
CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

GABRIEL MAGALHÃES LOPES

**Efeito da distância entre intrusos na
coordenação da defesa territorial em casais de
João-de-barro (*Furnarius rufus*)**



Rio Claro - SP
2025

GABRIEL MAGALHÃES LOPES

Efeito da distância entre intrusos na coordenação da defesa territorial em casais de João-de-barro (*Furnarius rufus*)

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Instituto de Biociências – Câmpus de Rio Claro, da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, para obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Pedro Diniz Alves

Coorientadora: Isadora Zavan Santieff

Supervisor: Marco Aurélio Pizo Ferreira

Rio Claro - SP
2025

L864e Lopes, Gabriel Magalhães

 Efeito da distância entre intrusos na coordenação da defesa territorial em casais de João-de-barro (*Furnarius rufus*) / Gabriel Magalhães Lopes. -- Rio Claro, 2025

 32 p. : il., tabs.

 Trabalho de conclusão de curso (Bacharelado - Ciências Biológicas) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Rio Claro

 Orientador: Pedro Diniz Alves

 Coorientadora: Isadora Zavan Santieff, Marco Aurélio Pizo Ferreira

 1. Comportamento acústico. 2. defesa territorial cooperativa. 3. dueto. 4. playback. 5. Furnariidae. I. Título.

Gabriel Magalhães Lopes

Efeito da distância entre intrusos na coordenação da defesa territorial
em casais de João-de-barro (*Furnarius rufus*)

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao
Instituto de Biociências, Câmpus de Rio Claro, da
Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita
Filho”, para obtenção do grau de Bacharel em
Ciências Biológicas

BANCA EXAMINADORA:

Dr. Pedro Diniz Alves (orientador)

Dr. Augusto Florisvaldo Batisteli

Prof. Dr. Marco Aurélio Pizo Ferreira

Aprovado em: 07 de novembro de 2025

Assinatura do discente

Assinatura do orientador

Assinatura da coorientadora

Assinatura do supervisor

AGRADECIMENTOS

A Giulliana e João, meus pais, por todo amor, cuidado e apoio durante minha vida.

Gostaria de agradecer especialmente a Pedro Diniz, meu orientador, que me enriqueceu com a companhia de um grande pesquisador. Sem o seu apoio, paciência e dedicação, este trabalho não seria possível. E também, por me esperar chegar atrasado na maioria dos experimentos.

Ao professor Dr.Marco Pizo, pelas oportunidades que enriqueceram minha formação e por criar um ambiente amigável no Laboratório de Ecologia de Aves (LECAVE). Também gostaria de agradecer a Luís Felipe Diabes, Augusto Batisteli e Isadora Santieff (minha coorientadora), pela inspiração, pelos ensinamentos e apoio neste e em outros trabalhos.

A todos os professores que contribuíram para a minha formação acadêmica. A todos os amigos que fiz antes e durante a graduação que tornaram a minha trajetória mais agradável. A todas as pessoas que me estenderam a mão quando precisei. E a todos que ajudaram de alguma forma na realização deste trabalho, nos campos, na coleta de dados e na procura de ninhos de João-de-Barro.

