p < 0,001$). | 44 |
| Figura 28. Média e desvio-padrão de MinA nos quatro grupos atribuídos às subespécies. A barra preta representa a média e as barras superiores e inferiores, o desvio-padrão de cada uma. As letras representam os agrupamentos das variáveis segundo a análise de variância (Kruskall-Wallis - $X^2 = 50,953$; $p < 0,001$). | 45 |
| Figura 29. Média e desvio-padrão de VarA nos quatro grupos atribuídos às subespécies. A barra preta representa a média e as barras superiores e inferiores, o desvio-padrão de cada uma. As letras representam os agrupamentos das variáveis segundo a análise de variância (Kruskall-Wallis - $X^2 = 15,614$; $p = 0,001$)..... | 45 |
| Figura 30. Média e desvio-padrão de PeakA nos quatro grupos atribuídos às subespécies. A barra preta representa a média e as barras superiores e inferiores, o desvio-padrão de cada uma. As letras representam os agrupamentos das variáveis segundo a análise de variância (Kruskall-Wallis - $X^2 = 58,532$; $p < 0,001$). | 46 |
| Figura 31. Média e desvio-padrão de DurB nos quatro grupos atribuídos às subespécies. A barra preta representa a média e as barras superiores e inferiores, o desvio-padrão de cada uma. As letras representam os agrupamentos das variáveis segundo a análise de variância (Kruskall-Wallis - $X^2 = 16,643$; $p = 0,001$). | 46 |

| | |
|---|----|
| Figura 32. Média e desvio-padrão de MaxB nos quatro grupos atribuídos às subespécies. A barra preta representa a média e as barras superiores e inferiores, o desvio-padrão de cada uma. As letras representam os agrupamentos das variáveis segundo a análise de variância (Kruskall-Wallis - $X^2 = 33,175$; $p < 0,001$). | 47 |
| Figura 33 Média e desvio-padrão MinB nos quatro grupos atribuídos às subespécies. A barra preta representa a média e as barras superiores e inferiores, o desvio-padrão de cada uma. As letras representam os agrupamentos das variáveis segundo a análise de variância (Kruskall-Wallis - $X^2 = 24,212$; $p < 0,001$). | 47 |
| Figura 34. Média e desvio-padrão de VarB nos quatro grupos atribuídos às subespécies. A barra preta representa a média e as barras superiores e inferiores, o desvio-padrão de cada uma. As letras representam os agrupamentos das variáveis segundo a análise de variância (Kruskall-Wallis - $X^2 = 0,682$; $p = 0,877$). | 48 |
| Figura 35. Média e desvio-padrão de PeakB nos quatro grupos atribuídos às subespécies. A barra preta representa a média e as barras superiores e inferiores, o desvio-padrão de cada uma. As letras representam os agrupamentos das variáveis segundo a análise de variância (Kruskall-Wallis - $X^2 = 21,150$; $p < 0,001$). | 48 |
| Figura 36. Distribuição das amostras com relação às duas funções discriminantes que apresentaram autovalores $> 0,5 $. A linhas pontilhadas representam a divisão das amostras em grupos definidos pela semelhanças apontadas pela análise discriminante (subespécies: maj – <i>T. m. major</i> ; mel – <i>T. m. melanurus</i> ; sem – <i>T. m. semifasciatus</i> ; sta – <i>T. m. stagurus</i>). | 52 |
| Figura 37. Distribuição dos centroides dos grupos de subespécies nas duas funções discriminantes obtidas. As linhas pontilhadas representam a amplitude das amostras em relação aos centroides. As setas representam os componentes principais (CP) como biplots de correlação canônica, demonstrando o modo como as amostras se relacionam com os componentes principais mais relevantes (e com as variáveis reduzidas por eles). | 54 |
| Figura 38. Associação entre as variáveis temporais e espectrais, as coordenadas geográficas e as distribuições das subespécies. A linha pontilhada representa a relação diagonal entre as variáveis acústicas e as coordenadas geográficas. Os sinais demonstram quais quadrantes assumem os maiores valores para aquelas variáveis. | 55 |

Lista de Tabelas

- Tabela 1.** Coeficientes de correlação de Spearman entre as variáveis bioacústicas e latitude, longitude e altitude. Os valores em negrito apresentaram significância estatística ($p < 0,01$).32
- Tabela 2.** Teste *post-Hoc* de Dunn-Bonferroni, que correlaciona os grupos aos pares. Os valores assinalados demonstram as variáveis que são estatisticamente distintas para aquele par ($p < 0,01$). A variável VarB não obteve classificação, pois sua distribuição não difere entre os grupos de subespécies (maj – *T. m. major*; mel – *T. m. melanurus*; sem – *T. m. semifasciatus*; sta – *T. m. stagurus*).49
- Tabela 3.** Autovalores dos componentes extraídos pela análise de componentes principais (ACP), exibindo os autovalores e as porcentagens de variância explicadas por cada componente. Os valores destacados são aqueles que foram selecionados para a análise discriminante porque possuíam autovalores absolutos maiores que 0,5.50
- Tabela 4.** Matriz de correlação entre os componentes principais e as variáveis bioacústicas analisadas. Os autovalores destacados representam àqueles com valor absoluto maior que 0,5.50
- Tabela 5.** Correlação entre as funções discriminantes e os componentes principais. Os valores destacados representam àqueles cuja função assume os maiores valores para cada CP. Abaixo estão os autovalores, as porcentagens de variância e as correlações canônicas de cada função discriminante gerada.51
- Tabela 6.** Matriz de comparação da análise discriminante. Ela ocorre entre os grupos de subespécies originais obtidas pelas coordenadas geográficas e os grupos de subespécies previstos segundo a classificação de *Jackknife* da análise discriminante.53

Sumário

| | |
|---|----|
| 1. Introdução | 16 |
| a. Comunicação Sonora | 16 |
| b. Definições | 18 |
| i. Vocalização como “Gesto” | 18 |
| ii. “Canto”, elementos, sílabas e motivos..... | 19 |
| c. Ontogenia e variação vocal em aves | 20 |
| d. Espécie de estudo | 22 |
| e. Objetivos | 24 |
| 2. Material e Métodos | 25 |
| a. Levantamento de Arquivos | 25 |
| b. Análise das vocalizações | 27 |
| c. Análise Estatística | 29 |
| 3. Resultados | 30 |
| a. Variação na sintaxe | 30 |
| b. Variação por latitude, longitude e altitude | 32 |
| c. Variação entre subespécies | 42 |
| 4. Discussão | 56 |
| 5. Considerações Finais | 62 |
| 6. Conclusão | 64 |
| 7. Referências Bibliográficas | 65 |
| 8. Apêndice | 75 |

1. Introdução

a. Comunicação Sonora

O processo de comunicação estabelece uma relação entre indivíduos. Através de suas características fisiológicas um emissor gera um sinal com propriedades apropriadas para determinado contexto. O sinal atravessa um meio de propagação e é captado pelos órgãos sensoriais de um receptor. Por intermédio deste sinal, um receptor em potencial pode ajustar suas funções biológicas como resposta (BRADBURY & VEHRENCAMP, 2011). Assim sendo, a comunicação depende da intencionalidade do emissor e da capacidade de interpretação do receptor. Todo esse processo é estruturado para criar uma relação entre emissor e receptor, buscando um ajuste de ambos ao ambiente (SILVA, 2001).

Os animais podem se comunicar através de longas distâncias por meio de diversos canais, mas os mais utilizados no meio terrestre são os canais sonoros, visuais e químicos (ALCOCK, 1989). Cada um destes canais apresenta vantagens e desvantagens em seu uso para a comunicação. Sinais visuais são muito empregados devido ao seu baixo custo energético. Entretanto, seu uso é restrito a ambientes que tenham disponibilidade de luz e que não apresentem objetos que se interponham entre o receptor e o emissor (CATCHPOLE & SLATER, 2008). Já os sinais químicos não apresentam tais desvantagens. Eles apresentam um alto alcance de detecção e não são detidos por obstáculos ambientais nem pela falta de luminosidade. Contudo, sua persistência no ambiente pode se tornar um problema para organismos que necessitem de uma rápida mudança no conteúdo da mensagem. Deste modo, tais sinais químicos não são adequados para a transmissão de mensagens complexas, que sofrem mudanças no decorrer do processo comunicativo (CATCHPOLE & SLATER, 2008; MARLER & SLABBEKOORN, 2004).

A natureza rápida e transiente dos sinais acústicos é ideal para a transmissão de informação através de um meio. O canal sonoro não impõe as mesmas dificuldades que os outros canais. Por ser uma onda mecânica, o som pode se propagar em todas as direções em um meio fluido, o que permite que ele seja transmitido em volta (e até mesmo através) de obstáculos. Além disso, não existem restrições quanto à luminosidade para a sua transmissão (ALCOCK, 1989). A rápida transiência sonora torna fácil o ajuste momentâneo do indivíduo em resposta ao contexto, permitindo respostas eficazes às dificuldades impostas pelo meio. Contudo, esta mesma característica confere uma desvantagem aos sinais sonoros. Eles são altamente custosos aos indivíduos que os produzem (BRACKENBURY, 1979). Em cada vez que emite um som, o indivíduo gasta energia com os músculos respiratórios e fonadores para a sua produção. Para determinadas espécies, os custos energéticos são superados pelas vantagens conferidas por este tipo de emissão.

Dentre os diferentes canais de comunicação, as aves priorizam os sinais visuais e auditivos, como indicado pela elaborada coloração de suas plumagens e pela complexidade de suas vocalizações (CATCHPOLE & SLATER, 2008). As aves vocalizam por meio de um órgão específico para esta função, denominado siringe, que se encontra na junção entre a traqueia e os dois brônquios primários. Este órgão é composto de cartilagens, músculos e membranas, e se divide em duas metades. Estas duas unidades emitem sons complexos, simultaneamente, por meio da vibração de uma membrana timpaniforme que se situa medianamente (GILL, 2007). Estas emissões, além de possuírem diferentes conteúdos de frequência, podem ser moduladas independentemente entre si, gerando diferentes harmônicos na vocalização final (MARLER & SLABBEKOORN, 2004; CATCHPOLE & SLATER, 2008).

b. Definições

i. Vocalização como “Gesto”

Marler (2000) afirma que uma linguagem de comunicação acústica precisa ser composta de sentenças. A construção destas sentenças necessita de uma dupla organização dos seus constituintes. Estes dois níveis de organização sintática são denominados “sintaxe fonológica” e “sintaxe lexical”. A sintaxe fonológica tem como base a recombinação de elementos estruturais (e.g. fonemas) em diferentes sequências (e.g. palavras), onde cada componente não apresenta significado sozinho. Já uma sintaxe lexical é uma recombinação destas sequências em diferentes ordens (e.g. sentenças), onde o significado reside em dois níveis. Na comunicação animal não existem exemplos de espécies que possuam a capacidade de criar sequências, combinando diferentes elementos simbólicos em sentenças com novos significados. Deste modo, a comunicação animal se restringe ao nível de sintaxe fonológica e não atinge níveis mais profundos de comunicação abstrata e simbólica (MARLER, 2000; MOLINO, 2000).

A emissão vocal de uma ave é compreendida dentro de um “gesto” (MEAD, 2009). Um gesto corresponderia a um estímulo a outros indivíduos dentro de um mesmo contexto social. A partir da “conversação de gestos”, indivíduos deflagram ações e respostas uns nos outros. Um indivíduo emite um gesto com significado simples e único dentro do contexto. Contudo, esta interação mediada por gestos não pode ser confundida com uma linguagem articulada, porque apesar de haver uma ação comunicativa, os indivíduos que interagem através de gestos não compartilham símbolos (HABERMAS, 2009). A vocalização de uma ave, portanto, não configura um símbolo abstrato pois, mesmo quando aprendido e reproduzido, a ave vocaliza para outras, e não para si mesma. A relação com o gesto vocal é direcionada apenas para terceiros (MEAD, 2009; CASAGRANDE, 2014). Um símbolo precisa ter influência tanto para outros indivíduos quanto para si próprio, numa relação de comunicação interpessoal (HABERMAS, 2009). A vocalização de uma ave,

mesmo em toda a sua complexidade, ainda constitui um gesto, onde a relação se dá através de uma troca de sinais e de respostas. Para considerá-la linguagem, ela deveria se encaixar em um contexto social e cultural onde a troca de sinais entre os componentes possuísse um conteúdo que afetasse não somente aos receptores potenciais, mas também ao emissor, criando um vínculo interpessoal dotado de significado e afetividade.

ii. “Canto”, elementos, sílabas e motivos.

Como as emissões vocais não constituem uma linguagem dotada de símbolos abstratos, os termos referentes a elas devem ser revistos. Qualquer emissão vocal produzida por um órgão fonador específico e que exerça a função de comunicação sonora entre dois indivíduos será denominada “vocalização”, e não “canto”. Deste modo, o ato de vocalizar não deve ser confundido com o ato de “cantar”. Não existem provas conclusivas de que aves são capazes de produzir sentenças que apresentem uma sintaxe lexical típica das composições humanas (MOLINO, 2000). Ainda que algumas delas vocalizem em padrões semelhantes aos modos tonais e rítmicos da música humana (ARAYA-SALAS, 2012; GINGRAS & DOOLITTLE, 2015; RAVIGNANI, 2015), a mensagem transmitida por suas vocalizações ainda não atinge um nível simbólico abstrato que permita comparar a evolução deste “canto” das aves com a música humana.

Pelo mesmo motivo, utilizarei o termo “elemento” para designar as menores unidades sonoras constituintes da vocalização, e não “nota”, que é o normalmente empregado, como recomendado por Catchpole & Slater (2008). O conjunto destes elementos, agrupados em uma unidade sonora composta, foi denominado “sílabas” (MARLER & SLABEKOORN, 2004). A organização destas sílabas em conjuntos temporais foi denominada “motivo” (e não “frase” ou “sentença”), já que este termo compreende organizações sintáticas em vários níveis de complexidade (BERWICK *et al.*, 2011). Deste modo, uma vocalização é composta de conjuntos de motivos organizados temporalmente (Fig. 1).

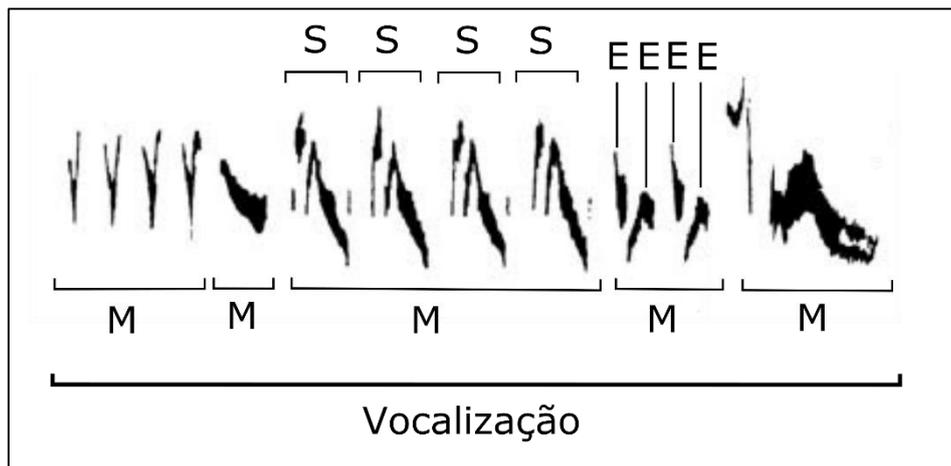


Figura 1. Estrutura de uma vocalização visualizada em um espectrograma. Estão destacados os elementos (E), as sílabas (S) e os motivos (M). Adaptado de Catchpole & Slater (2008).

c. Ontogenia e variação vocal em aves

A variação vocal em aves ocorre por meio de mecanismos distintos, dependendo do grupo, já que a ontogenia vocal é o fator de maior influência neste caso. Uma abordagem mais tradicional afirma que as vocalizações das aves podem ter origem inata ou aprendida. As aves que apresentam vocalizações inatas desenvolvem-nas normalmente na ausência de um modelo auditivo (KROODSMA, 1984; 1985; 1989; VIELLIARD, 1997; TOUCHTON *et al.*, 2014), enquanto as que apresentam vocalizações aprendidas precisam de um tutor para transmitir o modelo específico de vocalização (THORPE, 1958; NOTTEBOHM, 1968). Nesta modalidade, o *feedback* auditivo e a aprendizagem extensiva exercem grande influência no desenvolvimento vocal das espécies (KROODSMA, 1984; SLATER, 1989). Uma vocalização aprendida é passível de alterações populacionais e até mesmo individuais (BRADLEY, 1981; BORROR, 1987, GRANT & GRANT, 1979, LACHLAN & SLATER, 2003). Devido à capacidade de incorporação de novos elementos e estruturas, este tipo de vocalização apresenta padrões de variação mais complexo (VIELLARD, 1997). O aprendizado é um bom mecanismo para a transmissão de informações, pois permite a adaptação social, genética e ambiental, e pode ser indicativo qualidade de um determinado macho (KROODSMA, 2005; CATCHPOLE & SLATER, 2008).

O estudo das variações vocais em aves é muito difundido dentro dos grupos de aves Passeriformes Oscines (subordem Passeri) já que suas vocalizações são consideradas aprendidas (MARLER & TAMURA, 1964; MARLER, 1970) e as variações vocais podem ser explicadas pelos desvios de aprendizado que ocorrem entre as populações distintas. Ao passar pelo processo de aprendizagem, um indivíduo jovem é suscetível à influência de fatores externos, como o ambiente e a qualidade vocal de seus tutores. Qualquer influência no processo de aprendizagem pode acarretar uma modificação na vocalização final deste indivíduo (MARLER & SLABEKOORN, 2004) e variações na precisão de aprendizagem. Com o tempo, estas modificações podem acarretar variações geográficas características de determinadas população, denominadas “dialetos” (PODOS & WARREN, 2007).

Já as variações de uma vocalização inata, atribuída às aves Suboscines (subordem Tyrannidae) às não-Passeriformes (exceto Trochiliformes e Psittaciformes), podem refletir diferenças genéticas que ocorrem entre populações de uma mesma espécie (KROODSMA, 2005). A aprendizagem vocal exerce pouca influência na estruturação da vocalização final de um indivíduo (KROODSMA & KONISHI, 1991). Isto torna as aves Suboscines bons modelos de análise vocal entre populações, já que qualquer diferença entre suas vocalizações não poderia ser atribuído aos padrões culturais de aprendizado (SEDDON *et al.*, 2002). Neste caso, tal variação vocal seria resultado de alterações bioacústicas ao longo de várias gerações, em resposta às pressões seletivas exercida pelo ambiente na comunicação da espécie. Estas modificações auxiliariam na transmissão do sinal vocal através do ambiente (BONCORAGLIO & SAINO, 2007; EY & FISCHER, 2009). Tal paradigma da ontogenia das vocalizações de Suboscines é fundamentado em estudos pontuais, utilizando espécies de Tyrannidae (KROODSMA, 1984; 1985; 1989) e Thamnophilidae (TOUCHTON *et al.*, 2014). Algumas pesquisas encontraram variações nas vocalizações em espécies Suboscines, como em Furnariidae (LINDEL, 1998), Tyrannidae (SEDGWICK, 2001; RIOS-CHÉLEN *ET AL.*, 2005; LEGER, 2005; LEIN, 2008; LOVELL &

LEIN, 2013); Cotingidae (FITZSIMMONS *et al.*, 2008) e Thamnophilidae (CATALANO, 2015). Tais variações vocais poderiam ser indicativas de divergência evolutiva dentro da espécie, constituindo uma etapa inicial do processo de especiação (SEDDON & TOBIAS, 2007). Isler *et al* (1998) argumentam que as características bioacústicas das vocalizações de Thamnophilidae são capazes de diagnosticar diferenças entre populações, caracterizando-as como espécies válidas. Contudo, tal afirmação acerca da ontogenia vocal de Suboscines pode ser contestada com evidências recentes de aprendizagem vocal em espécies deste grupo (KROODSMA *et al.*, 2013), o que permite uma reconsideração da influência cultural na vocalização de Suboscines (RAPOSO & HÖFLING, 2003).

d. Sub-espécies de estudo

A família Thamnophilidae apresenta 49 gêneros e 235 espécies (GILL & DONSKER, 2015) e está inserida nos dos Passeriformes Suboscines. Esta subordem se diferencia dos Oscines devido à morfologia de sua siringe, que apresenta um menor número de músculos associados, quando comparados com os Oscines (KING, 1989; ZIMMER & ISLER, 2003; GILL, 2007). Estudos comprovaram a separação de Thamnophilidae e Formicariidae em duas famílias distintas (SIBLEY & AHLQUIST, 1990). A maioria das espécies de Thamnophilidae habita ambientes arbóreos, utilizando desde o estrato arbustivo até o sub-bosque para forragear em busca de artrópodes e, algumas vezes, pequenos vertebrados (RIDGELY & TUDOR, 1994). Em geral, as espécies apresentam dimorfismo sexual nas plumagens, sendo que os machos tendem a ser negros, cinzas e brancos, e as fêmeas marrons, ferrugíneas e pardas (ZIMMER & ISLER, 2003). As espécies habitam ambientes densos e são pouco visíveis. São aves sedentárias, monogâmicas, com formação de pares por toda a vida. Quase todas emitem vocalizações conspícuas e fáceis de identificar, com um padrão de repetição silábica (ZIMMER & ISLER, 2003).

Taraba major (Vieillot, 1816) ou choró-boi (Fig. 2) é uma espécie de ampla distribuição. Ocorre do Norte da Argentina até o Sul do México. Ela habita o sub-bosque de mata e densos arbustos em matas de galeria, cerrado, matas secundárias e nas bordas e clareiras de florestas tropicais pluviais (ZIMMER & ISLER, 2003). O estudo da vocalização de espécies de ampla distribuição geográfica como a *T. major* permite registrar as possíveis variações presentes, podendo determinar se estas são distintas o suficiente para caracterizar cada população. Deste modo, as vocalizações poderiam ser empregadas também como ferramentas auxiliares em estudo de taxonomia e filogenia de aves.



Figura 2. Indivíduos de *Taraba major*. Foram representados os machos (a-d) e as fêmeas (e-f) por região. (a) *Taraba major major* macho. (b) *Taraba major melanurus* macho. (c) *Taraba major semifasciatus* macho. (d) *Taraba major stagurus* macho. (e) *Taraba major major* fêmea. (f) *Taraba major stagurus* fêmea.

e. Objetivos

Este estudo analisou as características sintáticas e bioacústicas as vocalizações de *T. major* na região Neotropical. Por meio destas análises, possíveis variações geográficas foram investigadas nas vocalizações destas aves Suboscines. Estas variações serão relacionadas com as coordenadas geográficas e com a distribuição das subespécies do complexo. Deste modo, observaremos se existem características estruturais nas vocalizações que sejam capazes de individualizar as diferentes populações e/ou subespécies. Além disso, tal estudo contribui para o avanço dos estudos em vocalizações de Aves Suboscines, abundantes na região Neotropical, pois as pesquisas em Bioacústica direcionadas para tal grupo são escassas.