RESUMO

A defesa de território ao longo de todo o ano é fundamental para o sucesso reprodutivo em várias espécies de pássaros tropicais. Nessas espécies, os parceiros podem coordenar seus cantos em dueto para defender um território em comum. No entanto, poucos estudos testaram se os papéis de liderança e cooperação de cada sexo variam de acordo com o sexo dos invasores e a distância entre eles. Isso é relevante porque a aparente coordenação na resposta a um casal invasor pode ser apenas uma consequência da aproximação conjunta para confrontar indivíduos do mesmo sexo. Além disso, um macho, por exemplo, pode cooperar com a parceira em uma interação agressiva contra uma fêmea invasora, mas apenas na ausência de um macho invasor. Neste estudo, investigamos como a distância entre intrusos influencia a coordenação dos parceiros na defesa territorial do João-de-Barro (*Furnarius rufus*). Realizamos um experimento de playback simulando duetos de invasores próximos (0,1 m) e distantes (~12 m). De acordo com a hipótese de defesa conjunta do território, esperávamos que os parceiros respondessem coordenadamente (aproximando-se juntos da ameaça simulada e cantando em dueto), independentemente da distância entre os intrusos. Além disso, prevíamos uma resposta mais intensa quando os intrusos estivessem próximos, pois sua maior coordenação na invasão representaria uma ameaça territorial mais significativa. O estudo foi realizado em 25 casais territoriais. Como resultados, observamos que: (i) todos os comportamentos de aproximação e canto em resposta aos invasores simulados foram altamente correlacionados entre os parceiros; (ii) os casais responderam com mais cautela às caixas de som próximas entre si; (iii) os indivíduos não diferiram na resposta em relação ao sexo simulado pelas diferentes caixas de som; (iv) fêmeas que lideraram a resposta vocal direcionaram a defesa do casal contra outras fêmeas. Em conjunto, os resultados corroboram a hipótese de defesa conjunta de território, sugerindo que a cooperação e a coordenação do casal são fundamentais para a defesa do território no João-de-Barro.

Palavras-chave: Comportamento acústico, defesa territorial cooperativa, dueto, playback, Furnariidae.

ABSTRACT

Year-round territorial defense is fundamental for reproductive success in several tropical bird species. In these species, partners may coordinate their songs in duets to defend a shared territory. However, few studies have tested whether the roles of leadership and cooperation of each sex vary depending on the sex of the intruders and the distance between them. This is relevant because the apparent coordination in response to an intruding pair may result from both partners jointly approaching to confront same-sex individuals. Moreover, a male, for instance, may cooperate with his partner in an aggressive interaction against an invading female, but only in the absence of an invading male. In this study, we investigated how the distance between intruders influences partner coordination in territorial defense of the Rufous Hornero (*Furnarius rufus*). We conducted a playback experiment simulating duets of intruders that were close (0.1 m) or distant (~12 m) from each other. According to the joint territory defense hypothesis, we expected partners to respond in a coordinated way (approaching the simulated threat together and duetting), regardless of intruder distance. In addition, we predicted a stronger response when intruders were close, since their greater coordination during intrusion would represent a more significant territorial threat. The study was carried out on 25 territorial pairs. As results, we observed that: (i) all approach and song behaviors in response to simulated intruders were highly correlated between partners; (ii) pairs responded more cautiously to the speakers placed together; (iii) individuals did not differ in their response according to the sex simulated by the different speakers; (iv) females that led the vocal response directed the pair's defense against other females. Taken together, our results support the joint territory defense hypothesis, suggesting that pair cooperation and coordination are crucial for territorial defense in the Rufous Hornero.

.

Keywords: Vocal behavior; joint territory defense; duetting; *Furnarius*.

Title in english: Effect of intruder distance on the coordination of territorial defense in Rufous Hornero (*Furnarius rufus*) pairs.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	9
2	OBJETIVOS.....	12
3	MATERIAIS E MÉTODOS.....	13
3.1	Área e população de estudo.....	13
3.2	Procedimentos gerais.....	13
3.3	Estímulos de playback.....	14
3.4	Experimentos de playback.....	15
3.5	Análises estatísticas.....	17
4	RESULTADOS.....	19
4.1	Grupos estudados.....	19
4.2	Coordenação entre os parceiros.....	19
4.3	Resposta aos tratamentos.....	21
4.4	Resposta ao sexo dos invasores.....	22
5	DISCUSSÃO.....	26
6	CONCLUSÕES.....	29
7	REFERÊNCIAS.....	30