2. Material e Métodos

a. Levantamento de Arquivos

As vocalizações de *T. major* coletadas são oriundas de diversas localidades da América do Sul. Devido à ampla distribuição do complexo, as vocalizações foram obtidas a partir de bancos de dados pré-existentes. Elas pertencem à base de dados do site XenoCanto (PLANQUÉ *et al.*, 2005), à base de dados do site Wiki Aves (GUEDES, 2008) e ao acervo fonográfico do Macauley Library. Apenas o tipo de vocalização que aparecia mais vezes entre os arquivos sonoros foi amostrado. Os arquivos foram selecionados previamente de acordo com sua qualidade. Aqueles que apresentavam nível de ruído excessivo; baixa qualidade de gravação; presença de outras espécies de aves gravadas; ou outro fator que dificultasse a identificação do oscilograma, do espectro de amplitude e do espectrograma foram excluídos da amostra. Também foram retirados da amostra os arquivos que apresentavam informações incompletas ou duvidosas. Foram coletados arquivos sonoros que representaram a amplitude geográfica da espécie. A partir das localidades fornecidas pelos autores, foi possível identificar subespécie do indivíduo coletado em determinada região. Ao total, foram coletadas 119 vocalizações pertencentes a quatro subespécies: *Taraba major major*, *Taraba major melanurus*, *Taraba major semifasciatus* e *Taraba major stagurus*. Além disso, a localização das subespécies segundo as coordenadas geográficas e a altitude com relação ao nível do mar foi extraída dos metadados de cada arquivo.

A distribuição das subespécies seguiu as proposições de Zimmer & Isler (2003), de Ridegley & Tudor (1994) e de Sick (1997). *T. m. major* é encontrada ao Norte e ao Leste da Bolívia, ao Centro-Sul do Brasil, ao Leste do Paraguai e ao Norte da Argentina; *T. m. melanurus* é encontrada ao Sudeste da Colômbia, ao Leste do Equador, ao Leste do Peru e ao Sudoeste da Amazônia brasileira; *T. m. semifasciatus* é encontrada em grande parte

do Leste da Colômbia, ao Nordeste e Sul da Venezuela, na ilha de Trinidad, nas Guianas, no Suriname, e no Nordeste e Centro-Sul da Amazônia brasileira; e *T. m. stagurus* é encontrada ao Leste e ao Nordeste do Brasil (Fig. 3). Os arquivos sonoros que se situavam na zona de sobreposição entre as áreas de ocorrência de duas subespécies também foram excluídos da amostragem, já que este fator impedia a classificação da amostra segundo as subespécies encontradas. A lista de vocalizações encontra-se no Apêndice 1.

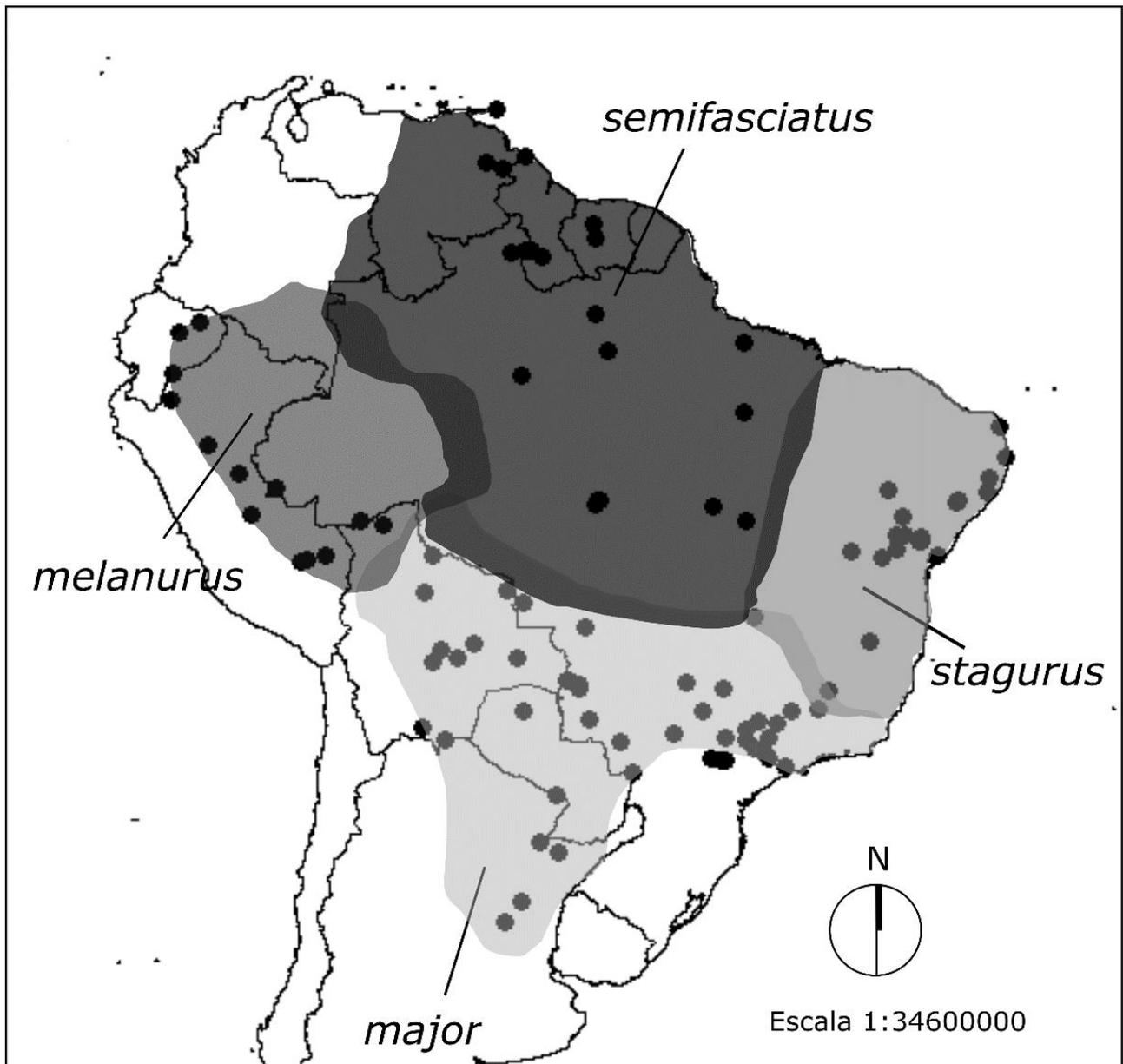


Figura 3. Distribuição dos arquivos sonoros de *T. major* amostrados. As áreas destacadas se referem às áreas de ocorrência de cada subespécie.

b. Análise das vocalizações

Os arquivos sonoros já digitalizados foram padronizados através do *software Sony Sound Forge Pro 10.0* (Sony Creative Software, 2010). Os arquivos tiveram os canais convertidos para *mono* quando necessário, a uma taxa de 44.100 Hz, 16 bits de resolução e no formato “.wave”. Uma vocalização completa foi selecionada em cada arquivo sonoro. Para que as variáveis bioacústicas fossem medidas, foram analisados os oscilogramas e os espectros de amplitudes relativas às frequências de cada vocalização, utilizando um limite de -42dB (resolução = 512 bits, janela Hanning) com relação ao harmônico que apresenta o pico de frequência. Este limite foi estipulado para evitar os efeitos das bandas de ruído ambiental (Fig. 4).

As sílabas das vocalizações foram classificadas visualmente. Elas foram determinadas de acordo com sua morfologia, indicada pelo formato, coloração e intensidade dos elementos gerados pelos espectrogramas (FFT = 512 bits, Overlap = 93,75%, Escala = dB², janela Hanning) a partir do *software Sonic Visualizer 2.4* (QUEEN MARY UNIVERSITY OF LONDON, 2013). As variáveis bioacústicas a seguir foram obtidas pelo gráfico do espectro de amplitude (Fig. 4): N (número de sílabas A, em unidades) DurA (duração do conjunto total de sílabas A), TrA (taxa de repetição das sílabas A, medida através da divisão entre N e DurA), MaxA (frequência máxima do conjunto de sílabas, em kHz), MinA (frequência mínima do conjunto de sílabas A, em kHz), VarA (variação na frequência do conjunto de sílabas A, em kHz), PeakA (frequência de pico do conjunto de sílabas A, em kHz), DurB (duração do conjunto total de sílabas B), MaxB (frequência máxima do conjunto de sílabas B, em kHz), MinB (frequência mínima do conjunto de sílabas B, em kHz), VarB (variação na frequência do conjunto de sílabas B, em kHz), PeakB (frequência de pico do conjunto de sílabas B, em kHz). Deste modo, foram medidas variáveis temporais (relativas ao tempo dos motivos) e espectrais (referentes às frequências). Para cada vocalização, calculou-se a média e o desvio padrão das variáveis.

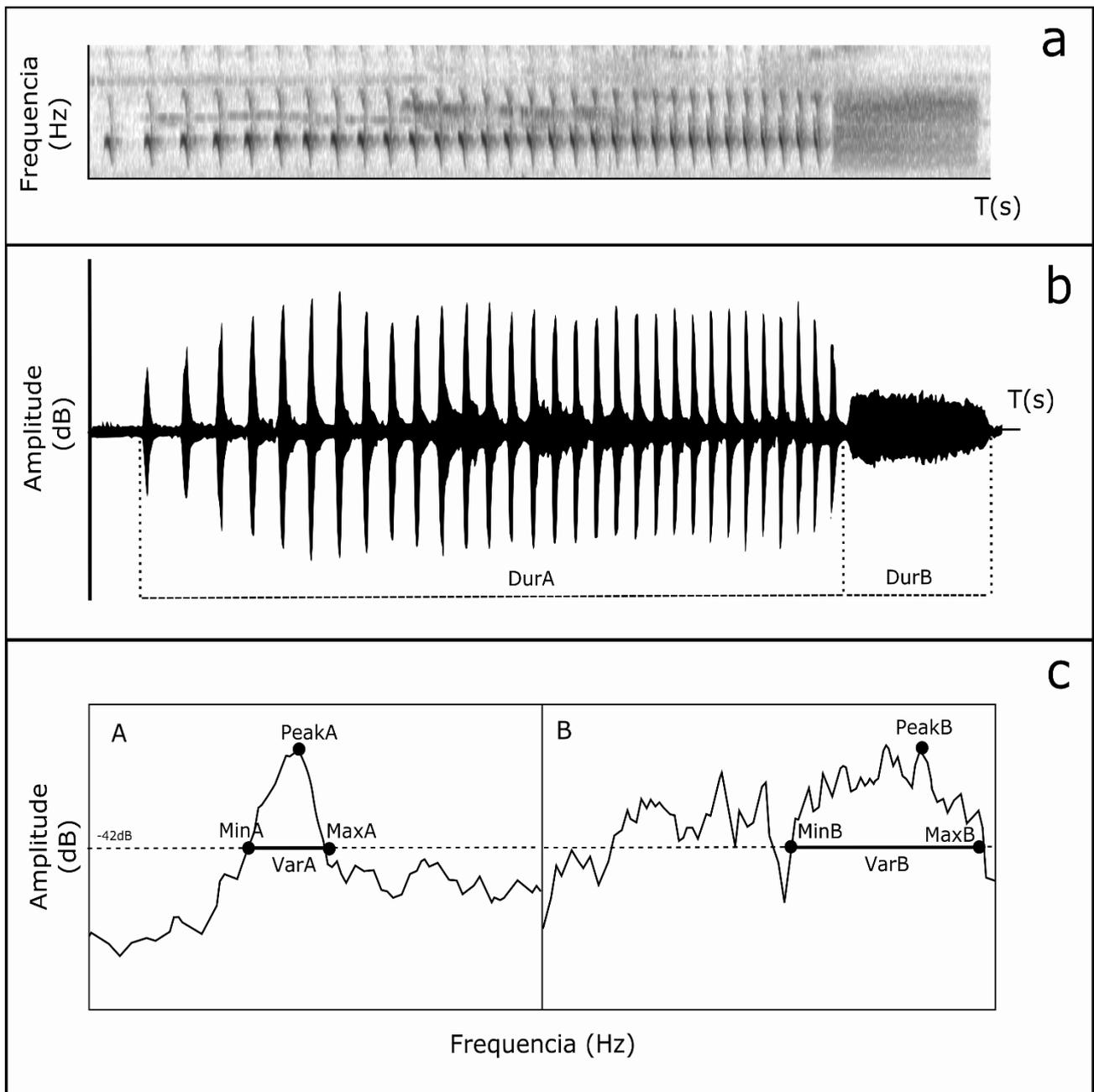


Figura 4 Métodos de visualização e análise das vocalizações de *T. major*. (a) Espectrograma representando o tipo de vocalização amostra. (b) Oscilograma desta mesma vocalização, onde se observam as variáveis temporais amostradas. (c) Espectro de amplitude dos dois motivos (A e B), onde observa-se o método de amostragem das variáveis espectrais amostradas. O limite de -42 dB foi estipulado para evitar os efeitos das bandas de ruído, que se concentram nas frequências mais baixas (menores que 200 Hz). As variáveis DurA, DurB, MinA, MaxA, VarA, PeakA, MinB, MaxB, VarB e PeakB estão destacadas.

c. Análise Estatística

As variáveis bioacústicas foram relacionadas com a latitude, a longitude e a altitude através da Correlação de Spearman (ρ). As variáveis que apresentaram significância estatística ($p < 0,01$) foram submetidas aos modelos de regressão linear generalizada para verificar se a correlação poderia ser explicada pela interação entre variáveis geográficas e bioacústicas. As variáveis foram padronizadas para se ajustarem aos modelos lineares por meio do \log_2 .

Utilizou-se o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis, com a correção *post-Hoc* de Dunn-Bonferroni, para verificar se existem diferenças entre as variáveis e as amostras atribuídas às diferentes subespécies. Através deste teste, podemos comparar quais pares de subespécies são diferentes entre si, levando em consideração cada uma das doze variáveis. Posteriormente, uma análise de componente principal (ACP) foi conduzida com as variáveis que apresentaram distribuições diferentes entre os grupos. Esta análise de redução de fator diminui a redundância e a colinearidade dos dados, além de reduzir o número de variáveis. Ela permite também explorar os dados que apresentam a maior parte da variância entre os grupos de subespécies.

Os componentes principais (CP) que apresentarem autovalores absolutos maiores que 0,5 foram submetidos a uma Análise de Função Discriminante (AFD), gerando três funções discriminantes. Esta análise permite a redução das variáveis para o agrupamento das amostras em um número de conjuntos já conhecido. Posteriormente, por meio da AFD foi possível classificar as amostras em grupos previstos e comparar com os grupos presumidos, correspondentes às diferentes subespécies. As análises foram realizadas no software *IBM SPSS Statistics for Windows 22.0* (IBM, 2013).

3. Resultados

a. Variação na sintaxe

As vocalizações não apresentaram variação combinatória na sua estrutura sintática (Fig. 5). Observa-se que as vocalizações de *T. major* são constituídas por dois tipos de motivos, cada um apresentando um único tipo de sílaba distinto, classificados de acordo com sua estrutura morfológica. Estas sílabas foram denominadas do tipo a e do tipo b. O primeiro motivo (A) é constituído de uma sequência temporal de sílabas do tipo a repetidas, que sofrem modificações graduais em sua morfologia e em sua duração no decorrer do motivo. As sílabas deste motivo possuem dois elementos sibilados em harmônicos, que vão se tornando gradualmente mais agudos e com uma variação de frequência mais abrupta (maior variação em menor tempo), juntamente com uma aceleração em seu andamento. O segundo motivo (B) ocorre ao final do primeiro, sendo emitido de uma a três vezes. Em alguns casos, este motivo pode ser omitido. Ele é composto de um único tipo de sílaba *b*, que, por sua vez, é constituída de elementos trinados de frequências múltiplas. Estes harmônicos são muito próximos entre si e se sobrepõem. Esta justaposição de elementos trinados, com harmônicos muito próximos, faz com que a sílaba apresente um som ruidoso.

Alguns arquivos demonstraram variação individual na sintaxe. Esta variação na sintaxe é rígida, com a emissão do motivo A sempre sendo seguido do motivo B. Entretanto, o número de sílabas nestes motivos podem variar entre as vocalizações de um mesmo indivíduo. As sílabas do tipo a podem variar em até 5 unidades em uma gravação de um mesmo indivíduo. Já as sílabas do tipo b apresentaram dois tipos de variação sintática no mesmo indivíduo. Elas podem ser emitidas nenhuma e uma vez, ou duas e três vezes.

A modificação na morfologia das sílabas do tipo a aparenta ser proporcional ao número e à duração do motivo A. Quanto maior o número de elementos e a duração, maior a diferença entre as sílabas iniciais e finais. Nestes casos, as sílabas iniciais apresentam

baixa amplitude e menor frequência, sendo pouco visíveis no espectrograma. Já as sílabas finais se mostram mais conspícuas, com valores de amplitude e frequência maiores. Se a vocalização é mais curta, a diferença na morfologia das sílabas iniciais e finais se torna menor.

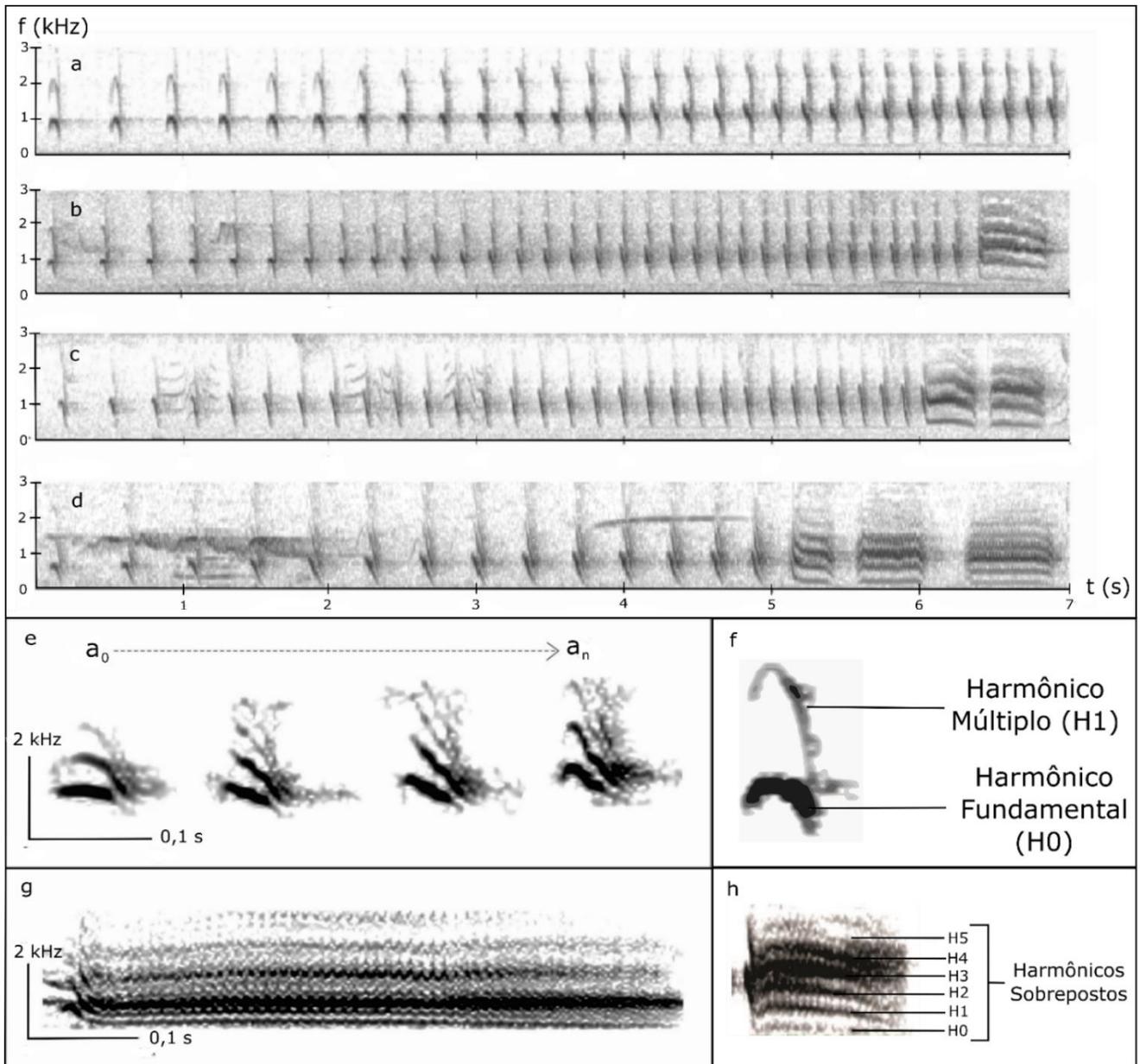


Figura 5 Estrutura morfológica e sintática das vocalizações de *T. major*. (a-d) Estrutura sintática das vocalizações, onde se observa a sequência de sílabas do tipo a seguida pelas sílabas b, que podem ser omitidas (a), ou emitidas uma (b), duas (c) ou três vezes (d). (e-h) Estrutura morfológica das sílabas individuais. Pode-se observar que a morfologia das sílabas do tipo a é composta de dois harmônicos principais (f) e que se modificam durante o tempo de emissão (e). Já a sílaba do tipo b é composta de múltiplos harmônicos trinados e sobrepostos (h), que não se modificam (g).

b. Variação por latitude, longitude e altitude

Os testes de correlação de Spearman (Tab. 1) demonstram que determinadas variáveis apresentaram uma correlação estatisticamente significativa ($p < 0,01$) com a altitude, a latitude e a longitude atribuídas ao local de gravação das amostras.

Tabela 1. Coeficientes de correlação de Spearman entre as variáveis bioacústicas e latitude, longitude e altitude. Os valores em negrito apresentaram significância estatística ($p < 0,01$).

| Var. | Lat | | Lon | | Alt | |
|-------|---------------|------------------|---------------|------------------|---------------|------------------|
| | ρ_s | p | ρ_s | p | ρ_s | p |
| N | -0,087 | 0,345 | -0,153 | 0,097 | 0,038 | 0,684 |
| DurA | 0,294 | 0,001 | -0,306 | 0,001 | -0,275 | 0,002 |
| TrA | -0,603 | <0,001 | 0,170 | 0,065 | 0,428 | <0,001 |
| MaxA | -0,694 | <0,001 | 0,400 | <0,001 | 0,177 | 0,055 |
| MinA | -0,661 | <0,001 | 0,326 | <0,001 | 0,167 | 0,070 |
| VarA | -0,258 | 0,005 | 0,173 | 0,059 | 0,038 | 0,681 |
| PeakA | -0,677 | <0,001 | 0,394 | <0,001 | 0,193 | 0,035 |
| DurB | 0,383 | <0,001 | -0,025 | 0,788 | -0,104 | 0,261 |
| MinB | -0,474 | <0,001 | 0,186 | 0,043 | 0,021 | 0,819 |
| MaxB | -0,406 | <0,001 | 0,261 | 0,004 | 0,155 | 0,093 |
| VarB | -0,038 | 0,681 | -0,125 | 0,175 | -0,196 | 0,033 |
| PeakB | -0,422 | <0,001 | 0,264 | 0,004 | 0,029 | 0,751 |

O efeito da latitude é maior nas variáveis de frequência, pois os valores decrescem com o aumento da latitude. O mesmo ocorre com TrA. Já DurA e DurB apresentam uma correlação positiva com o aumento da latitude. A longitude também se relaciona inversamente com variáveis temporais e espectrais. Nota-se que a frequência, de modo geral, é diretamente proporcional à longitude, enquanto as variáveis temporais são inversas à latitude (principalmente DurA). A altitude exerce efeito apenas nas variáveis temporais do motivo A, já que TrA aumenta com a altitude e DurA, diminui.

Os modelos de regressão linear das variáveis que apresentaram correlação significativa demonstraram as tendências apontadas pelo teste de Spearman (Figs. 6 a 23). Entretanto, os coeficientes de determinação (r^2) demonstraram um baixo ajustamento estatístico das variáveis aos modelos lineares. Apenas o modelo Latitude *versus* MaxA

demonstrou um $R^2 > 0,5$, o que ainda é um valor baixo para os ajustamentos de modelo. Entretanto, tais modelos confirmam as tendências apontadas pela correlação de Spearman.

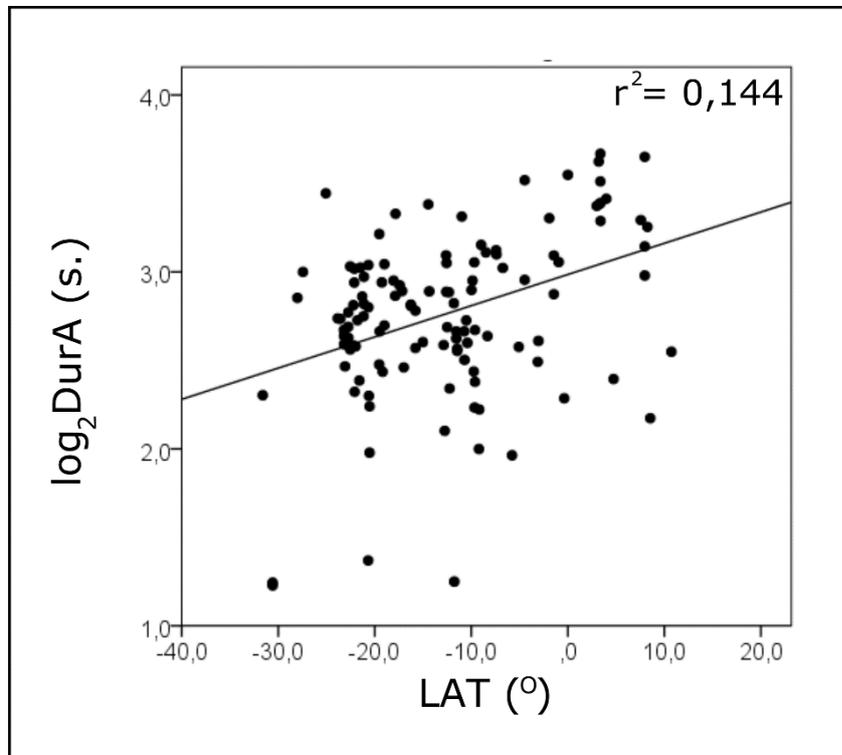


Figura 6. Regressão linear entre a latitude e \log_2 DurA. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2).

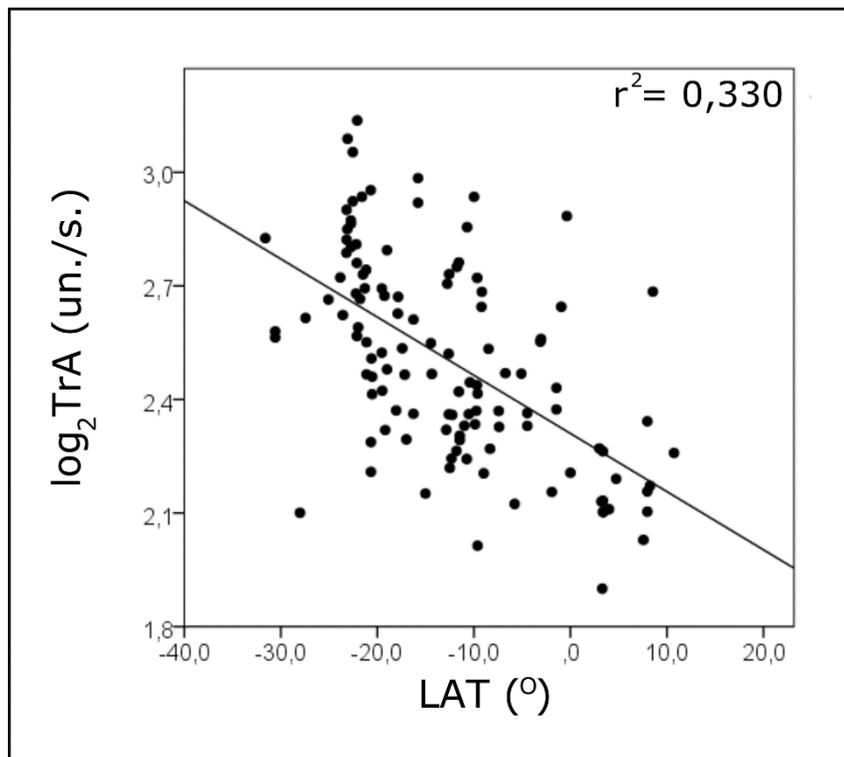


Figura 7. Regressão linear entre a latitude e $\log_2\text{TrA}$. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2).

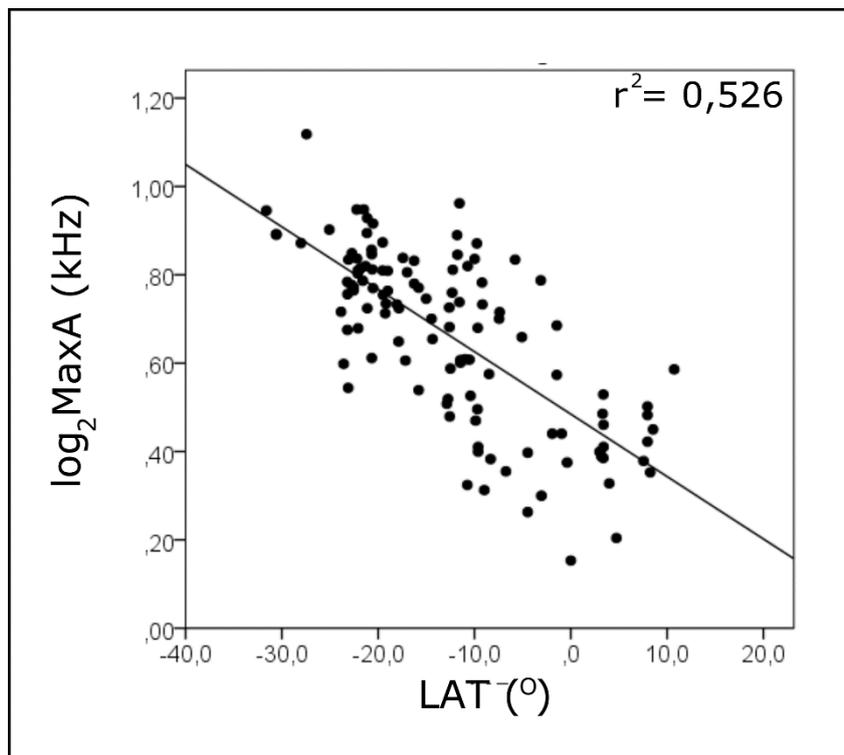


Figura 8. Regressão linear entre a latitude e $\log_2\text{MaxA}$. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2).

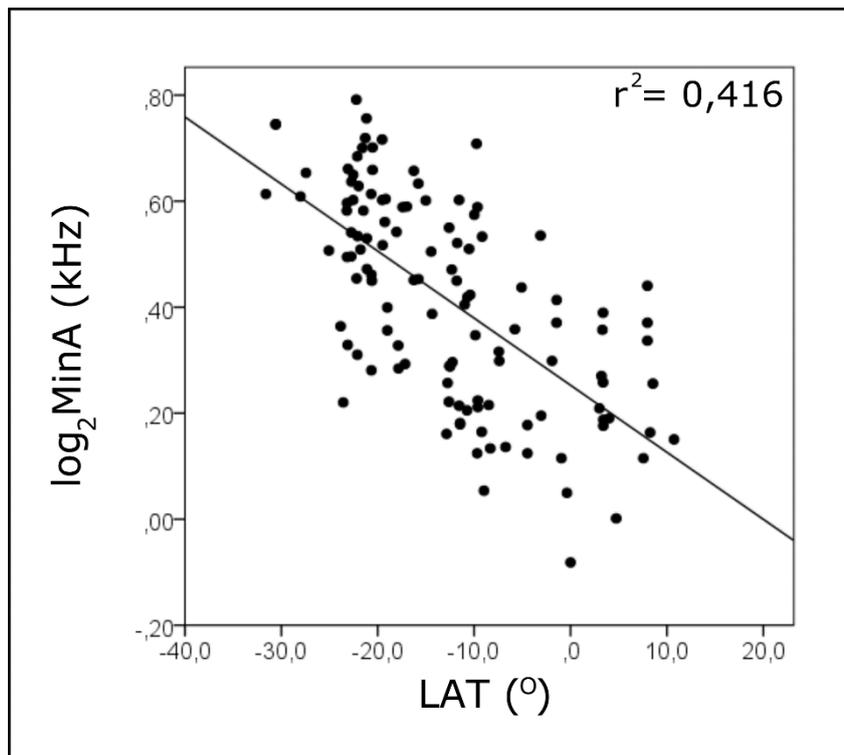


Figura 9. Regressão linear entre a latitude e log₂MinA. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2).

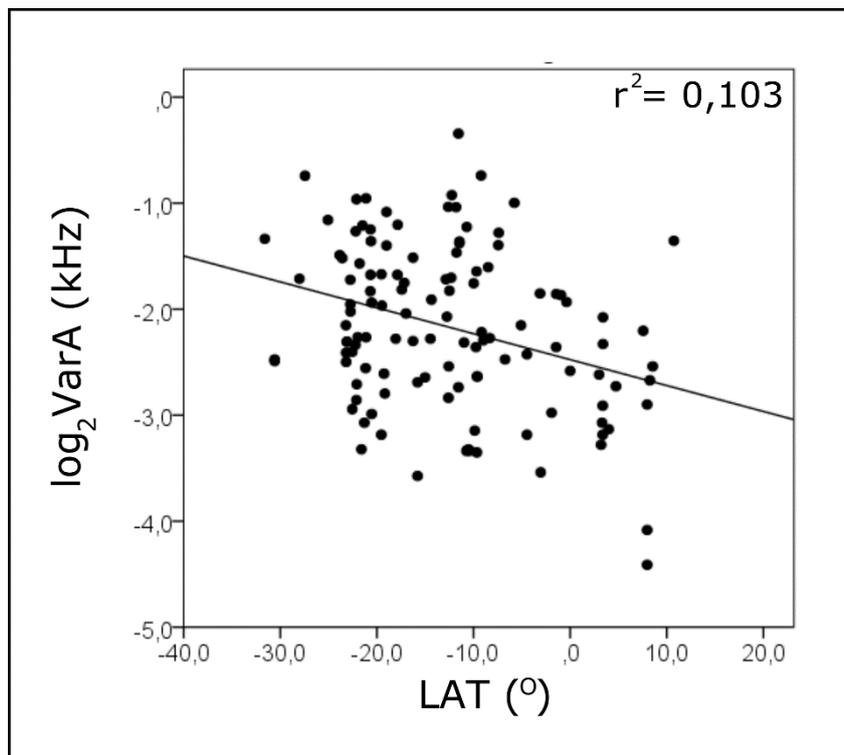


Figura 10. Regressão linear entre a latitude e log₂VarA. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2).

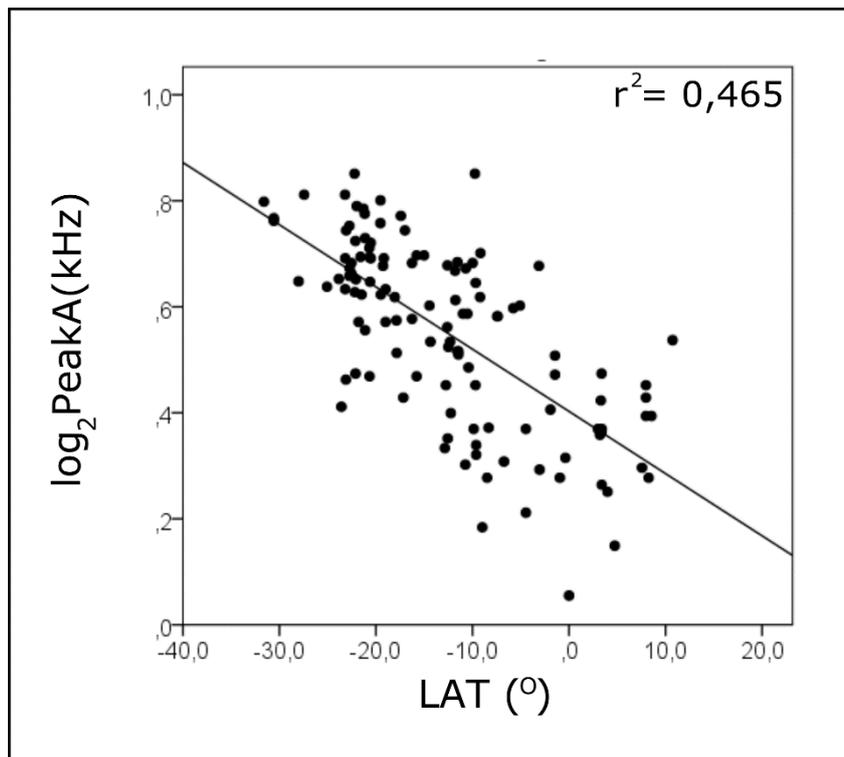


Figura 11. Regressão linear entre a latitude e $\log_2\text{PeakA}$. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2).

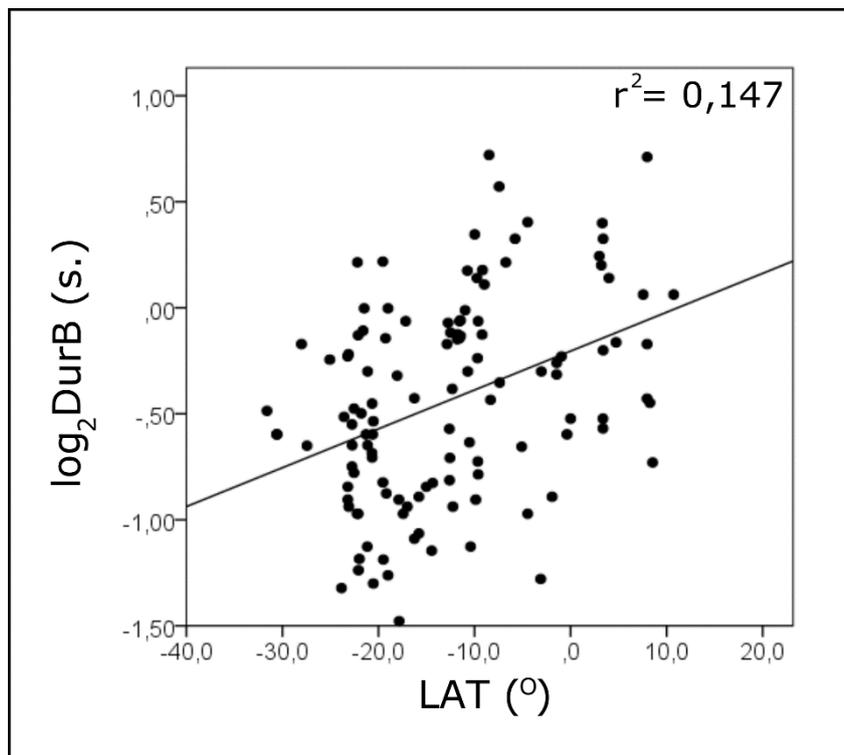


Figura 12. Regressão linear entre a latitude e $\log_2\text{DurB}$. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2).

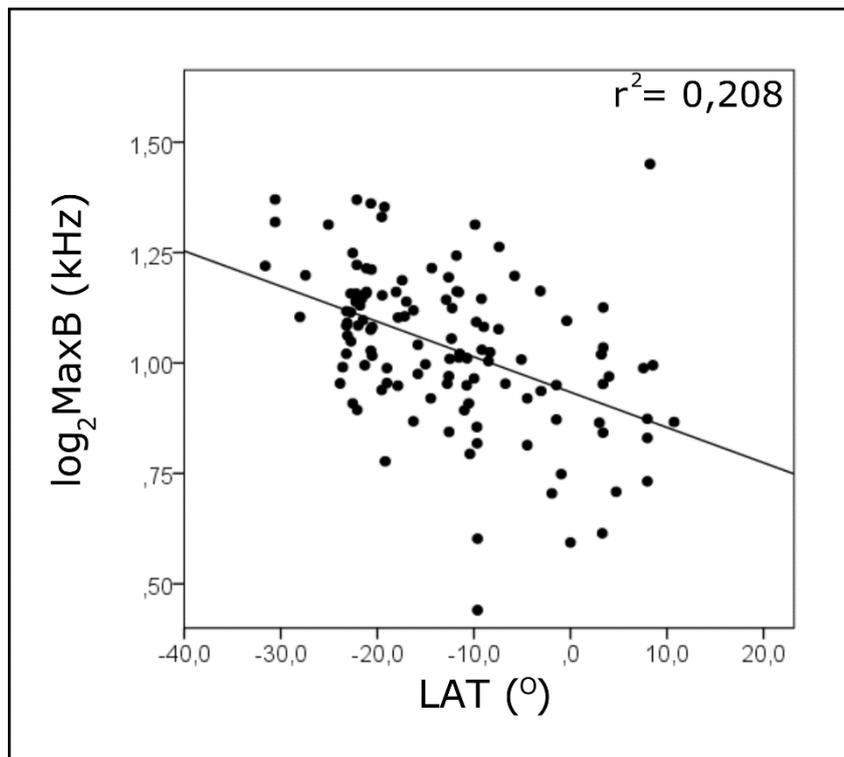


Figura 13. Regressão linear entre a latitude e $\log_2\text{MaxB}$. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2).

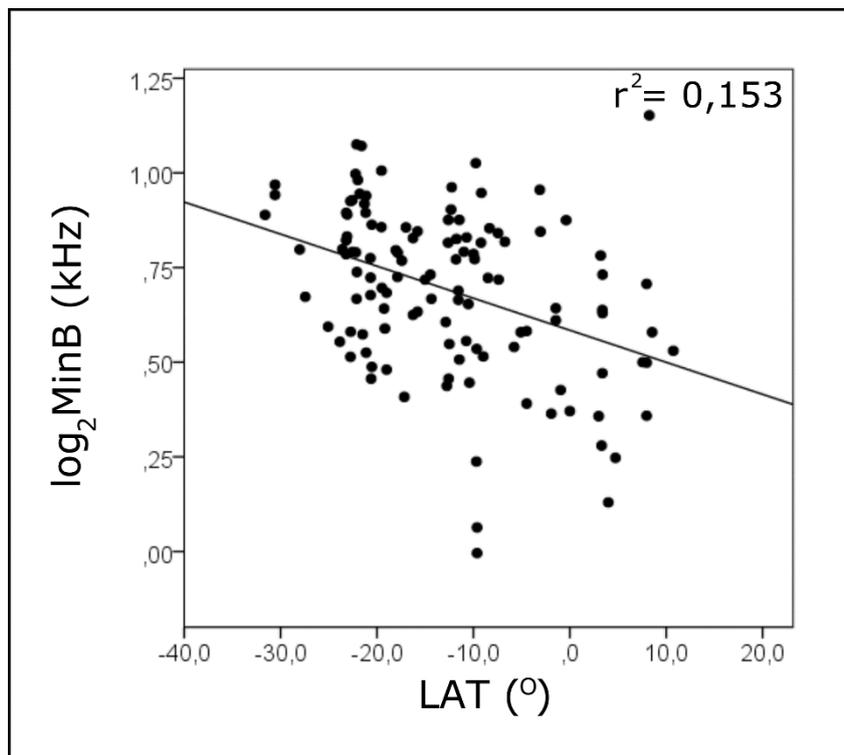


Figura 14. Regressão linear entre a latitude e $\log_2\text{MinB}$. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2).

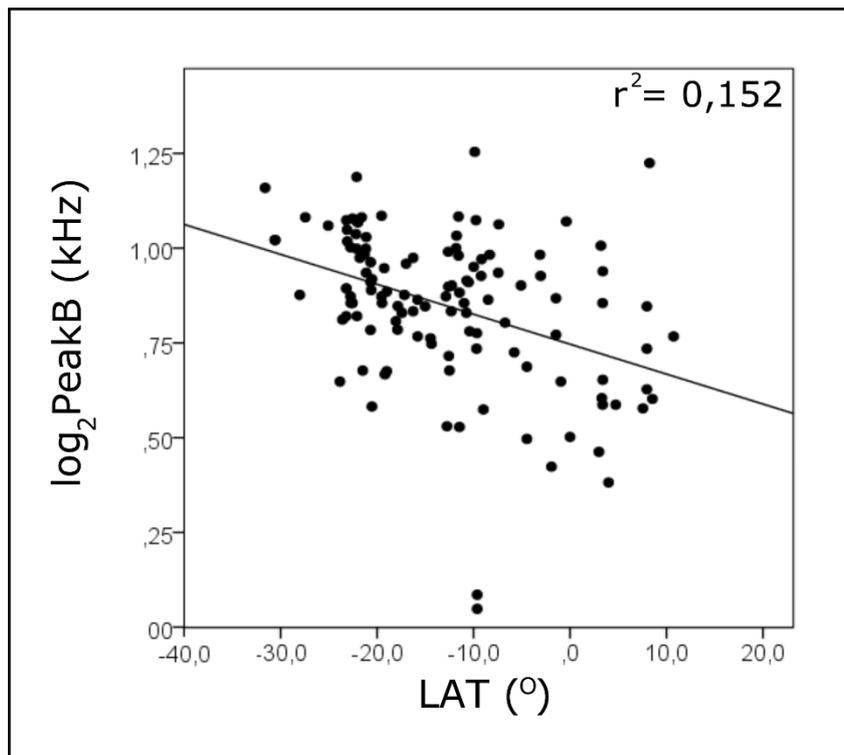


Figura 15. Regressão linear entre a latitude e log₂PeakB. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2).