INTRODUÇÃO

As aves territoriais apresentam uma série de estratégias para defender seu território, mas ainda não estão claras as estratégias desempenhadas pelos sexos de um casal (Mentesana et al., 2024), se possuem motivações e interesses distintos, ou se suas estratégias são essencialmente cooperativas. Na maioria dos casos, machos e fêmeas direcionam a sua atenção e agressividade contra invasores do mesmo sexo (Cain et al., 2011; Quirós-Guerrero et al., 2017). Entretanto, esse padrão nem sempre se repete, existindo espécies que não voltam a agressividade apenas contra o invasor do mesmo sexo, mas respondem a uma invasão de forma mais cooperativa, com os parceiros atacando juntos o mesmo alvo. Esse comportamento cooperativo pode ser encontrado especialmente em pássaros que cantam juntos em duetos (Hall & Peters, 2008; Templeton et al., 2011; Quirós-Guerrero et al., 2017). Os duetos ocorrem quando dois indivíduos, geralmente macho e fêmea, cantam juntos de forma altamente coordenada (Douglas & Mennill, 2010; Hall, 2009). Esse comportamento pode ser facilitado pela proximidade do casal na defesa de território e, por isso, não é estranho que a defesa cooperativa seja mais comum nas espécies que realizam duetos (Logue, 2005; Quirós-Guerrero et al., 2017).

A funcionalidade do dueto pode se dar em diversos contextos: podem sinalizar (entre o casal) parceria contra invasores territoriais (Hall, 2000; Mann, Marshall-Ball & Slater, 2003; Dahlin & Benedict, 2014), podem aumentar o contato acústico e coesão espacial do casal (coordenando uma resposta, por exemplo) (Logue & Gammon, 2004; Mennill & Vehrencamp, 2008), e podem ajudar na sincronia reprodutiva (Hall, 2009; Quirós-Guerrero et al., 2017). Quando usados como respostas a intrusos territoriais, os duetos podem ocorrer mesmo que haja divisão de trabalho, na qual cada sexo tem um papel específico, podendo ser atacar mais intensamente apenas um dos sexos, em caso de invasão de território (Levin, 1996; Templeton et al., 2011). No entanto, é mais provável que o dueto seja associado a uma forma unificada de resposta, quando ambos os sexos coordenam sua agressividade ao mesmo alvo (Hall & Peters, 2008; Dahlin & Wright, 2012). A coordenação no dueto é muito relevante, uma vez que duetos bem coordenados podem sinalizar grande compromisso em manter o vínculo entre o casal e, também,

grande motivação em defender o território (Hall, 2000; Marshall-Ball, Mann & Slater, 2006; Quirós-Guerrero et al., 2017).

Para que a defesa conjunta de territórios ocorra, um dos indivíduos deve liderar a resposta agressiva aos intrusos e o outro indivíduo deve coordenar seu comportamento em relação ao comportamento do parceiro (Mares et al., 2012; Colombelli-Négrel, 2016). Logo, a defesa conjunta de territórios pode ocorrer mesmo se o líder sempre direcionar a resposta a apenas um dos indivíduos de um casal invasor (Mennill, 2006; Colombelli-Négrel, 2016). Isso aconteceria se o macho, por exemplo, liderasse a resposta agressiva por meio da rápida aproximação a um macho solitário invasor, e a fêmea o seguisse, mantendo a coesão na resposta (como ocorre no passeriforme *Malurus lamberti*) (Colombelli-Négrel, 2016). Neste caso, a motivação imediata do macho poderia ser a defesa de território contra indivíduos do mesmo sexo (Templeton et al., 2011) ou a defesa do vínculo com a parceira (Dowling & Webster, 2017). A motivação imediata da fêmea, neste caso, poderia ser o comprometimento com o parceiro (Templeton et al., 2013), enquanto os benefícios adaptativos distais poderiam decorrer da defesa territorial conjunta (Colombelli-Négrel, 2016).