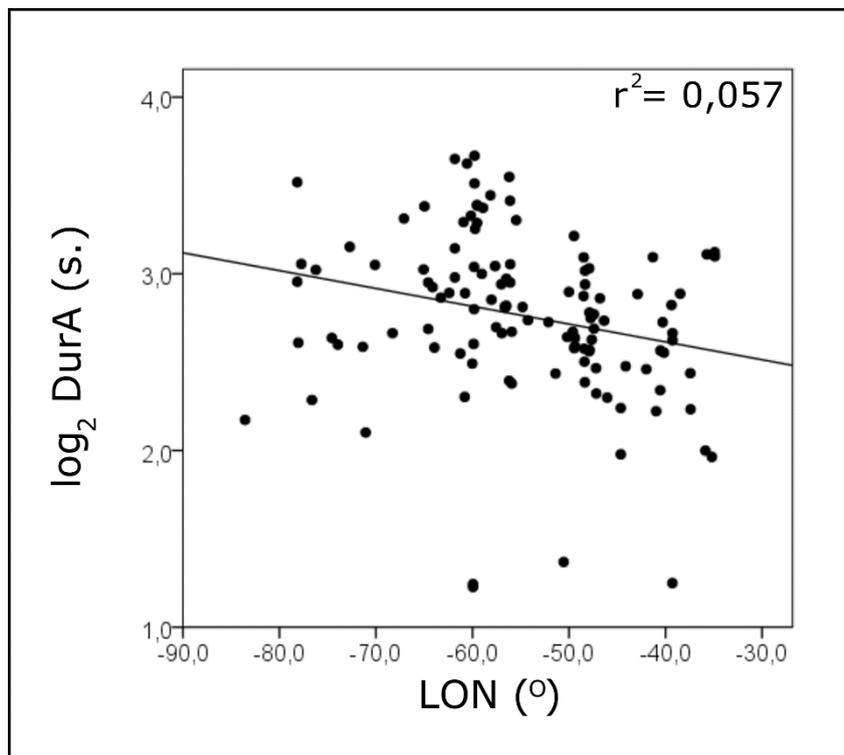


Figura 16. Regressão linear entre a longitude e log₂DuraA. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2).

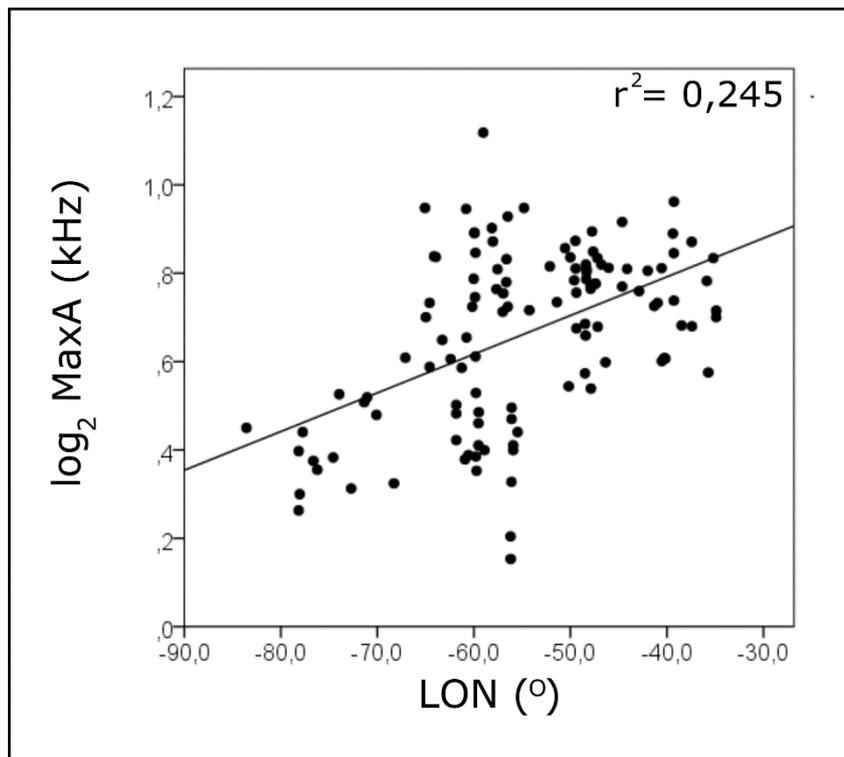


Figura 17. Regressão linear entre a longitude e \log_2 MaxA. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2).

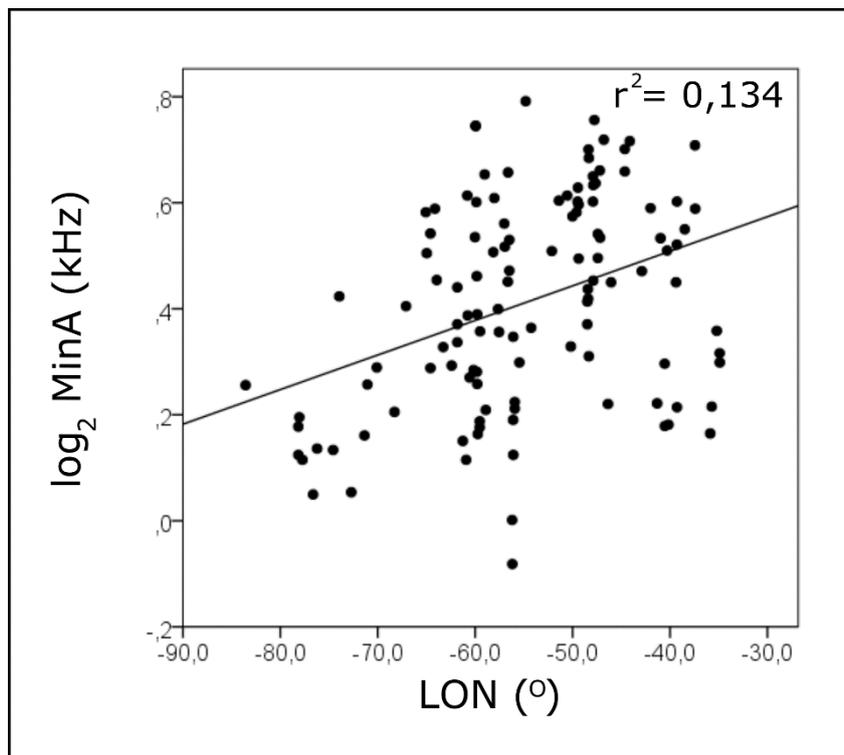


Figura 18. Regressão linear entre a longitude e \log_2 MinA. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2).

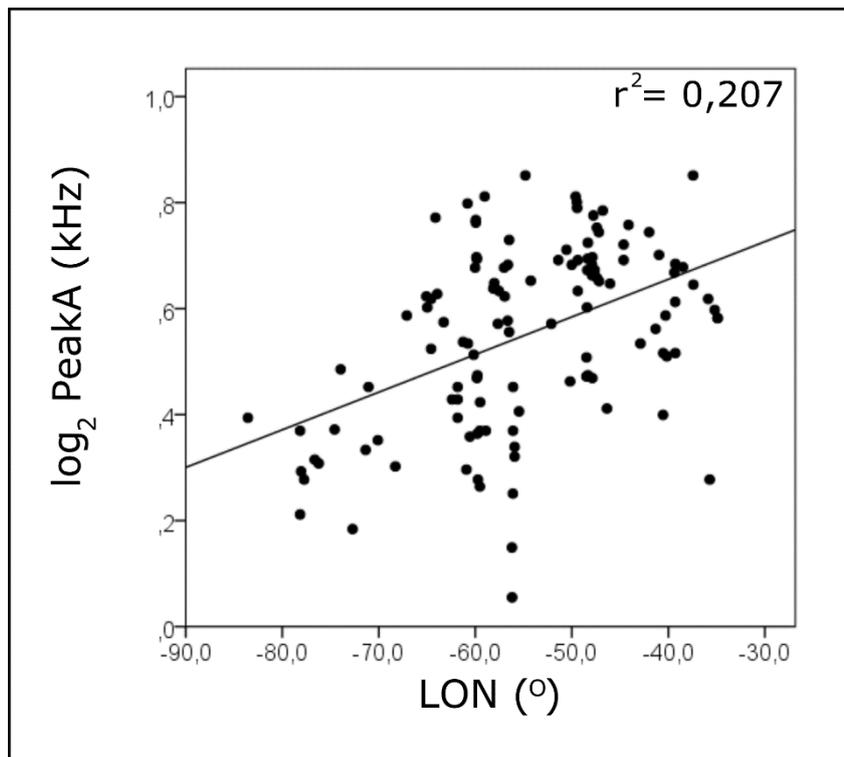


Figura 19. Regressão linear entre a longitude e log₂PeakA. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2).

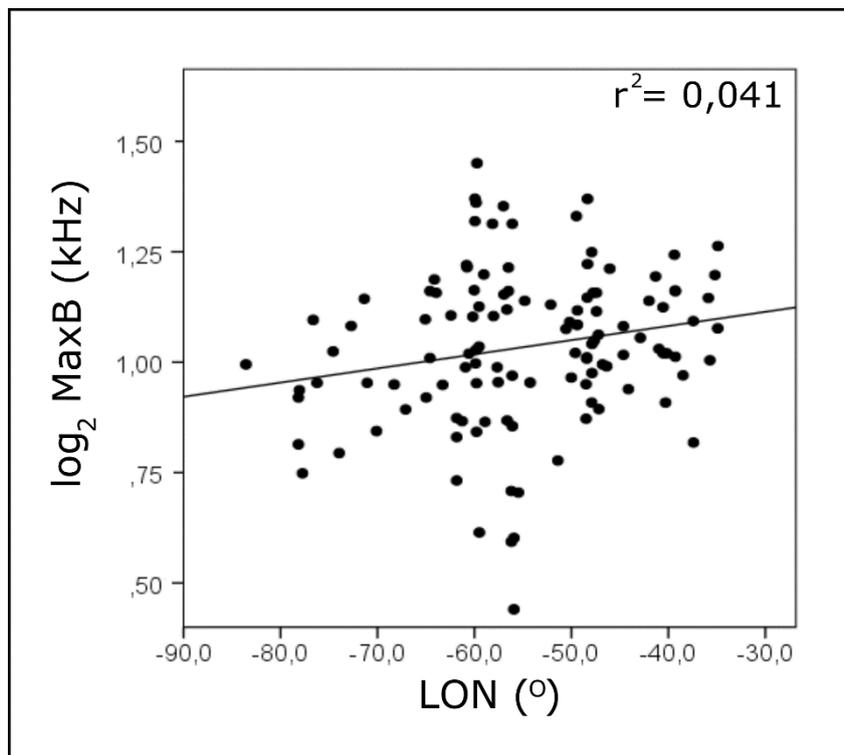


Figura 20. Regressão linear entre a longitude e log₂MaxB. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2).

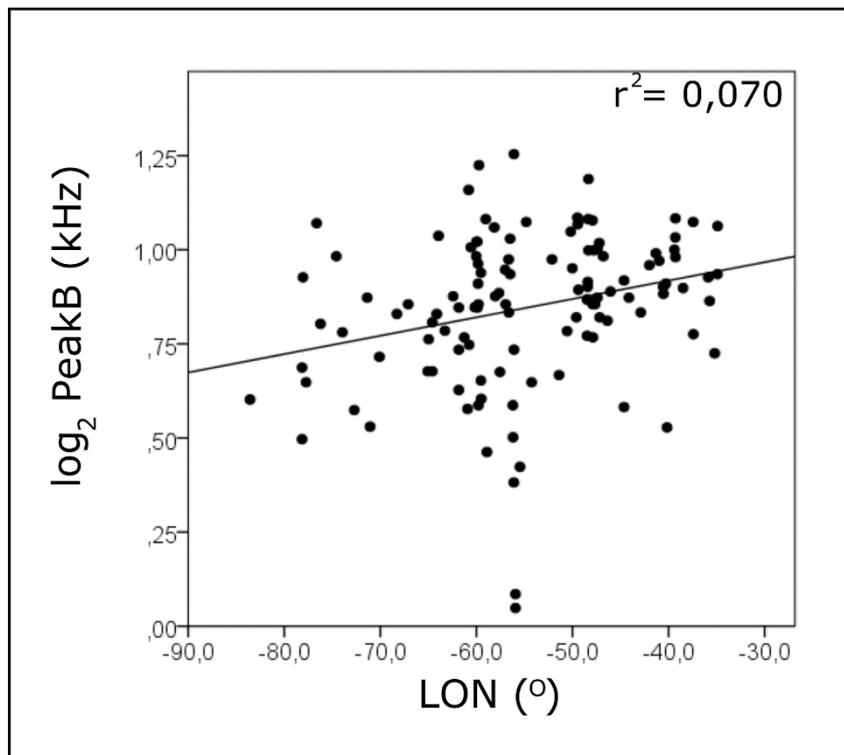


Figura 21. Regressão linear entre a longitude e log₂PeakB. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2).

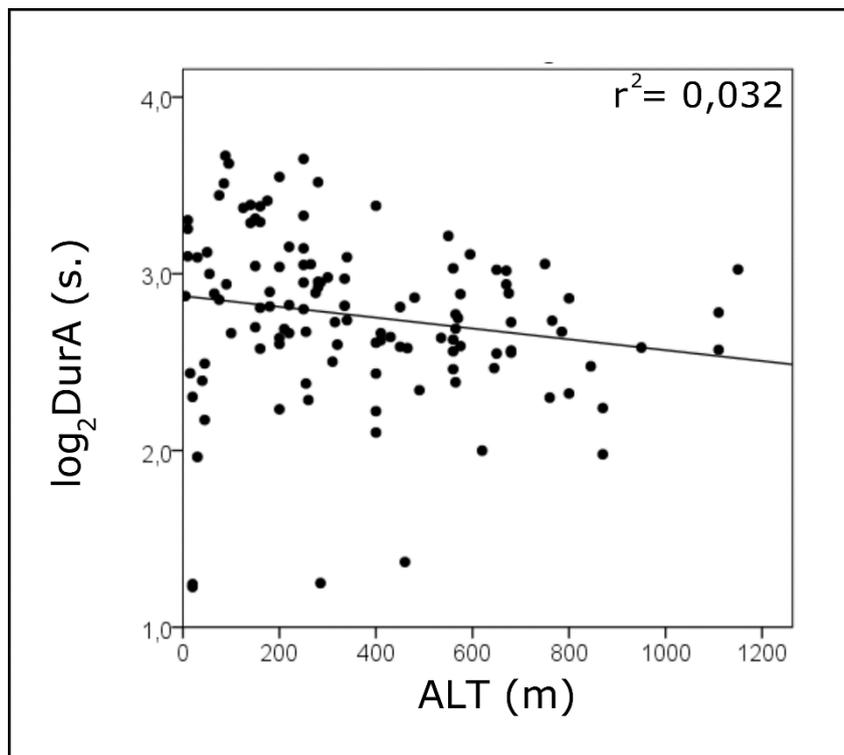


Figura 22. Regressão linear entre a altitude e log₂DurA. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2).

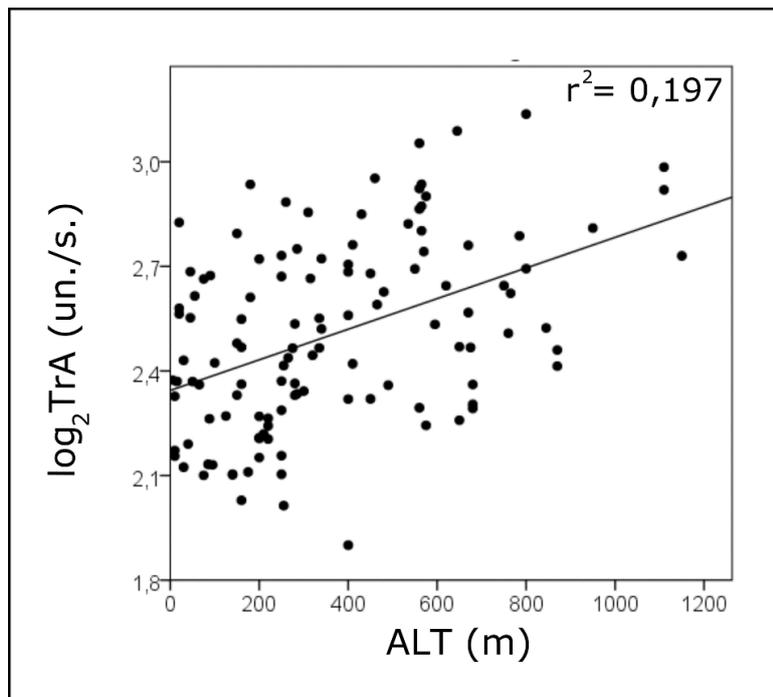


Figura 23. Regressão linear entre a altitude e $\log_2\text{TrA}$. No gráfico, está destacado o coeficiente de determinação do modelo (r^2).

c. Variação entre subespécies

As variáveis bioacústicas analisadas nas vocalizações foram agrupadas de acordo com as quatro subespécies encontradas (Figs. 24 a 35), que foram extraídas por meio do cruzamento dos dados de coordenadas geográficas dos arquivos com a distribuição destas subespécies. A análise não-paramétrica de variância demonstra apenas VarB tem distribuição igual entre os grupos ($p < 0,01$). As outras 11 variáveis são estatisticamente distintas (Figs. 24 a 35). A correção de Dunn-Bonferroni demonstra que existem pares de subespécies que apresentam um maior número de variáveis bioacústicas distintas entre si (Tab. 2). As subespécies *T. m. major* e *T. m. melanurus* diferiram em 6 variáveis; *T. m. major* e *T. m. semifasciatus* diferiram em 10 variáveis; *T. m. major* e *T. m. stagurus*, em 2 variáveis; *T. m. melanurus* e *T. m. semifasciatus* não apresentaram qualquer diferença; *T. m. melanurus* e *T. m. stagurus* diferiram em 3 variáveis; e *T. m. semifasciatus* e *T. m. stagurus*, em 6 variáveis.

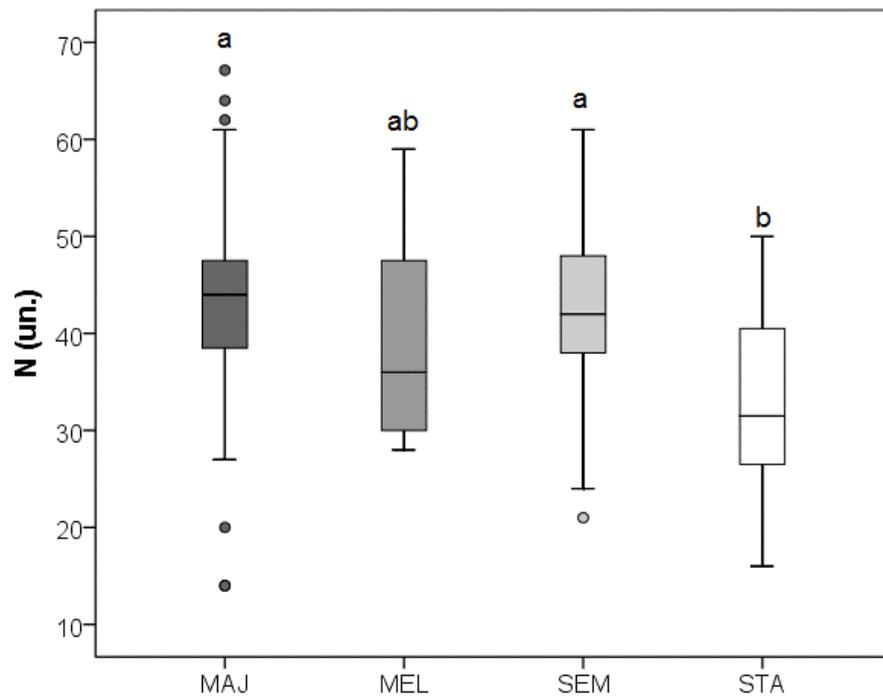


Figura 24. Média e desvio-padrão de N nos quatro grupos atribuídos às subespécies. A barra preta representa a média e as barras superiores e inferiores, o desvio-padrão de cada uma. As letras representam os agrupamentos das variáveis segundo a análise de variância (Kruskall-Wallis - $\chi^2 = 16398$; $p = 0,001$).

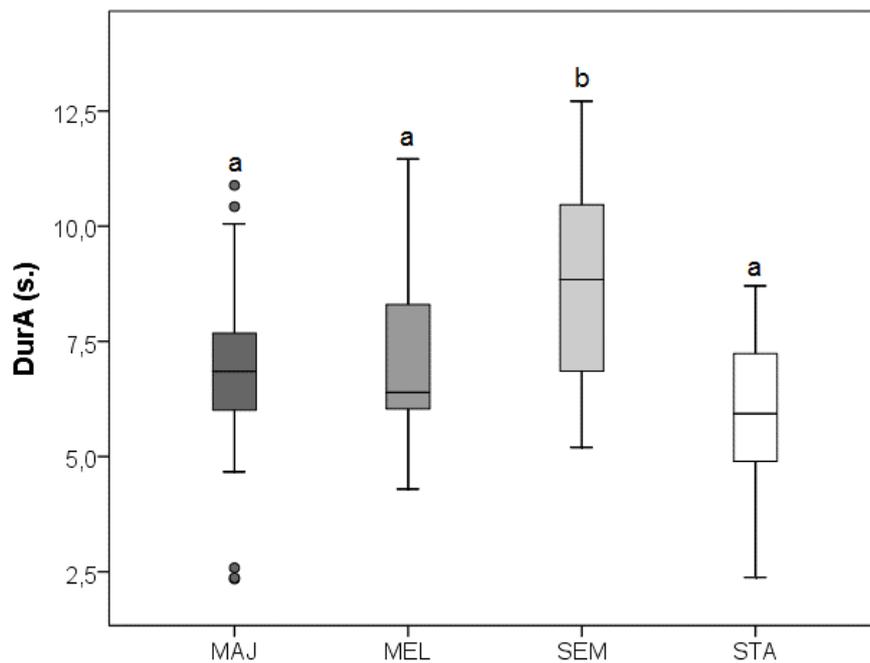


Figura 25 Média e desvio-padrão de DurA nos quatro grupos atribuídos às subespécies. A barra preta representa a média e as barras superiores e inferiores, o desvio-padrão de cada uma. As letras representam os agrupamentos das variáveis segundo a análise de variância (Kruskall-Wallis - $\chi^2 = 18,970$; $p < 0,001$).

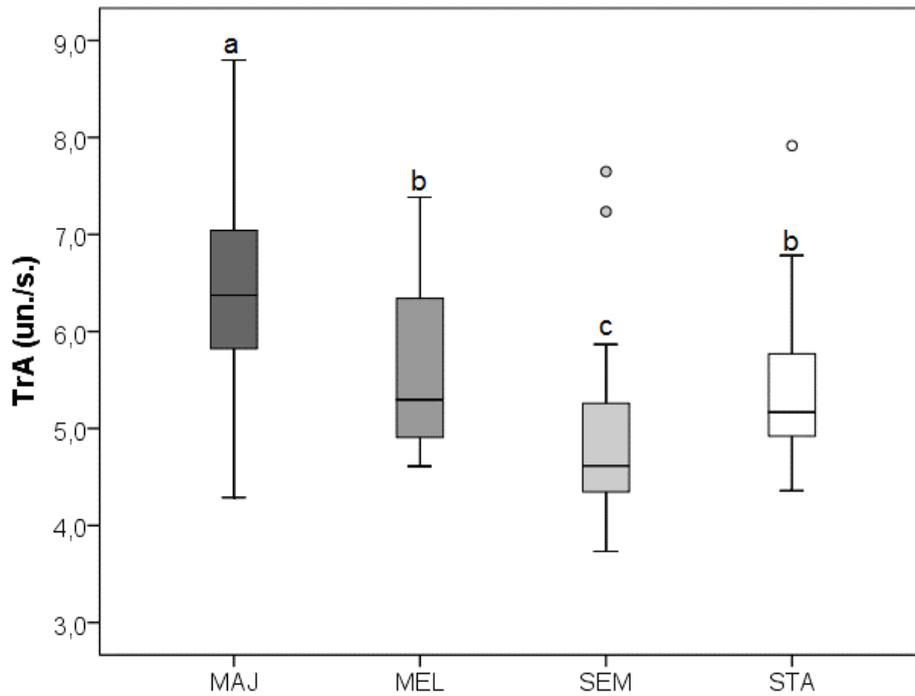


Figura 26. Média e desvio-padrão de TrA nos quatro grupos atribuídos às subespécies. A barra preta representa a média e as barras superiores e inferiores, o desvio-padrão de cada uma. As letras representam os agrupamentos das variáveis segundo a análise de variância (Kruskall-Wallis - $\chi^2 = 40,910$; $p < 0,001$).

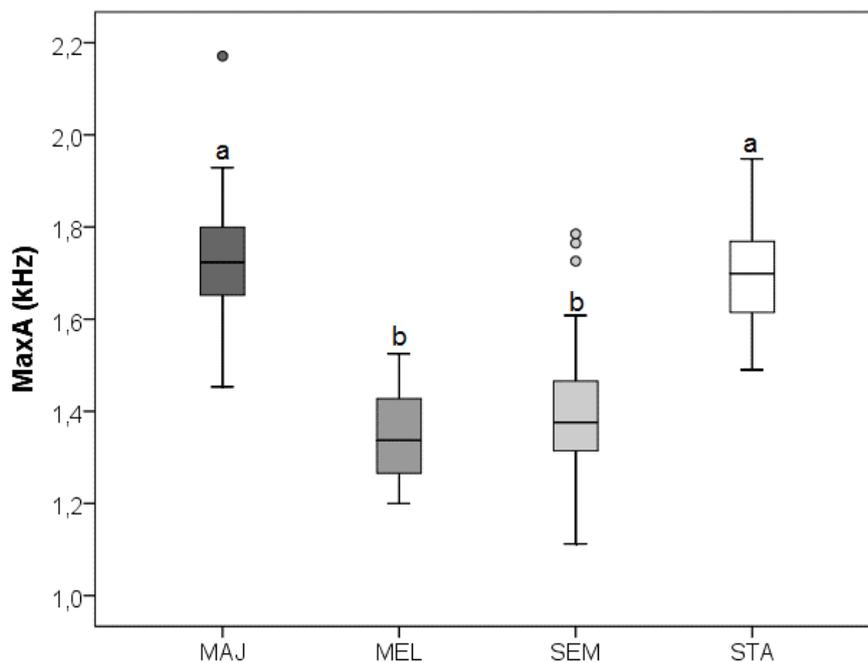


Figura 27. Média e desvio-padrão de MaxA nos quatro grupos atribuídos às subespécies. A barra preta representa a média e as barras superiores e inferiores, o desvio-padrão de cada uma. As letras representam os agrupamentos das variáveis segundo a análise de variância (Kruskall-Wallis - $\chi^2 = 40,910$; $p < 0,001$).

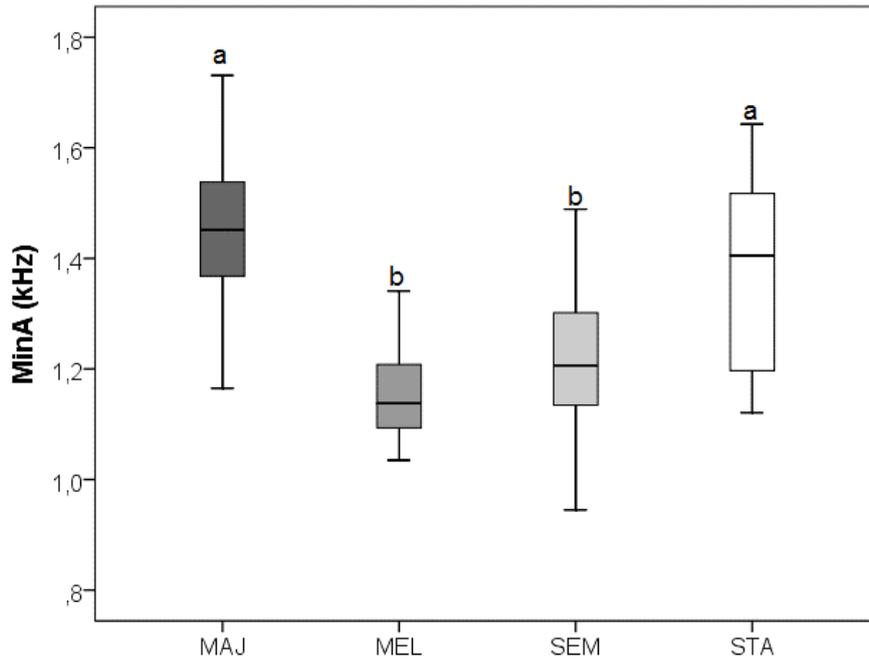


Figura 28. Média e desvio-padrão de MinA nos quatro grupos atribuídos às subespécies. A barra preta representa a média e as barras superiores e inferiores, o desvio-padrão de cada uma. As letras representam os agrupamentos das variáveis segundo a análise de variância (Kruskall-Wallis - $\chi^2 = 50,953$; $p < 0,001$).

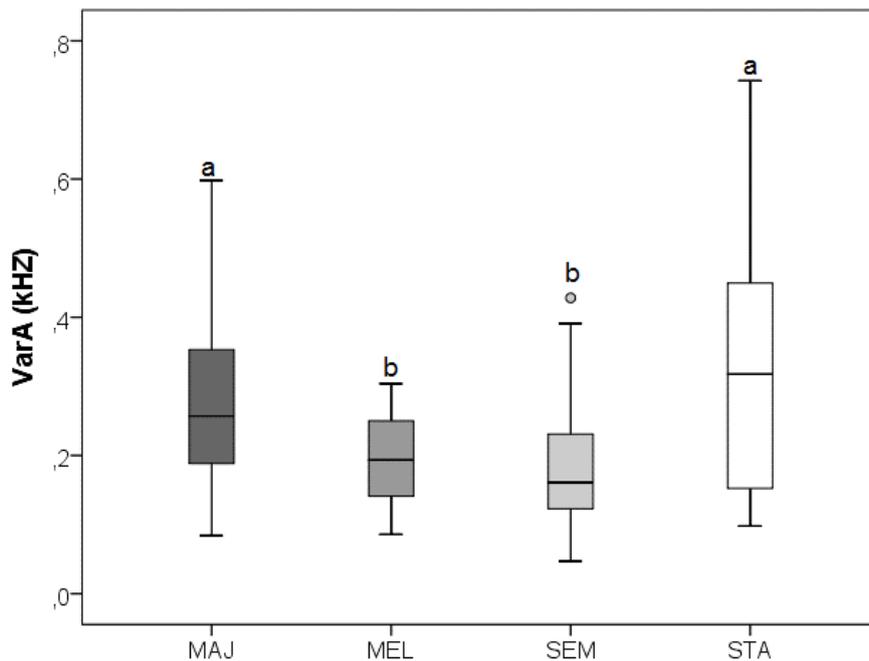


Figura 29. Média e desvio-padrão de VarA nos quatro grupos atribuídos às subespécies. A barra preta representa a média e as barras superiores e inferiores, o desvio-padrão de cada uma. As letras representam os agrupamentos das variáveis segundo a análise de variância (Kruskall-Wallis - $\chi^2 = 15,614$; $p = 0,001$).

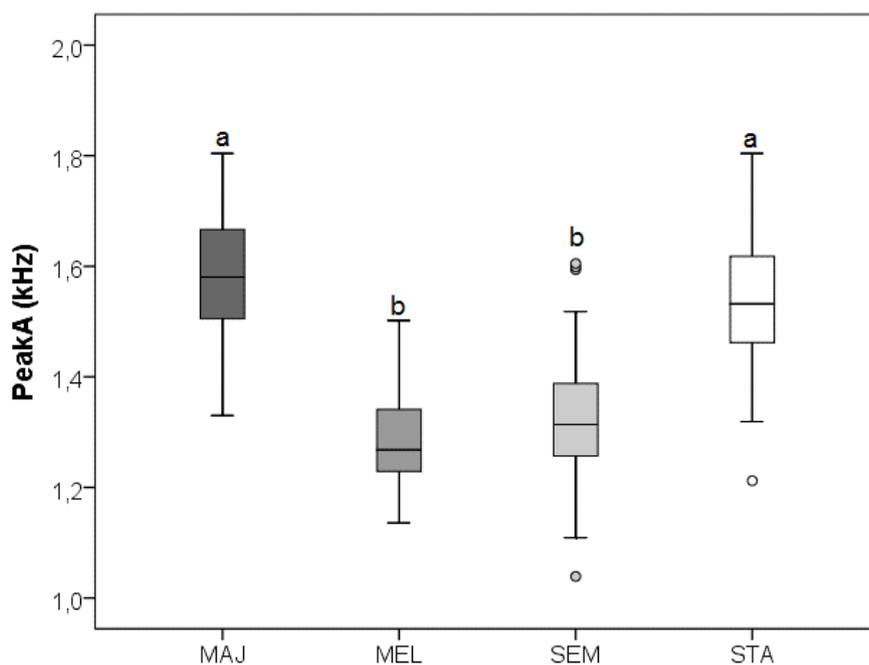


Figura 30. Média e desvio-padrão de PeakA nos quatro grupos atribuídos às subespécies. A barra preta representa a média e as barras superiores e inferiores, o desvio-padrão de cada uma. As letras representam os agrupamentos das variáveis segundo a análise de variância (Kruskall-Wallis - $\chi^2 = 58,532$; $p < 0,001$).

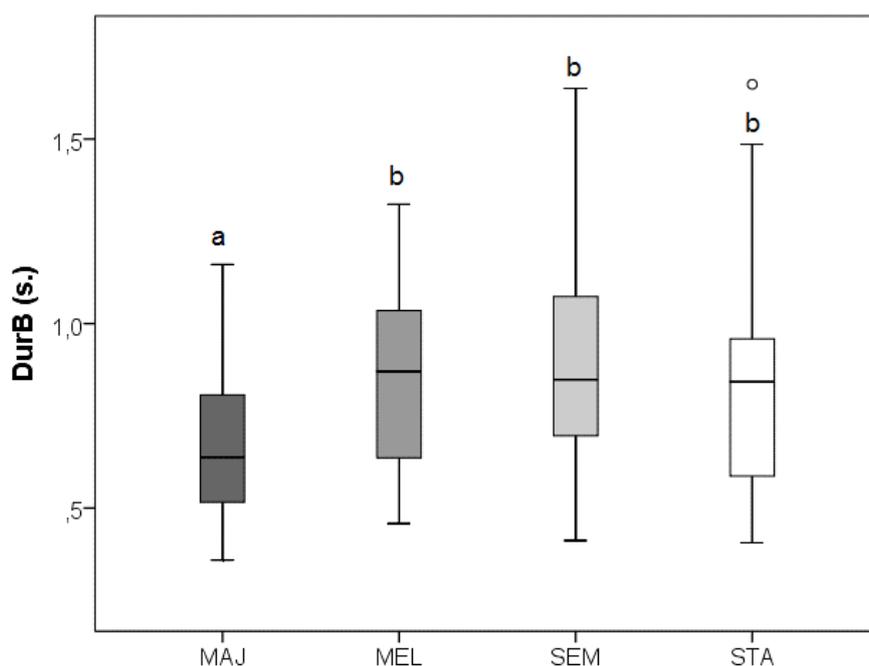


Figura 31. Média e desvio-padrão de DurB nos quatro grupos atribuídos às subespécies. A barra preta representa a média e as barras superiores e inferiores, o desvio-padrão de cada uma. As letras representam os agrupamentos das variáveis segundo a análise de variância (Kruskall-Wallis - $\chi^2 = 16,643$; $p = 0,001$).

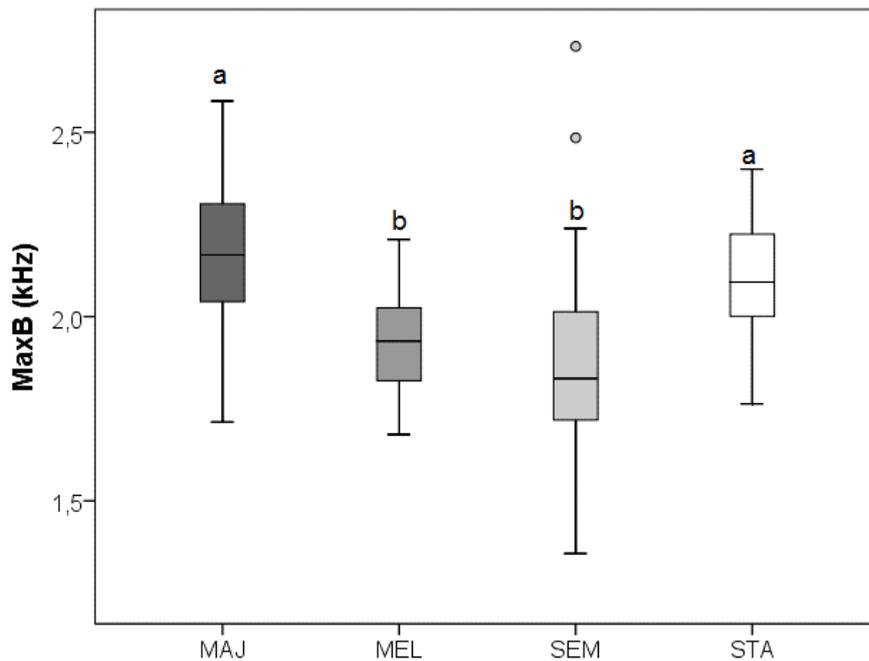


Figura 32. Média e desvio-padrão de MaxB nos quatro grupos atribuídos às subespécies. A barra preta representa a média e as barras superiores e inferiores, o desvio-padrão de cada uma. As letras representam os agrupamentos das variáveis segundo a análise de variância (Kruskall-Wallis - $\chi^2 = 33,175$; $p < 0,001$).

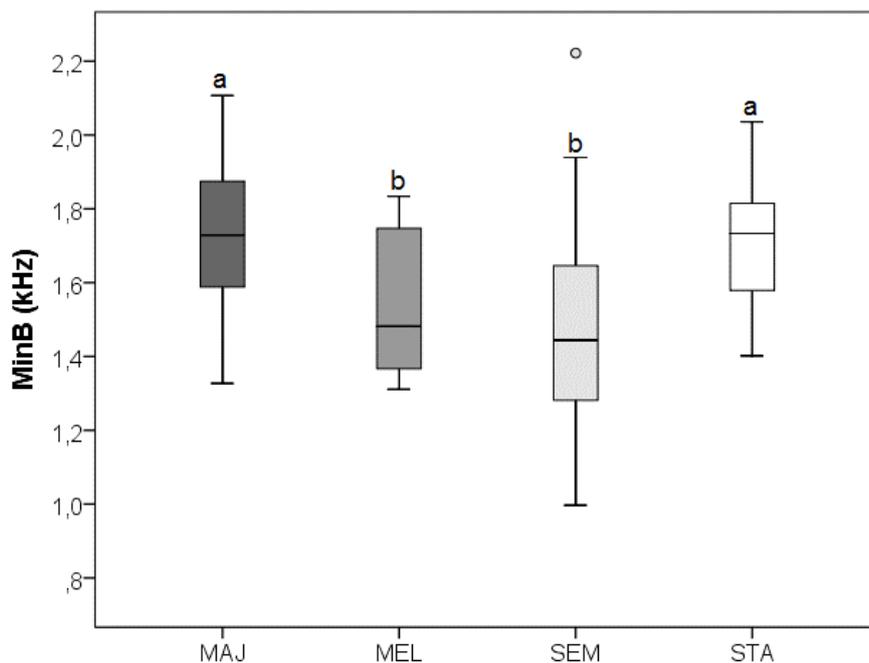


Figura 33 Média e desvio-padrão MinB nos quatro grupos atribuídos às subespécies. A barra preta representa a média e as barras superiores e inferiores, o desvio-padrão de cada uma. As letras representam os agrupamentos das variáveis segundo a análise de variância (Kruskall-Wallis - $\chi^2 = 24,212$; $p < 0,001$).

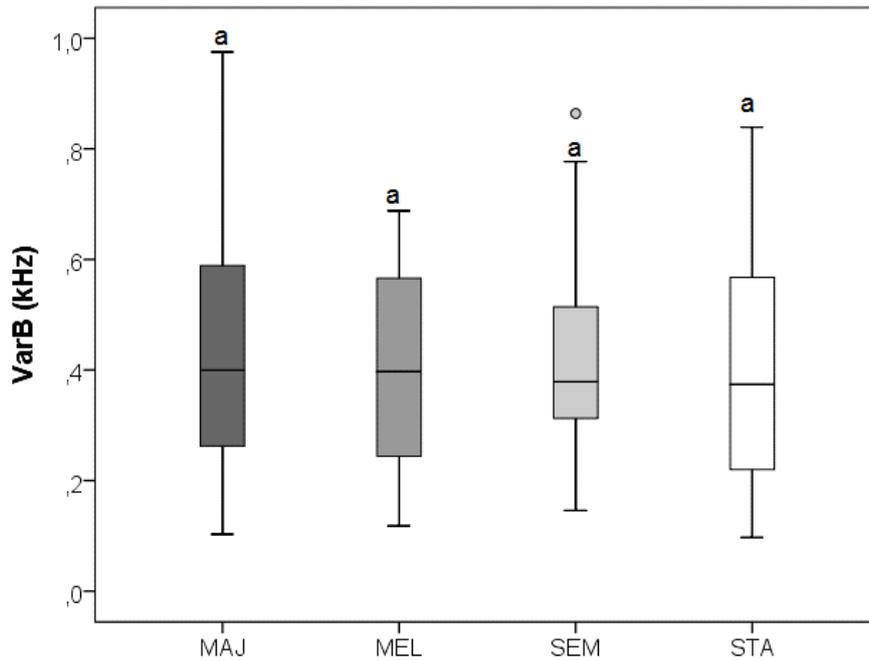


Figura 34. Média e desvio-padrão de VarB nos quatro grupos atribuídos às subespécies. A barra preta representa a média e as barras superiores e inferiores, o desvio-padrão de cada uma. As letras representam os agrupamentos das variáveis segundo a análise de variância (Kruskall-Wallis - $X^2 = 0,682$; $p = 0,877$).

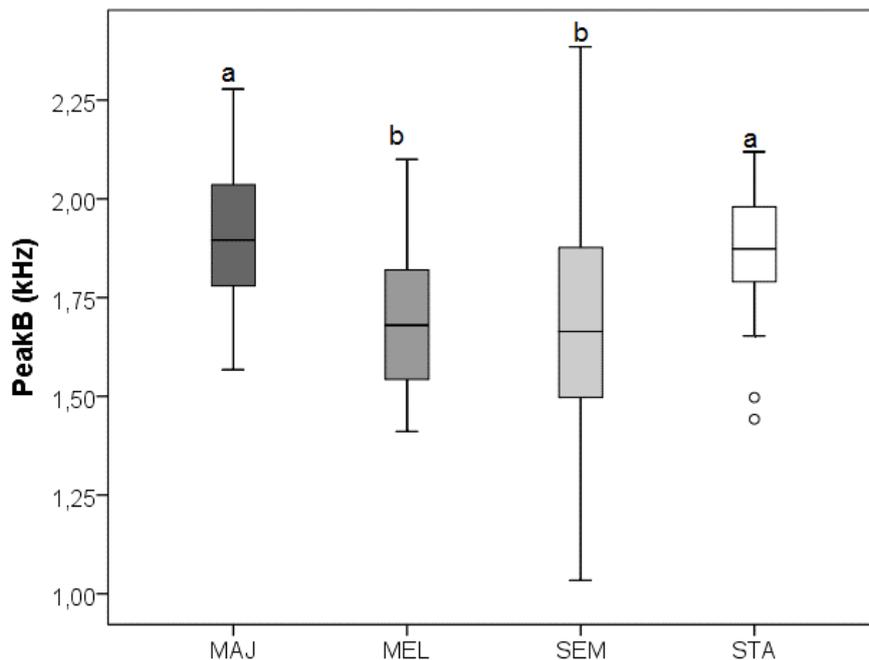


Figura 35. Média e desvio-padrão de PeakB nos quatro grupos atribuídos às subespécies. A barra preta representa a média e as barras superiores e inferiores, o desvio-padrão de cada uma. As letras representam os agrupamentos das variáveis segundo a análise de variância (Kruskall-Wallis - $X^2 = 21,150$; $p < 0,001$).

Tabela 2. Teste *post-Hoc* de Dunn-Bonferroni, que correlaciona os grupos aos pares. Os valores assinalados demonstram as variáveis que são estatisticamente distintas para aquele par ($p < 0,01$). A variável VarB não obteve classificação, pois sua distribuição não difere entre os grupos de subespécies (maj – *T. m. major*; mel – *T. m. melanurus*; sem – *T. m. semifasciatus*; sta – *T. m. stagurus*).

| Var. | maj-mel | | maj-sem | | maj-sta | | mel-sem | | mel-sta | | sem-sta | |
|--------------|----------------|--------------|----------------|--------------|----------------|--------------|----------------|-------|----------------|--------------|----------------|--------------|
| | SD. α_b | p | SD. α_b | p | SD. α_b | p | SD. α_b | p | SD. α_b | p | SD. α_b | p |
| NA | 1,539 | 0,743 | 0,695 | 1,000 | 3,879 | 0,001 | -1,099 | 1,000 | 1,599 | 0,658 | 3,076 | 0,013 |
| DurA | -0,315 | 1,000 | -3,173 | 0,009 | 1,776 | 0,455 | -2,100 | 0,214 | 1,636 | 0,611 | 4,245 | 0,000 |
| TrA | 2,670 | 0,046 | 6,162 | 0,000 | 3,517 | 0,003 | 2,214 | 0,161 | 0,324 | 1,000 | -2,117 | 0,205 |
| MaxA | 6,204 | 0,001 | 6,183 | 0,000 | 0,732 | 1,000 | -0,973 | 1,000 | -4,935 | 0,000 | -4,584 | 0,000 |
| MinA | 5,898 | 0,001 | 5,401 | 0,001 | 1,679 | 0,559 | -1,284 | 1,000 | -3,941 | 0,000 | -3,090 | 0,012 |
| VarA | 2,350 | 0,113 | 3,247 | 0,007 | -0,218 | 1,000 | 0,311 | 1,000 | -2,248 | 0,147 | -2,937 | 0,020 |
| PeakA | 5,920 | 0,001 | 5,994 | 0,000 | 1,128 | 1,000 | -0,858 | 1,000 | -4,382 | 0,000 | -4,076 | 0,000 |
| DurB | -2,623 | 0,052 | -3,512 | 0,003 | -2,578 | 0,060 | -0,264 | 1,000 | 0,352 | 1,000 | 0,702 | 1,000 |
| MaxB | 3,939 | 0,001 | 5,025 | 0,000 | 1,191 | 1,000 | 0,835 | 1,000 | -2,579 | 0,600 | -3,201 | 0,008 |
| MinB | 2,905 | 0,022 | 4,330 | 0,000 | 0,315 | 1,000 | 0,623 | 1,000 | -2,332 | 0,118 | -3,384 | 0,004 |
| PeakB | 3,322 | 0,005 | 3,797 | 0,001 | 0,649 | 1,000 | -0,155 | 1,000 | -2,466 | 0,087 | -2,639 | 0,500 |
| VarB | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * |

Para a Análise de Componente Principal (ACP), a variável VarB foi excluída porque sua distribuição não difere entre os grupos de subespécies, como descrito pela teste de Kruskal-Wallis. Esta análise extraiu seis componentes com autovalores absolutos maiores que 0,5 (Tabs. 3 e 4). Estes componentes explicam 93,86% da variância entre os grupos de subespécies. Os componentes principais CP1 e CP4 se relacionam mais fortemente com as variáveis bioacústicas do motivo A, e CP2, CP5 e CP6, com o motivo B. CP1 tem valores positivos para as variáveis temporais (N e DurA) e negativos para as características espectrais (MinA, VarA e PeakA), principalmente para os motivo A, indicando uma relação inversa entre tempo e frequência neste motivo. CP2 apresenta valores positivos para frequências dos dois motivos (MaxA, MaxB, MinB e PeakB). O CP3 se relaciona tanto com as características temporais do motivo A (N e DurA) quanto com as características espectrais do motivo B (MinB e PeakB). O CP4 tem autovalores positivos para

características temporais (TrA). O CP5 se relaciona positivamente com DurB e o CP6 assume valores negativos para MinB.

Tabela 3. Autovalores dos componentes extraídos pela análise de componentes principais (ACP), exibindo os autovalores e as porcentagens de variância explicadas por cada componente. Os valores destacados são aqueles que foram selecionados para a análise discriminante porque possuíam autovalores absolutos maiores que 0,5.

| CP | Autovalores | | |
|----|--------------|--------------------------|------------------------|
| | Total | Porcentagem de Variância | Porcentagem Cumulativa |
| 1 | 3,272 | 29,749 | 29,749 |
| 2 | 2,509 | 22,806 | 52,556 |
| 3 | 1,770 | 16,087 | 68,643 |
| 4 | 1,267 | 11,517 | 80,160 |
| 5 | 0,829 | 7,538 | 87,698 |
| 6 | 0,678 | 6,162 | 93,860 |
| 7 | 0,306 | 2,785 | 96,644 |
| 8 | 0,208 | 1,895 | 98,539 |
| 9 | 0,157 | 1,423 | 99,962 |
| 10 | 0,004 | 0,038 | 100,000 |
| 11 | <0,001 | <0,001 | 100,000 |

Tabela 4. Matriz de correlação entre os componentes principais e as variáveis bioacústicas analisadas. Os autovalores destacados representam àqueles com valor absoluto maior que 0,5.

| Var. | Autovalores dos Componentes | | | | | |
|-------|-----------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|---------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| N | 0,572 | -0,365 | 0,604 | 0,328 | -0,166 | 0,152 |
| DurA | 0,623 | -0,362 | 0,594 | -0,160 | -0,232 | 0,194 |
| TrA | -0,072 | 0,008 | 0,088 | 0,963 | 0,128 | -0,142 |
| MaxA | -0,184 | 0,872 | -0,016 | 0,227 | -0,004 | 0,203 |
| MinA | -0,881 | 0,096 | 0,380 | 0,002 | 0,045 | 0,161 |
| VarA | 0,748 | 0,478 | -0,384 | 0,147 | -0,048 | -0,025 |
| PeakA | -0,748 | 0,349 | 0,342 | -0,055 | -0,036 | 0,295 |
| DurB | 0,512 | -0,042 | 0,042 | -0,096 | 0,784 | 0,331 |
| MaxB | 0,491 | 0,680 | -0,211 | -0,119 | -0,276 | 0,260 |
| MinB | 0,127 | 0,505 | 0,528 | -0,320 | 0,186 | -0,505 |
| PeakB | 0,325 | 0,637 | 0,558 | 0,068 | 0,024 | -0,100 |

A Análise Discriminante empregou os seis componentes principais. Foram geradas 3 funções discriminantes (Tab. 5) que se relacionam aos componentes principais extraídos. A distribuição das amostras com relação aos centroides dos grupos assumidos utilizou as duas funções discriminantes que possuíam autovalores maiores que 0,5 (Fig. 36). Ela demonstra que não há uma distinção perfeita entre as amostras atribuídas às subespécies. Contudo, existe uma grande proximidade entre os grupos de *T. m. melanurus* e *T. m. semifasciatus*. O alcance das dispersões obtidas pelas amostras de ambas as subespécies também foram muito próximas. Já os grupos *T. m. major* e *T. m. stagurus* estão mais distantes entre si e também dos centroides dos grupos anteriores.

Tabela 5. Correlação entre as funções discriminantes e os componentes principais. Os valores destacados representam àqueles cuja função assume os maiores valores para cada CP. Abaixo estão os autovalores, as porcentagens de variância e as correlações canônicas de cada função discriminante gerada.

| CP | Função Discriminante | | |
|-----------------------|----------------------|---------------|---------------|
| | 1 | 2 | 3 |
| CP2 | 0,791 | 0,462 | -0,054 |
| CP1 | -0,345 | -0,225 | -0,019 |
| CP5 | -0,161 | 0,609 | -0,134 |
| CP3 | 0,319 | -0,413 | 0,188 |
| CP6 | 0,213 | -0,132 | 0,754 |
| CP4 | 0,465 | -0,432 | -0,526 |
| Autovalores | 1,636 | 0,251 | 0,137 |
| % de Variância | 80,800 | 12,421 | 6,778 |
| Corr. Canônica | 0,788 | 0,448 | 0,347 |

Apesar de não ser possível delimitar uma distinção clara entre cada subespécie, nota-se um agrupamento das amostras em duas categorias: o grupo *major-stagurus* e o grupo *melanurus-semifasciatus*. Esta similaridade é corroborada tanto pela análise discriminante quanto pela análise de variância. Verificou-se que 70,6% das amostras agrupadas originalmente foram corretamente classificadas pela DFA (Tab. 6). As amostras atribuídas às subespécies *T. m. major* e *T. m. stagurus* foram as que obtiveram maior proporção de

classificação correta pelo DFA (79,6% e 70,8%, respectivamente). Já as amostras atribuídas a *T. m. melanurus* e *T. m. semifasciatus* apresentaram valores menores de classificação correta (68,8% em *T. m. melanurus* e 59,3% em *T. m. semifasciatus*). Os erros de classificação de maior proporção (maiores que 10%) que ocorreram entre os grupos originais e os previstos pela Análise Discriminante foram: *T. m. major* sendo classificada como *T. m. stagurus* (15,4%), *T. m. melanurus* como *T. m. semifasciatus* (25,0%), *T. m. semifasciatus* como *T. m. melanurus* (25,9%) e *T. m. major* como *T. m. stagurus* (20,8%).

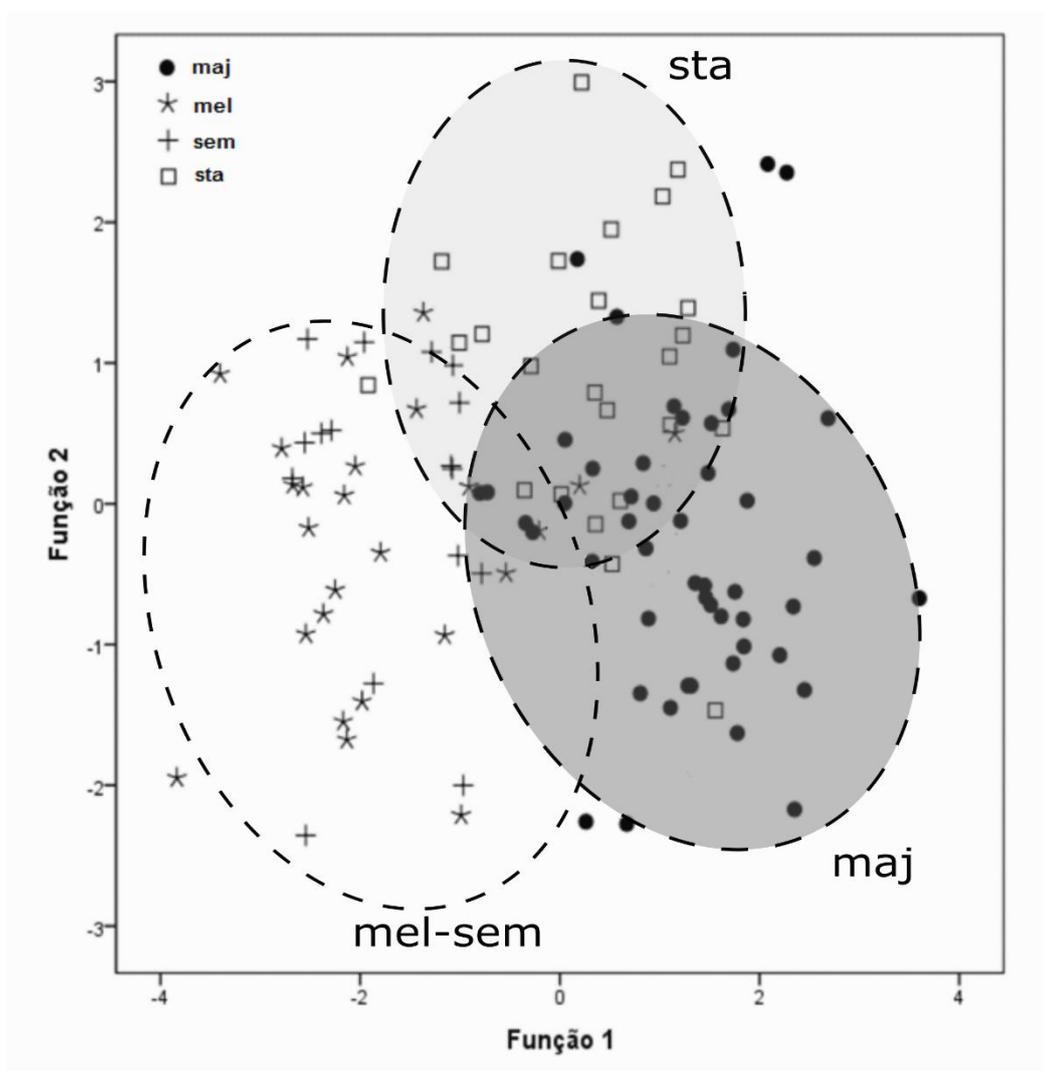


Figura 36. Distribuição das amostras com relação às duas funções discriminantes que apresentaram autovalores $> |0,5|$. As linhas pontilhadas representam a divisão das amostras em grupos definidos pela semelhanças apontadas pela análise discriminante (subespécies: maj – *T. m. major*; mel – *T. m. melanurus*; sem – *T. m. semifasciatus*; sta – *T. m. stagurus*).

Tabela 6. Matriz de comparação da análise discriminante. Ela ocorre entre os grupos de subespécies originais obtidas pelas coordenadas geográficas e os grupos de subespécies previstos segundo a classificação de *Jackknife* da análise discriminante.

| | | | SSP Previstas | | | | Total |
|---------------|----------|-----|---------------|-------------|-------------|-------------|-------|
| | | | maj | mel | sem | sta | |
| SSP Originais | Contagem | maj | 40 | 2 | 2 | 8 | 52 |
| | | mel | 0 | 11 | 4 | 1 | 16 |
| | | sem | 2 | 7 | 16 | 2 | 27 |
| | | sta | 5 | 2 | 0 | 17 | 24 |
| | % | maj | 76,9 | 3,8 | 3,8 | 15,4 | 100,0 |
| | | mel | 0,0 | 68,8 | 25,0 | 6,3 | 100,0 |
| | | sem | 7,4 | 25,9 | 59,3 | 7,4 | 100,0 |
| | | sta | 20,8 | 8,3 | 0,0 | 70,8 | 100,0 |

Quando se analisa os centroides dos grupos de subespécies originais, distribuídos segundo a análise discriminante (Fig. 37), observa-se que as subespécies *T. m. melanurus* e *T. m. semifasciatus* têm uma relação positiva com CP1 e fortemente negativa com CP2. Sendo assim, ambas as subespécies apresentariam variáveis temporais maiores e variáveis espectrais menores. Além disso, *T. m. semifasciatus* se relaciona com CP5, indicando que os valores de DurB também seriam maiores para esta subespécie. A subespécie *T. m. major* tem uma forte afinidade com CP2, indicando que esta subespécie possui valores maiores de frequência absoluta e menores valores de tempo, que são representados pelos outros componentes. Por fim, *T. m. stagurus* apresenta maior afinidade com CP3, que se relaciona positivamente tanto com características temporais quanto espectrais

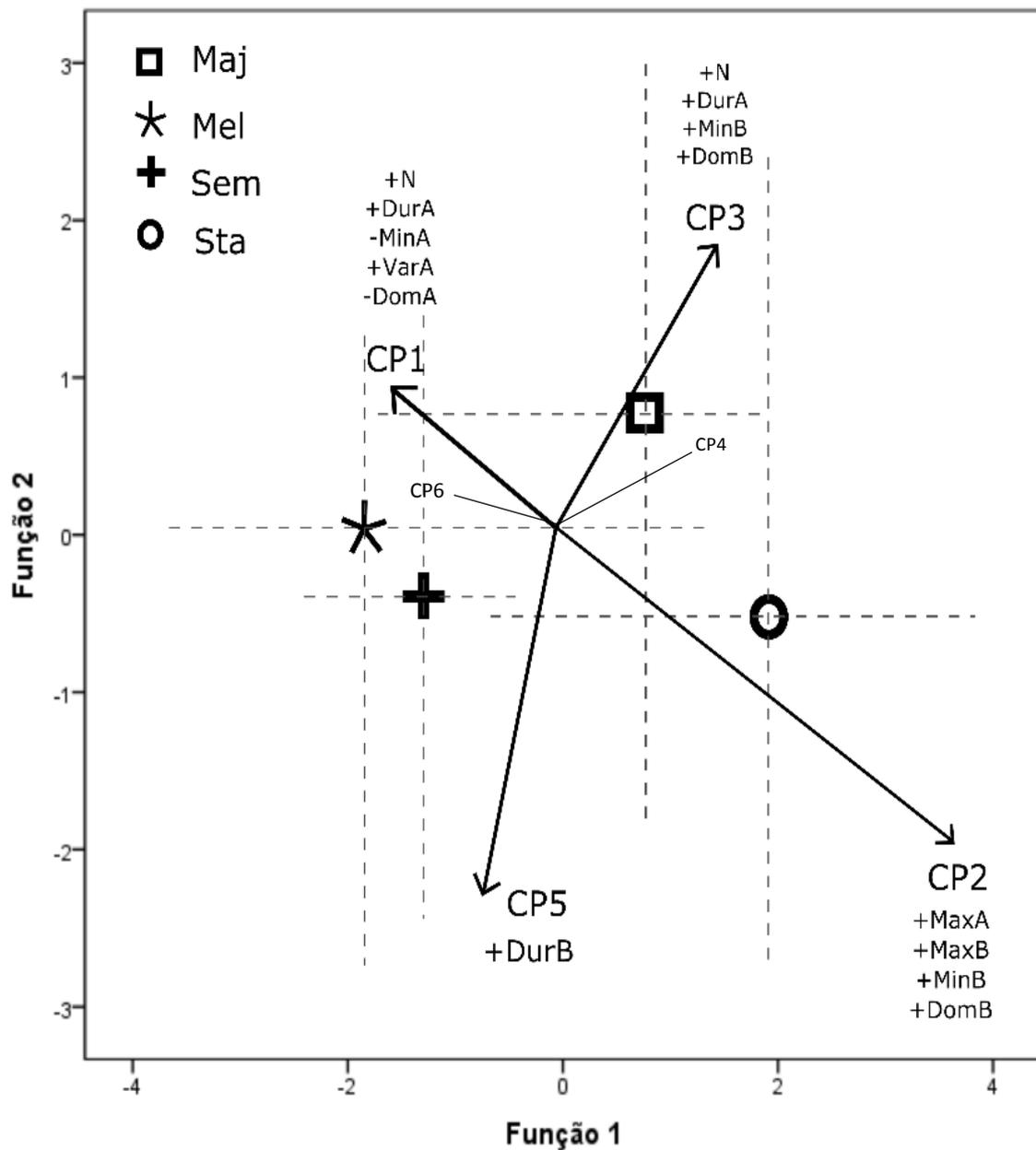


Figura 37. Distribuição dos centroides dos grupos de subespécies nas duas funções discriminantes obtidas. As linhas pontilhadas representam a amplitude das amostras em relação aos centroides. As setas representam os componentes principais (CP) como *biplots* de correlação canônica, demonstrando o modo como as amostras se relacionam com os componentes principais mais relevantes (e com as variáveis reduzidas por eles).

Ao cruzarmos as correlações de latitude e longitude com os de distribuição das subespécies (Fig. 38), verificamos a distribuição das subespécies atreladas às correlações entre coordenadas e variáveis bioacústicas. A tendência é de que as variáveis espectrais aumentem e as temporais diminuam no sentido Noroeste-Sudeste, e que ocorra o contrário no sentido Sudeste-Noroeste. Este fato é coincidente com as distribuições geográficas das subespécies e também com a distribuição das amostras, segundo a análise discriminante.

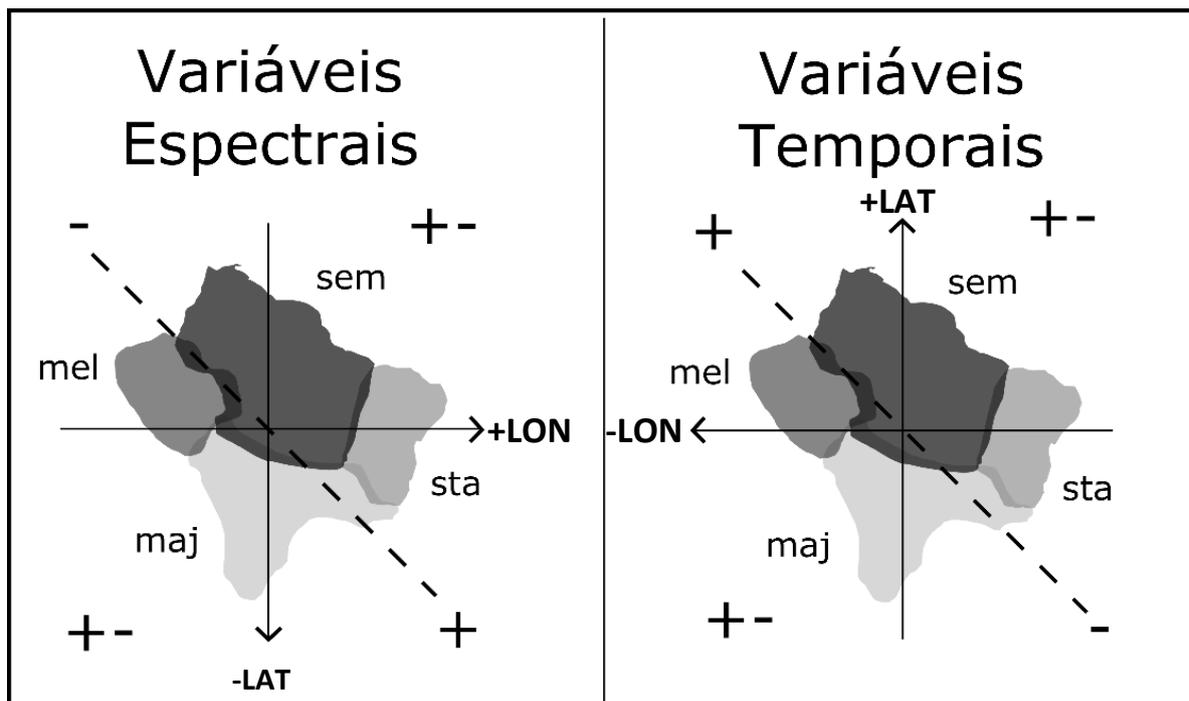


Figura 38. Associação entre as variáveis temporais e espectrais, as coordenadas geográficas e as distribuições das subespécies. A linha pontilhada representa a relação diagonal entre as variáveis acústicas e as coordenadas geográficas. Os sinais demonstram quais quadrantes assumem os maiores valores para aquelas variáveis.

4. Discussão

Os resultados demonstraram que existe variação bioacústica entre as vocalizações de *T. major* e que tais variações se correlacionam com as variáveis geográficas e com a distribuição das subespécies avaliadas. Esta diferenciação ocorre principalmente em nível estrutural, já que apenas as características bioacústicas variam entre as amostras. As aves podem utilizar a recombinação de elementos fonológicos para criar novos sinais, num processo de sintaxe fonológica (MARLER, 2000). Este tipo de organização é amplamente estudado em Aves Passeriformes, principalmente das Oscines, sendo documentada em diversas espécies: *Poecile atricapillus* (HAILMAN & FICKEN, 1986), *P. gambeli* (BLOOMFIELD *et al.*, 2004), *P. sclateri* (FICKEN *et al.*, 1994), *Troglodytes troglodytes* (KROODSMA, 1980), *Sturnus vulgaris* (ADRET-HAUSBERGER & JENKINS, 1988), *Vireo gilvus* (HOWES-JONES, 1985). Quanto às aves Suboscines, a sintaxe fonológica foi encontrada pela primeira vez em *Atila flammulatus* (LEGER, 2005). Neste estudo, todos os 119 arquivos apresentaram o mesmo padrão sintático, demonstrando que as possíveis variações entre as amostras residem principalmente na estrutura acústica da vocalização, e não em seu rearranjo.

As correlações entre coordenadas geográficas e as variáveis são inversas para as características espectrais e temporais. Observamos que as variáveis de frequência (Max, Min, Var e Peak, tanto do motivo A quanto do B) se relacionam negativamente com a latitude e positivamente com a longitude das amostras. Já as variáveis temporais se relacionam positivamente com a latitude e negativamente com a longitude. Ao fazer uma correspondência entre estas duas variáveis geográficas e as variáveis bioacústicas, nota-se uma relação diagonal. Os maiores valores de frequência e os menores valores de tempo coincidem com as menores latitudes e com as maiores longitudes, correspondendo às áreas do Sudeste brasileiro e Norte da Argentina. Já o contrário ocorre nas maiores

latitudes e nas menores longitudes, que coincidem com os pontos de ocorrência na Bacia Amazônica.

A altitude se correlacionou apenas com características temporais. A elevação de altitude demonstrou que as vocalizações são mais longas, porém são emitidas com maior velocidade. A elevação é vinculada principalmente à frequência de vocalizações, que tendem a diminuir com o aumento da altitude (CARO *et al.*, 2013). Indivíduos da espécie *Zonotrichia capensis* que se situam em maiores altitudes tendem a produzir vocalizações com menores durações e frequências (TUBARO *et al.*, 1994). Estas diferenças podem ocorrer devido à menor temperatura em ambientes mais elevados, diminuindo assim a velocidade de propagação do som em tais condições (NOTTEBOHM, 1975). A percepção dos indivíduos faz com que as vocalizações emitidas em resposta a estes sinais também possuam valores de frequência e tempo menores. Para compensar os valores maiores de duração, os indivíduos de *T. major* poderiam ajustar a sua emissão vocal aumentando a velocidade, o que explicaria a relação positiva entre a taxa de repetição silábica (TrA) e a altitude.

Quando se analisa os grupos de subespécies, apenas uma variável espectral (VarB) apresentou distribuição igual entre os grupos. A utilização de caracteres vocais na taxonomia dos Suboscines tem crescido atualmente, através de estudos focados em *Thamnophilidae* (ISLER *et al.*, 1998; 1999; 2005; ISLER & ISLER, 2003; WHITNEY *et al.*, 2000), *Tyrannidae* (ALVAREZ & WHITNEY, 2000) e *Furnariidae* (ZIMMER, 2002). As diferenças encontradas no nosso estudo demonstram que existe uma maior semelhança vocal entre as subespécies *T. m. melanurus* e *T. m. semifasciatus*, e uma separação de *T. m. major* e de *T. m. stagurus* com relação às outras, apesar de serem mais próximas entre si. Como demonstrado por outros estudos (SEDGWICK, 2001; LOVELL & LEIN, 2013), tal diferenciação pode ocorrer dentro de espécies de aves Suboscines, podendo caracterizar subespécies distintas.

Uma análise mais profunda das relações entre os as subespécies e as diferenças nas variáveis demonstrou que aquelas relativas à frequência (Max, Min, Var e Peak) tendem a ser menores nas subespécies *T. m. melanurus* e *T. m. semifasciatus*, e maiores em *T. m. major* e *T. m. stagus*. Tal observação é justificável através da Hipótese da Adaptação Acústica (MORTON, 1975). A hipótese sugere que diferenças na estrutura vegetal entre habitats impõem diferentes pressões seletivas nos sinais acústicos. Os indivíduos que dependem da comunicação acústica modificam a estrutura dos sinais emitidos para maximizar o alcance e diminuir a degradação da transmissão destes sons. Deste modo, em ambientes que apresentam vegetação densa, vocalizações com menores frequências, variações de frequência mais estreitas e com padrões temporais mais longos são favorecidas, quando comparadas àquelas características de ambientes mais abertos. As vocalizações de maiores frequências estariam sujeitas a uma maior absorção, à reverberação e à difração pela atmosfera e pela vegetação (MARTEN & MARLER, 1977; BRADBURY & VEHRENCAMP, 1998).

As subespécies *T. m. melanurus* e *T. m. semifasciatus* apresentaram uma distribuição coincidente com as Florestas Ombrófilas Densas da bacia Amazônica, uma região conhecida pela sua riqueza em vegetação. As vocalizações atribuídas a estas subespécies sofreriam uma maior pressão para que tais características, relativas à frequência e ao tempo, fossem alteradas em função do habitat denso. Isto pode ser verificado para as variáveis espectrais e para as temporais. Os resultados encontrados podem ser corroborados com estudos comparativos entre a estrutura acústica das vocalizações e a estrutura do habitat. Hunter & Krebs (1979) demonstraram que aves de ambientes florestais fechados vocalizam com menor frequência do que as mesmas espécies em ambientes mais abertos. Seddon (2005) demonstrou que existe diferença na estrutura das vocalizações de aves de diferentes estratos vegetais. Aves de sub-bosque tendem a vocalizar com frequência menor do que aves do alto do dossel e do estrato

arbustivo. Boncoraglio & Saino (2007), em uma meta-análise sobre a Hipótese de Adaptação Acústica, discorrem sobre a influência do hábitat em cada variável bioacústica. Eles demonstraram que apenas as características espectrais se relacionam com a estrutura vegetal do hábitat, como postulado pela hipótese, principalmente quando refere-se à frequência fundamental da vocalização nas aves Passeriformes Oscines.

Os padrões temporais das vocalizações de *T. major* também se distribuem como o previsto pela hipótese da adaptação acústica. Observa-se, através das relações dos grupos com os componentes principais, maiores valores temporais (N, DurA, DurB) associados a *T. m. melanurus* e a *T. m. semifasciatus*, e menores valores em *T. m. major* e *T. m. stagusus*. Ao analisarmos TrA (que se relaciona fortemente com CP4), vemos que *T. m. major* e *T. m. stagusus* assumem valores positivos para esta variável, enquanto *T. m. melanurus* e *T. m. semifasciatus* assumem valores negativos. De modo semelhante, diversos grupos de aves australianas exibiram maiores durações de elementos e velocidades menores nas vocalizações produzidas em ambientes abertos (BLUMSTEIN & TURNER, 2005). Colbeck (2006) demonstrou que as vocalizações de *Dendroica caerulescens* apresentam menor taxa de repetição silábica em ambientes fechados. Tais vocalizações, mais lentas e com duração silábica maior, sofrem menor atenuação sonora quando atravessam um ambiente florestal (TUBARO & SEGURA, 1994; KHANNA, 1999; BROWN & HANDFORD, 2000).

As amostras atribuídas à subespécie *T. m. major* diferenciaram daquelas atribuídas a *T. m. melanurus* e a *T. m. semifasciatus* em grande parte das variáveis bioacústicas analisadas. Este fato, associado à classificação correta de 79% das amostras de *T. m. major*, sugere que esta é uma subespécie que pode ser diferenciada das outras pelos padrões acústicos de suas vocalizações. Apesar de *T. m. melanurus* também apresentar uma alta porcentagem de classificação coincidente entre grupos presumidos e previstos pela análise discriminante, esta subespécie ainda é semelhante à *T. m. semifasciatus*,

como demonstrado pela distribuição das amostras pela análise discriminante e pela ausência de diferenças estatisticamente significantes entre as duas. As amostras atribuídas à *T. m. stagurus* diferenciam-se em de *T. m. semifasciatus* nas maioria de suas características bioacústicas. Entretanto, *T. m. stagurus* se diferencia de *T. m. major* apenas em variáveis temporais (NA e TrA), enquanto se diferencia de *T. m. melanurus* nas características espectrais (MaxA, MinA e PeakA). Quando se analisa a distribuição das amostras quanto às suas funções discriminantes em conjunto com as correlações em pares de Dunn-Bonferroni, verifica-se que há uma proximidade muito forte entre as amostras atribuídas a *T. m. melanurus* e a *T. m. semifasciatus*. O mesmo pode ser observado para *T. m. major* e *T. m. stagurus*, apesar desta relação não ser tão forte quanto no par de subespécies anterior. Esta diferenciação em dois grupos pode estar relacionada com a estrutura e a conectividade de habitats.

A subespécie *T. m. major* habita principalmente regiões onde predominam matas estacionais semidecíduais, savanas florestadas, matas úmidas de galeria e matas em regiões de planície de inundação. Já a subespécie *T. m. stagurus* é amplamente encontrada em áreas onde predominam o agreste e a caatinga, conhecidos por apresentarem uma vegetação decídua. As subespécies *T. m. melanurus* e *T. m. semifasciatus* estão numa região de predomínio das Florestas Ombrófilas Densas. Nestas áreas, a densidade vegetal é maior, o que configura uma maior quantidade de obstáculos para a transmissão sonora. Contudo, a conectividade de habitats é muito maior nesta região, o que cria pressões seletivas diferentes daquelas exercidas nas populações de *T. m. major* e *T. m. stagurus*, que habitam áreas onde a heterogeneidade e grau de fragmentação da vegetação é maior (MMA, 2002). Estas pressões seletivas se traduziram em valores de frequência que maximizem a transmissão sonora em ambientes florestais densos (BONCORAGLIO & SAINO, 2007), como previsto pela Hipótese da Adaptação Acústica.

O padrão geográfico destas variações muitas vezes se mostra complexo, com algumas amostras de diferentes subespécies se agrupando e amostras de uma mesma subespécie se diferenciando. Tal distribuição também pode ser encontrada em outros estudos, como no caso de *Empidonax alnorum* (LOVELL & LEIN, 2013) e até em aves não Passeriformes (WEI *et al.*, 2015). Este padrão pode ser justificado de acordo com a história evolutiva dos *Thamnophilidae*. Como indicado por estudos moleculares (IRESTEDT *et al.*, 2002; 2004), a origem e diversificação do grupo ocorreu ao sul da Bacia Amazônica, nas regiões correspondentes à Mata Atlântica brasileira, aos Chacos úmidos e às cadeias montanhosas dos Andes, que surgiram no Terciário Médio. Estas regiões coincidem com a área de distribuição da subespécie *T. m. major*. Grande parte das espécies de *Thamnophilidae* habitam ambientes densos e úmidos, além de apresentarem hábito sedentário (ZIMMER & ISLER, 2003). Contudo, a espécie *T. major* não se restringe a tais ambientes, sendo encontrada inclusive em áreas florestais secas e savânicas. A hipótese proposta é que as populações de *T. major* se diversificaram nestas mesmas áreas, que são coincidentes com a distribuição atual da subespécie *T. m. major*. A partir desta área, as populações irradiaram e colonizaram outras áreas, num processo inicial de especiação parapátrica. Deste modo, novas condições de cobertura vegetal e de condições climáticas enfrentadas pelas populações periféricas afetariam o processo de colonização de um novo hábitat. Como as condições ambientais são drasticamente diferentes, as populações periféricas seriam alvo de uma pressão seletiva diferente das populações iniciais. Sendo assim, para maximizar a transmissão sonora em ambientes tão distintos, estas novas populações de *T. major* sofreriam modificações graduais na estrutura bioacústica de suas vocalizações. Análises taxonômicas, moleculares e filogenéticas são necessárias para complementar tais afirmações.

5. Considerações Finais

As vocalizações de *T. major* apresentaram variação geográfica. Esta variação reside principalmente na estrutura acústica das vocalizações, e não na sua organização sintática. Estas variáveis bioacústicas se relacionam com a latitude, longitude e altitude. Porém, os efeitos das variáveis geográficas na bioacústica das vocalizações de *T. major* ocorreram, principalmente, por causa da sua influência nas características ambientais em que se inserem os indivíduos.

Fatores do hábitat, como temperatura, umidade e cobertura vegetal influenciam diretamente na transmissão sonora através do meio. Os indivíduos de *T. major* que se inserem em ambientes de características distintas tendem a adequar suas vocalizações para o contexto. Estas adequações buscam maximizar a transmissão e diminuir os efeitos de atenuação sonora naquele ambiente, como é postulado pela Hipótese de Adaptação Acústica. Vocalizações que se encontram em regiões ao Noroeste da América do Sul apresentaram padrões temporais mais lentos e padrões espectrais maiores, reflexo da transmissão sonora em ambientes com abundante cobertura vegetal. As subespécies *T. m. melanurus* e *T. m. semifasciatus*, por se situarem justamente nestas regiões, compartilham tais características entre si, tornando-as mais acusticamente semelhantes. Já aquelas amostras que se situaram mais a Sudeste apresentaram vocalizações de maior frequência e de andamento mais acelerado. Nestas regiões encontram-se as subespécies *T. m. stagurus* e *T. m. major*, que apresentaram tais estruturas acústicas em suas vocalizações. Entretanto, a semelhança vocal entre *T. m. melanurus* e *T. m. semifasciatus* é maior que aquela encontrada entre outros pares de subespécies.

A altitude também se relacionou de modo semelhante, já que uma maior altitude implica em menor temperatura, o que modifica a transmissão sonora em tais ambientes. As vocalizações, então, apresentaram durações mais longas, o que pode ser um indicativo da

influência da velocidade da transmissão e percepção sonora em ambientes mais frios. Além disso, notou-se uma compensação na taxa de repetição silábica, já que a velocidade da vocalização aumenta com o incremento da altitude.

Por isso, sendo *T. major* uma ave que, aparentemente, apresenta uma vocalização de ontogenia inata, tais variações podem ser explicadas pelo processo de adaptação dos sinais sonoros às características ecológicas. Esta adaptação pode direcionar a evolução dos sinais sonoros relacionados com comportamentos reprodutivos e pode refletir em parâmetros sucesso reprodutivo, já que as vocalizações que estão mais adaptadas a determinado ambiente têm maiores chances de atingir um parceiro reprodutivo em potencial. Com o decorrer das gerações, tais variações se perpetuariam na população, levando a um gradativo isolamento reprodutivo e a processos de especiação.

6. Conclusão

As análises das vocalizações de *T. major* demonstra que a estrutura sintática destas é uniforme, enquanto a estrutura acústica varia geograficamente. Estas variações podem ser correlacionadas com as características geográficas e com os diferentes grupos de subespécies encontrados. Estes dois tipos de variação geográfica são reflexos da estrutura do hábitat em que os indivíduos de *T. major* se inserem, pois diferentes ambientes impõem diferentes obstáculos para a transmissão sonora. Assim, um indivíduo pode modificar a estrutura acústica da vocalização para ultrapassar estas dificuldades e melhorar seu processo de comunicação. Estas modificações podem ser grandes o suficiente para caracterizar diferentes populações as subespécies, auxiliando em estudos taxonômicos dentro do grupo.

7. Referências Bibliográficas

- ADRET-HAUSBERGER, M.; JENKINS, P. F. Complex Organization of the Warbling Song in the European Starling *Sturnus vulgaris*. **Behavior**, v. 107, n. 3, p. 138-155, 1988.
- ALCOCK, J. **Animal behavior**: An evolutionary approach. Sunderland: Sinauer Associates. 10^a ed, 522 p. 1989.
- ALVAREZ, J. A. & WHITNEY B. M. A new *Zimmerius* tyrannulet (Aves: Tyrannidae) from white sand forests of northern Amazonian Peru. **The Wilson Bulletin**, n. 113, v. 1, p. 1-9, 2001
- ARAYA-SALAS, M. Is birdsong music? Evaluating harmonic intervals in songs of a Neotropical songbird. **Animal Behavior**, v. 84, n. 2, p. 309-313, 2012.
- BERWICK, R. C.; OKANOYA, K.; BECKERS, G. J. L.; BOLHUIS, J. J. Song to syntax: the linguistics of birdsong. **Trends in cognitive sciences**, v. 15, n. 3, p. 113-121, 2011.
- BLOOMFIELD, L. L.; CHARRIER, I.; STURDY, C. B. Note types and coding in parid vocalizations: II. The chick-a-dee call of the mountain chickadee *Poecille sclateri*. **Acta Ornithologica**, v. 45, n. 2, p. 148-160, 2010.
- BLUMSTEIN, D. T.; TURNER, A. C. Can the acoustic adaptation hypothesis predict the structure of Australian birdsong? **Acta Ethologica**, v. 8, n. 1, p. 35-44, 2005.
- BONCORAGLIO, G.; SAINO, N. Habitat structure and the evolution of bird song: a meta-analysis of the evidence for the acoustic adaptation hypothesis. **Functional Ecology**, v. 21, n. 1, p. 134-142, 2007.
- BORROR, D. T. Song in a white-eyed vireo. **The Wilson Bulletin**, v. 99, n. 3, p. 377-397, 1987.

- BRACKENBURY, J. H. Power Capabilities of the Avian Sound-Producing System. **The Journal of Experimental Biology**, v. 78, n. 1, p. 163-166, 1979.
- BRADBURY, J. W.; VEHRENCAMP, S. L. **Principles of Animal Communication**. Sunderland: Sinauer Associates. 2ª ed., 697 p. 1998.
- BRADLEY, R. A. Song variation in a population of white-eyed vireos (*Vireo griseus*). **Auk**, v. 98, n. 1, p. 80-87, 1981.
- BROWN, T. J.; HANDFORD, P. Sound Design for Vocalizations: Quality in the Woods, Consistency in the Fields. **The Condor**, v. 102, n. 1, p. 81-92, 2000.
- CARO, L.; CAYCEDO-ROSALES, P. C.; BOWIE, R. C. K.; SLABBEKOORN, H.; CADENA, C. D. Ecological speciation along an elevational gradient in a tropical passerine bird? **Journal of Evolutionary Biology**, v. 26, n. 2, p. 357-274, 2013.
- CASAGRANDE, C. A. **G. H. Mead e a Educação**. Rio de Janeiro: Editora Autêntica. 1ª ed, 2014. 128 p.
- CATALANO, A. L. C. **Variação do canto de *Thamnophilus doliatus* (Linnaeus, 1764) (Aves: Thamnophilidae) em diferentes regiões da América Latina**. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas). Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, 2015.
- CATCHPOLE, C. K.; SLATER, P. J. B. **Bird Song: Biological themes and variations**. Cambridge: Cambridge University Press, 2ª ed. 2008. 335p.
- COLBECK, G. A test of the acoustic adaptation hypothesis using the black-throated blue warbler, *Dendroica caerulescens*. In: Ecological Society of America Annual Meeting, Memphis. **Anais...**Allen Press: Memphis, 2006.

DAFFONSECA, J. A. **WA1314162**, Taraba major (Vieillot, 1816). Wiki Aves - A Enciclopédia das Aves do Brasil, 2014. Disponível em: <<http://www.wikiaves.com/1314162>> Acesso em: 05/12/2015.

DAFFONSECA, J. A. **WA966621**, Taraba major (Vieillot, 1816). Wiki Aves - A Enciclopédia das Aves do Brasil, 2013. Disponível em: <<http://www.wikiaves.com/966621>> Acesso em: 05/12/2015.

EY, E.; FISCHER, J. The “acoustic adaptation hypothesis” - a review of the evidence from birds, anurans and mammals. **Bioacoustics**, v. 19, n. 1, p. 21-48, 2009.

FICKEN, M. S.; HAILMAN, E. D.; HAILMAN, J. P. The chick-a-dee call system of the Mexican chickadee. **The Condor**, v. 96, n. 1, p. 70-82, 1994.

FITZSIMMONS, L. P.; BARKER, N. K.; MENNIL, D. J. Individual variation and lek-based vocal distinctiveness in songs of the Screaming Piha (*Lipaugus vociferans*), a suboscine songbird. **The Auk**, v. 125, n. 4, p. 908-914, 2008.

GILL, F. Vocalizations. In:_____. **Ornithology**, Nova Iorque: W. H. Freeman Company, 3ª ed, 2007. p. 215-242.

GILL, F.; DONSKER, D (Eds). **IOC World Bird List**. 2015. Disponível em: <<http://www.worldbirdnames.org/>>. Acessado em 15 jul 2015.

GINGRAS, B.; DOOLITTLE, E. A music theoretical approach to birdsong. In: XXV International Bioacoustics Congress. Murnau. **Anais...Murnau**, 2015.

GRANT, B. R.; GRANT, P. R. Darwin's finches: population variation and sympatric speciation. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 76, n. 5, p. 2359-2363, 1979.

GUEDES, R. **Choró-boi**. Wiki-aves. 2008. Disponível em: <<http://www.wikiaves.com.br>>. Acesso em: 06/07/2013.

- HABERMAS, J. **Teoria do agir comunicativo**. Vol. 2: sobre a crítica da razão funcionalista. 1ª ed. São Paulo: Editora WMF Martins Fontes, 2012, p. 6-79.
- HAILMAN, J. P.; FICKEN, M. S. Combinatorial animal communication with computable syntax: chick-a-dee calling qualifies as 'language' by structural linguistics. **Animal Behavior**, v. 34, n. 6, p. 1899-1901, 1986.
- HOWES-JONES, D. Relationships among Song Activity, Context, and Social Behavior in the Warbling Vireo. **The Wilson Bulletin**, v. 97, n. 1, p. 4-20, 1985.
- HUNTER, M. L.; KREBS, J. R. Geographical Variation in the Song of the Great Tit (*Parus major*) in Relation to Ecological Factors. **Journal of Animal Ecology**, v. 48, n. 3, p. 759-785, 1979.
- IRESTEDT, M.; FJELDSA, J.; JOHANSSON, U.S.; NYLANDER, J.A.; ERICSON, P.G.P. Systematic relationships and biogeography of tracheophone suboscines (Aves: Passeriformes). **Molecular Phylogenetic Evolution**, v. 23, n. 3, p. 499-512, 2002.
- IRESTEDT, M.; FJELDSA, J.; NYLANDER, J.A.; ERICSON, P.G.P. Phylogenetic relationships of typical antbirds (Thamnophilidae) and test of incongruence based on Bayes factors. **BMC Evolutionary Biology**, v. 4, n. 23, p. 499-512, 2004.
- ISLER, M. L., ISLER, P. R. AND BRUMFIELD, R. T. Clinal Variation in Vocalizations of an Antbird (Thamnophilidae) and Implications for Defining Species Limits. **The Auk**, v. 122, n. 2, p. 433-444, 2005.
- ISLER, M. L.; ISLER, P. R. Species Limits in the Pygmy Antwren (*Myrmotherula brachyura*) complex (Aves: Passiformes: Thamnophilidae): 1. The taxonomic status of *Myrmotherula brachyura ignota*. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, v. 116, n. 1, p. 23-28, 2003.

- ISLER, M. L.; ISLER, P. R.; Whitney, B. M. Species limits in antbirds (Passeriformes: Thamnophilidae): The *Myrmotherula surinamensis* complex. **The Auk**, v.116, n. 1, p. 83-96, 1999.
- ISLER, M. L.; ISLER, P. R.; WHITNEY, B. M. Use of vocalization to establish species limits in antbirds (Passeriformes: Thamnophilidae). **The Auk** 155, n. 3, p. 577-590, 1998.
- KHANNA, H. Testing the acoustic adaptation hypothesis for eastern and spotted towhee song. **The Journal of the Acoustical Society of America**, v. 106, n. 4, e. 2131, abr. 1999. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1121/1.428014>>.
- KING, S. A. Functional anatomy of the syrinx. In: KING, S. A.; McCLELLAND, J. **Form and Function in Birds**, v. 4. Londres: Academic Press. 1ª ed, p. 105-113. 1989.
- KROODSMA, D. E. Winter wren singing behavior: a pinnacle of song complexity. **The Condor**, v. 82, n. 4, p. 357-365, 1980.
- KROODSMA, D. E. Learning and the ontogeny of sound signals in birds. In: KROODSMA, D. E.; MILLER, E. H. **Acoustic communication in birds**, v. 2, 1ª ed. Nova Iorque: Academic Press. 1982.
- KROODSMA, D. E. Songs of the Alder Flycatcher (*Empidonax alnorum*) and Willow Flycatcher (*Empidonax traillii*) are innate. **The Auk**, v. 101, n. 1, p. 13-24, 1984.
- KROODSMA, D. E. Male eastern phoebes (*Sayornis phoebe*; Tyrannidae, Passeriformes) fail to imitate song. **Journal of Comparative Psychology**, v. 103, n. 3, p. 227-232, 1989.
- KROODSMA, D. E. **The Singing Life of Birds**. 1ª ed. Nova Iorque: Houghton Mifflin Company, 482 p. 2005.

- KROODSMA, D.; KONISHI, M. A suboscine bird (Eastern phoebe, *Sayornis phoebe*) develops normal song without auditory feedback. **Animal Behavior**, v. 42, n. 3, p. 477-487, 1991.
- KROODSMA, D. E.; HAMILTON, D.; BYERS, B. E.; MARIÑO, H. F.; STEMPLE, D. W.; TRAINER, J. M.; POWELL, G. V. N. Behavioral Evidence for Song Learning in the Suboscine Bellbirds. **The Wilson Journal of Ornithology**, v. 125, n. 1, p. 1-14, 2013.
- LACHLAN, R. F.; SLATER, P. J. B. Song learning in chaffinches: how accurate, and from where? **Animal Behavior**, v. 65, n. 5, p. 957-969, 2003.
- LEGER, D. W. First documentation of combinatorial song syntax in a suboscine passerine species. **The Condor**, v. 107, n. 4, p. 765-774, 2005.
- LEIN, M. R. Song variation in Buff-breasted Flycatchers (*Empidonax fulvifrons*). **Wilson Journal of Ornithology**, v. 120, n. 2, p. 256-267, 2008.
- LINDELL, C. Limited geographic variation in the vocalizations of a tropical Furnariid, *Synallaxis albescens*. **The Wilson Bulletin**, v. 110, n. 3, p. 368-374, 1998.
- LOVELL, S. F.; LEIN, M. R. Geographical variation in songs of a suboscine passerine, the Alder Flycatcher (*Empidonax alnorum*). **The Wilson Journal of Ornithology** 125, n. 1, p. 15-23, 2013.
- MARLER, P. A comparative approach to vocal learning: song development in white-crowned sparrow. **Journal of Comparative and Physiological Psychology**, v. 71, n. 2, p. 1-25, 1970.
- MARLER, P. Origins of music and speech: insights from animals. In: WALLIN, N. L.; MERKER, B.; BROWN, S. **The origins of music**. 1^a ed. Massachusetts: MIT Press, 2000, p. 31-47.

- MARLER, P.; SLABBEKOORN, H. **Nature's Music**: The science of birdsong. 1ª ed. San Diego: Elsevier Academic Press, 2004. 513 p.
- MARLER, P.; TAMURA, M. Culturally transmitted patterns of vocal behavior in sparrows. **Nature**, v. 146, n. 3650, p. 1483-1486, 1964
- MARTEN, K.; MARLER, P. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 2, n. 3, p. 271-290, 1977.
- MARTINS, R. M. **WA1681186**, Taraba major (Vieillot, 1816). Wiki Aves - A Enciclopédia das Aves do Brasil, 2014. Disponível em: <<http://www.wikiaves.com/1681186>> Acesso em: 05/12/2015.
- MEAD, G. H. **Mind, self and society**: from the standpoint of a social behaviorist. 1ª ed. Chicago: Chicago University Press, 2009. 401 p.
- MMA. **Biodiversidade Brasileira**: Avaliação e identificação de áreas e ações prioritárias para conservação, utilização sustentável e repartição dos benefícios da biodiversidade nos biomas brasileiro. Brasília: MMA/SBF, 2002. 404 p.
- MOLINO, J. Toward an evolutionary theory of music and language. In: WALLIN, N. L.; MERKER, B.; BROWN, S. **The origins of music**. 1ª ed. Massachusetts: MIT Press, 2000, p. 165-176.
- MORTON, E. S. On the occurrence and significance of motivation structural rules in some bird and mammal sounds. **The American Naturalist**, v. 111, n. 981, p. 855-869, 1977.
- NOTTEBOHM, F. Continental Patterns of Song Variability in *Zonotrichia capensis*: Some Possible Ecological Correlates. **The American Naturalist**, v. 109, n. 970, p. 605-624, 1975.

- OLIVEIRA, M. I. **WA1817333**, Taraba major (Vieillot, 1816). Wiki Aves - A Enciclopédia das Aves do Brasil, 2015. Disponível em: <<http://www.wikiaves.com/1817333>> Acesso em: 05/12/2015
- PLANQUÉ, B.; VELLINGA, W-P.; PIETERSE, S. JONGSMA, J. **Great Antshrike**. Xeno-Canto, 2005. Disponível em: <<http://www.xeno-canto.com>>. Acessado em: 4 jul. 2013.
- PODOS, J.; WARREN, P. S. (2007). The evolution of geographic variation in bird song. **Advances in the Study of Behavior**, v. 37, n. 1, p. 403-458, 2007.
- RAPOSO, M. A; HÖFLING, E. Overestimation of vocal characters in Suboscine taxonomy (Aves: Passeriformes: Tyranni): causes and implications. **Lundiana** v. 4, n. 1, p. 35-42, 2003.
- RAVIGNANI, A. V. The evolution of rhythm: a comparative approach to speech and music. In: XXV International Bioacoustics Congress. Murnau. **Anais...Murnau**, 2015.
- RIDGELY, R. S.; TUDOR, G. Typical Antbirds: Thamnophilidae. In: _____. **The birds of South America**: The suboscine birds, v. 2, 1ª ed. Texas: University of Texas Press, 1994. p. 215-356.
- RIOS-CHÉLEN, A. A.; MACÍAS-GARCIA, C. RIEBEL, K. Song variation in a suboscine bird, the Vermilion Flycatcher (*Pyrocephalus rubinus*). **Behavior**, v. 142, n. 8, p. 1115-1138, 2005.
- SANCHES, S. M. **WA1009020**, Taraba major (Vieillot, 1816). Wiki Aves - A Enciclopédia das Aves do Brasil, 2013. Disponível em: <<http://www.wikiaves.com/1009020>> Acesso em: 05/12/2015
- SEDDON, N. Ecological adaptation and species recognition drives vocal evolution in Neotropical Suboscine Birds. **Evolution**, v. 59, n. 1, p. 200-215, 2005.

- SEDDON, N.; BUCHART, S. H. M.; ODLING-SMEE, L. Duetting in the subdesert mesite *Monias benschi*: evidence for acoustic mate defence? **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 52, n. 1, p. 7-16, 2002.
- SEDDON, N.; TOBIAS, J. A. Song divergence at the edge of Amazonia: an empirical test of the peripatric speciation model. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 90, n. 1, p. 173-188, 2007.
- SEDGWICK, J. A. Geographic variation in the song of Willow Flycatchers: differentiation between *Empidonax traili adastus* and *E. t. extimus*. **The Auk**, v. 118, n. 2, p. 366-379, 2001.
- SIBLEY, C. G.; AHLQUIST, J. E. **Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution**. New Haven: Yale University Press, 1990.
- SICK, H. **Ornitologia Brasileira: uma introdução**, v. 2, 2ª ed. Brasília: Linha Gráfica Editora, 1997. 827 p.
- SILVA, M. L. da. **Estrutura e organização de sinais de comunicação complexos: o caso do sabiá-laranjeira *Turdus rufiventris* (Aves, Passeriformes, Turdinae)**. Tese (Doutorado em Psicologia). Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2001.
- SLATER, P. J. B. Bird song learning: causes and consequences. **Ethology, Ecology and Evolution** 1: 19-46. 1989.
- THORPE, W. H. The learning of song patterns by birds, with especial reference to the song of chaffinch *Fringilla coelebs*. **Ibis**, v. 100, n. 4, p. 535-570, 1958

- TOUCHTON, J. M.; SEDDON, N.; TOBIAS, J. A. Captive rearing experiments confirm song development without learning in a tracheophone suboscine bird. **PLOS One**, v. 9, n. 4: e. 95746. Doi:10.1371/journal.pone.0095746. Disponível em: <<http://www.plosone.org/article/info%3Adoi%2F10.1371%2Fjournal.pone.0095746>>.
- TUBARO, P. L.; SEGURA, E. T. Dialect Differences in the Song of *Zonotrichia capensis* in the Southern Pampas: A Test of the Acoustic Adaptation Hypothesis. **The Condor**, v. 96, n. 4, p. 1084-1088, 1994.
- VIANA, R. E. **WA1629959**, Taraba major (Vieillot, 1816). Wiki Aves - A Enciclopédia das Aves do Brasil, 2014. Disponível em: <<http://www.wikiaves.com/1629959>> Acesso em: 05/12/2015.
- VIELLIARD, J. M. E. O uso de caracteres bioacústicos para avaliações filogenéticas em aves. **Anais de Etologia**, v. 15, n. 1, p. 93-107, 1997.
- WEI, C.; JIA, C.; DONG., L. WANG, D.; XIA, C.; ZHANG, Y.; LIANG, W. Geographic variation in the calls of the Common Cuckoo (*Cuculus canorus*): isolation by distance and divergence among subspecies. **Journal of Ornithology**, v. 156, n. 2, p. 533-542, 2015.
- WHITNEY, B. M.; PACHECO, J. F.; BUZZETTI, D. R. C.; PARRINI, R. Systematic revision and biogeography of the *Herpsilochmus pileatus* complex, with a description of a new species from northeastern Brazil. **The Auk**, v. 117n. 4, p. 869-891, 2000.
- ZIMMER, K. J. Species limits in Olive-backed Foliage-Gleaners (*Automolus*: Furnariidae). **The Wilson Bulletin** v. 114, n. 1, p. 20-36, 2002.
- ZIMMER, K.J.; ISLER, M. L. Family Thamnophilidae (Typical Antbirds). In: DEL HOYO, J.; ELLIOT, A.; CHRISTIE, D. A. **Handbook of the birds of the World: Broadbills to Tapaculos**, v. 8. Barcelona: Lynx Editions, 2003. p. 448-681.

8. Apêndice

Apêndice 1. Lista de gravações amostradas. Estão descritos os autores da gravação, o número do arquivo sonoro, a data de gravação e as coordenadas de latitude e longitude. (ML –Macaulay Library; XC – Xeno-Canto; WA – WikiAves).

| Autores | Arquivo | Data | Latitude | Longitude |
|-----------------|----------------|-------------|-----------------|------------------|
| ANDERSEN, M. J. | ML0132328 | 01/11/2004 | -12,566667 | -70,100000 |
| ARAGON, S. | XC0022483 | 06/05/2008 | -12,752800 | -71,066700 |
| ARETA, J. I. | ML0177025 | 12/10/2005 | -28,016601 | -58,037274 |
| BACHIN, P. | WA0732023 | 01/09/2012 | -22,755000 | -47,414000 |
| BACHIN, P. | WA0732032 | 01/09/2012 | -22,755000 | -47,414000 |
| BARREIROS, M. | WA0562038 | 12/11/2011 | -1,926000 | -55,468000 |
| BATIGALHIA, R. | WA1453122 | 16/09/2014 | -21,602000 | -48,365000 |
| BERGAMO, V. | WA0307768 | 20/02/2011 | -23,088000 | -47,208000 |
| BERNARDES, L. | WA1440026 | 03/09/2014 | -22,088000 | -47,175000 |
| BIANCO, A. | WA1503748 | 30/09/2014 | -12,317000 | -42,896000 |
| BISPO, A. | XC0014205 | 13/04/2014 | -20,685560 | -50,554720 |
| BRITO, C. | WA1324625 | 15/09/2013 | -7,437000 | -34,910000 |
| BRITO, C. | XC0207681 | 15/09/2013 | -7,390300 | -34,894200 |
| BROOKS, T. | XC0077585 | 14/01/2011 | -0,952000 | -77,731000 |
| CAETANO, L. | WA0450865 | 18/09/2011 | -22,548000 | -47,910000 |
| CEDRAZ, S. | WA1013166 | 02/07/2013 | -11,560000 | -39,281000 |
| CEDRAZ, S. | WA1058729 | 17/08/2013 | -11,806000 | -39,381000 |
| CEDRAZ, S. | WA1423847 | 16/08/2014 | -11,761000 | -39,294000 |
| COCCO, R. | XC0073308 | 16/12/2008 | -31,604500 | -60,809800 |
| CONSTANTINI, A. | WA0444886 | 10/06/2011 | -21,128000 | -56,492000 |
| CONSTANTINI, A. | WA0444960 | 11/09/2011 | -21,128000 | -56,492000 |
| CONSTANTINI, A. | WA1495053 | 27/10/2014 | -21,795000 | -52,134000 |
| COX, G. | ML0090192 | 04/10/1992 | -17,850000 | -60,170000 |
| CRUZ, M. | WA1243100 | 01/09/2013 | -23,583000 | -46,366000 |
| CUNHA, L. | WA0211738 | 30/06/2010 | -16,266000 | -56,626000 |
| DAGOSTA, F. | WA1220501 | 24/12/2013 | -20,614000 | -46,047000 |
| DAVIS, T. H. | ML0031057 | 05/11/1928 | 4,735000 | -56,206000 |
| DAVIS, T. H. | ML0182576 | 05/02/1979 | 3,986830 | -56,107178 |

(Continuação)

| | | | | |
|---------------------|-----------|------------|------------|------------|
| DI ALMEIDA, R. | WA0395548 | 16/07/2011 | -11,560000 | -39,281000 |
| EDWARDS, D. | XC0119760 | 01/06/2012 | -19,493800 | -56,957600 |
| EUGENIO, M. | WA0913540 | 20/03/2013 | -22,548000 | -47,910000 |
| FINCH, D. W. | ML0072340 | 09/03/1994 | 3,371000 | -59,790000 |
| FINCH, D. W. | ML0072447 | 30/04/1995 | 3,391000 | -59,531000 |
| FINCH, D. W. | ML0077965 | 05/12/1994 | 3,371000 | -59,790000 |
| FINCH, D. W. | ML0077995 | 09/12/1994 | 3,391000 | -59,531000 |
| FINCH, D. W. | ML0098694 | 09/11/1998 | 2,993000 | -58,909000 |
| FRAGA, R. | XC0049071 | 21/08/2000 | -27,440000 | -59,032000 |
| GALLACI, R. | WA0376557 | 18/06/2011 | -22,121000 | -48,338000 |
| GARBOGGINI, L. | WA1180165 | 13/11/2012 | -10,529000 | -40,293000 |
| GARCIA, J. C. | WA0840010 | 28/12/2012 | -23,187000 | -49,385000 |
| GARCIA, J. C. | WA1140455 | 02/11/2013 | -23,193000 | -49,384000 |
| GEALE, A. | XC0036539 | 23/06/2009 | -12,866000 | -71,367000 |
| GONÇALVES, P. de M. | WA1266713 | 18/10/2013 | -19,547000 | -44,130000 |
| GUGLIELMINO, F. | WA0577038 | 07/08/2011 | -3,118000 | -60,021000 |
| HANKS, C. K. | ML0134679 | 28/02/2006 | 3,643500 | -56,189900 |
| HOLDERBAUM, M. | WA1097897 | 17/09/2013 | -12,597000 | -38,485000 |
| KASEKER, E. | WA0037436 | 19/06/2011 | -22,734000 | -47,648000 |
| KASEKER, E. | WA0290173 | 02/02/2011 | -22,126000 | -48,338000 |
| KERR, D. J. | ML0090668 | 07/12/1994 | 3,300000 | -59,500000 |
| KLAIBER, J. | XC0214742 | 07/02/2015 | 7,559100 | -60,922500 |
| LEITE, G. | XC0118887 | 06/11/2009 | -9,982600 | -50,015100 |
| LOPEZ-LANUS, B. | XC0050033 | 11/03/2005 | -30,583027 | -59,948959 |
| LOPEZ-LANUS, B. | XC0050034 | 11/03/2005 | -30,583027 | -59,948959 |
| LOPEZ-LANUS, B. | XC0050504 | 09/10/2005 | -22,193127 | -63,944550 |
| LOPEZ-LANUS, B. | XC0050505 | 06/02/1992 | -25,072000 | -58,140000 |
| LORIN, D. | WA0650639 | 22/05/2012 | -9,687000 | -56,087000 |
| LUIZ, E. | WA0711842 | 02/09/2002 | -16,997000 | -41,998000 |
| LUIZ, E. | WA1274357 | 27/10/2005 | -12,250000 | -40,550000 |
| MACCORMICK, A. | XC0004573 | 23/02/2004 | -21,492778 | -65,070000 |
| MAIA, T. | WA0265337 | 20/12/2010 | -15,794000 | -47,882000 |
| MARANTZ, C. A. | ML0088670 | 01/11/1997 | -9,621000 | -55,933000 |

(Continuação)

| | | | | |
|--------------------|-----------|------------|------------|------------|
| MARANTZ, C. A. | ML0088840 | 09/11/1997 | -9,621000 | -55,933000 |
| MARANTZ, C. A. | ML0088999 | 09/12/1997 | -9,876000 | -56,097000 |
| MARANTZ, C. A. | ML0089177 | 06/01/1998 | -16,263000 | -56,646000 |
| MARANTZ, C. A. | ML0128084 | 13/03/2001 | -9,212778 | -35,872778 |
| MARK, T. | XC0015004 | 08/04/2007 | 10,733400 | -61,266700 |
| MARTINS, R. M. | WA1435999 | 10/08/2014 | -21,992000 | -49,454000 |
| MAYER, S. | XC0002201 | 13/02/1994 | -17,166700 | -62,416700 |
| MELO, M. A. | XC0141641 | 22/06/2013 | -10,742700 | -68,281800 |
| MENEZS, J. | WA0002485 | 16/12/2008 | -19,008000 | -57,551000 |
| MENEZS, J. | XC0029447 | 16/12/2008 | -23,850100 | -54,253700 |
| MINNS, J. | XC0080094 | 23/03/2003 | -15,017800 | -59,882600 |
| MINNS, J. | XC0087593 | 27/09/1999 | -8,982600 | -72,714800 |
| MINNS, J. | XC0087594 | 13/07/2001 | 3,200100 | -60,566700 |
| MONTEIRO, J. M. C. | WA1110879 | 06/10/2013 | -21,301000 | -46,798000 |
| MURTA, D. | WA1563316 | 28/12/2014 | -19,184000 | -51,404000 |
| NELSON, M. | XC0180655 | 21/05/2014 | -6,739400 | -76,231100 |
| NOBRE, A. | WA7064803 | 04/10/2012 | -8,489000 | -35,718000 |
| OLIVEIRA, R. | WA0368371 | 06/06/2011 | -19,008000 | -57,651000 |
| OLIVEIRA, R. | WA0573702 | 15/02/2012 | -23,116000 | -50,184000 |
| O'NEILL, J.P. | ML0018087 | 04/10/1976 | -0,380000 | -76,630000 |
| O'NEILL, J.P. | ML0024347 | 11/08/1977 | -4,470000 | -78,150000 |
| PADUA, M. | WA0485589 | 25/10/2011 | -22,223000 | -54,812000 |
| PARKER III, T.A. | ML0011420 | 21/07/1976 | -8,330000 | -74,580000 |
| PARKER III, T.A. | ML0012807 | 26/06/1977 | -12,500000 | -69,000000 |
| PARKER III, T.A. | ML0017560 | 18/08/1978 | -4,470000 | -78,150000 |
| PASCOAL, W. | WA0385305 | 01/07/2011 | -10,702000 | -48,408000 |
| POLEGATTO, C. | WA1031912 | 29/07/2013 | -21,170000 | -47,766000 |
| RIBEIRO, A. | WA0452090 | 25/09/2011 | -5,779000 | -35,200000 |
| ROBBINS, M. B. | ML0049402 | 06/08/1989 | -3,050000 | -78,050000 |
| ROBBINS, M. B. | ML0144193 | 29/10/1995 | -20,666667 | 59,833000 |
| ROBBINS, M. B. | ML0145426 | 15/03/2002 | 8,250000 | -59,733333 |
| ROSA, G. | XC0192735 | 18/08/2014 | -19,266700 | -57,016700 |
| ROSS JR, D. L. | ML0057357 | 30/12/1988 | 8,540000 | -83,566000 |

(Continuação)

| | | | | |
|-------------------------|-----------|------------|------------|------------|
| SANTOS, S. S. | WA0415750 | 28/08/2007 | -11,459000 | -40,533000 |
| SANTOS, S. S. | XC0085978 | 28/08/2007 | -11,459000 | -40,160000 |
| SCHWARTZ, P. A. | ML0061092 | 30/04/1961 | 7,966667 | 61,833000 |
| SCHWARTZ, P. A. | ML0061096 | 03/07/1966 | 7,966000 | -61,833000 |
| SCHWARTZ, P. A. | ML0061097 | 22/04/1967 | 7,966000 | -61,833000 |
| SCHWARTZ, P. A. | ML0061700 | 11/12/1971 | -1,450000 | -48,483000 |
| SERAPIÃO, L. | WA0567104 | 01/02/2012 | -9,175000 | -40,973000 |
| SERPA, G. | WA0856501 | 14/01/2013 | -5,085000 | -48,429000 |
| TEIA, P. | WA1188834 | 04/12/2013 | -9,749000 | -37,436000 |
| TEIA, P. | XC0105871 | 14/07/2012 | -9,661000 | -37,412000 |
| TEIXEIRA, D. | WA0457243 | 24/09/2011 | -20,540000 | -44,638000 |
| TEIXEIRA, D. | WA0457247 | 24/09/2011 | -20,540000 | -44,638000 |
| TERRIL, R. S. | ML0166085 | 21/07/2011 | -10,410000 | -73,950000 |
| TERRIL, R. S. | ML0166118 | 06/01/2011 | -14,462000 | -64,975000 |
| THOMAS, E. | WA0282619 | 21/01/2011 | -15,794000 | -47,882000 |
| TIMM, C. | WA0804863 | 14/07/2012 | -1,455000 | -48,490000 |
| TOBIAS, J. & SEDDON, N. | XC0064234 | 05/11/2002 | -14,356000 | -60,767000 |
| TOBIAS, J. & SEDDON, N. | XC0074207 | 10/11/2005 | -10,983333 | -67,100167 |
| TOBIAS, J. & SEDDON, N. | XC0074209 | 30/07/2006 | -30,336000 | -54,338000 |
| VIDOZ, J. Q. | ML0168057 | 17/07/2009 | -17,879167 | -63,281667 |
| VIDOZ, J. Q. | ML0168179 | 22/07/2010 | -17,427500 | -64,130833 |
| WILLIAN, M. | WA0415522 | 24/07/2011 | -19,538000 | -49,486000 |
| ZURDO, F. | WA1296893 | 12/04/2014 | -23,209000 | -49,603000 |
| ZYSKOWSKI, K. | ML0143489 | 26/10/1995 | -20,666667 | 59,833000 |