O João-de-barro, *Furnarius rufus*, é uma espécie que realiza duetos em resposta a intrusos de seus territórios durante o ano todo, com um pico na estação reprodutiva (Diniz et al., 2018, 2020; Montesana et al., 2020). Nessa espécie, o dueto pode ter a função de defesa conjunta de território durante o ano, de proteção mútua do parceiro e de proteção de paternidade durante o período fértil da fêmea (Diniz et al., 2018; Diniz, Macedo & Webster, 2019; Diniz et al., 2020). Já é conhecido que os casais de João-de-barro são cautelosos na resposta territorial a duetos com alto grau de sobreposição de cantos, e é sugerido que esses duetos podem sinalizar intrusos mais ameaçadores (Diniz et al., 2021). Em contrapartida, parceiros tendem a apresentar maior sobreposição de cantos no dueto quando respondem a playbacks de duetos com coordenação rítmica preservada, sugerindo que, além do grau de sobreposição de cantos, a coordenação rítmica também é importante na resolução de conflitos territoriais (Diniz et al., 2021). Isso pode ocorrer porque o dueto coordenado (e mais sobreposto) pode sinalizar um alto comprometimento dos parceiros na defesa do território (Diniz et al., 2021; Montesana et al., 2024). No entanto, ainda não está claro qual é o papel desempenhado por cada sexo nas interações territoriais e nos duetos produzidos

nesse contexto. Por exemplo, não se sabe se cada sexo de casais de joão-de-barro possui interesses diferentes em conflitos com pares intrusos, ou qual é a influência da distribuição espacial dos intrusos na coesão comportamental e acústica dos parceiros territoriais (Diniz et al., 2020).

Um estudo anterior realizado no período não reprodutivo demonstrou que parceiros de *Furnarius rufus* coordenam a defesa territorial à invasão simulada de território por fêmeas ou machos solitários (playback de solos) e por pares em proximidade (playback de dueto por uma única caixa de som), sugerindo apoio à defesa conjunta de território (Diniz et al., 2020). Porém, as fêmeas permaneceram menos tempo em vigilância territorial e a coordenação do casal na defesa territorial foi menor diante de machos solitários intrusos. Esse resultado sugere que fêmeas estariam defendendo a sua posição no casal (hipótese da guarda de parceiro), e/ou estariam mais propensas a defender o território, ou cooperar com o macho na defesa do território, contra outras fêmeas (hipótese da defesa territorial sexo-específica) (Templeton et al., 2011; Diniz et al., 2020). Além disso, a coordenação na resposta agressiva à simulação de invasão territorial pode ser, em parte, uma consequência dos parceiros se aproximando da mesma caixa de som (Rogers et al., 2004; Douglas & Mennill, 2010), e esse estudo não avaliou se um ou ambos os sexos podem liderar a resposta ao playback (Diniz et al., 2020). Uma maneira de preencher essas lacunas é avaliando a resposta dos membros do casal à invasão territorial por parceiros distantes entre si, permitindo investigar como cada indivíduo direciona e coopera com o parceiro na resposta agressiva a cada sexo cantando em dueto (Rogers et al., 2004; Mennill, 2006; Douglas & Mennill, 2010).

OBJETIVOS

Neste estudo, investigamos se a disposição espacial de parceiros intrusos influencia a liderança acústica, a intensidade e a coordenação da resposta agressiva de membros de casais territoriais de *Furnarius rufus*. Para isso, realizei um experimento de playback (com caixas de som) simulando duetos de parceiros intrusos em dois tratamentos: um com caixas próximas (0,1 metros) e outro com caixas distantes (~12 metros) (figura 1). Esperávamos encontrar uma resposta física (proximidade entre o casal focal) e vocal (cantos) coordenada contra a invasão simulada, o que seria esperado caso um ou ambos os parceiros priorizassem a defesa conjunta (hipótese da defesa territorial conjunta) (Hall, 2009), independentemente da disposição espacial dos intrusos (Mennill, 2006; Hall & Peters, 2008; Douglas & Mennill, 2010; Koloff & Mennill, 2013). Ainda de acordo com a hipótese da defesa territorial conjunta, esperávamos que parceiros respondessem mais intensamente ao dueto de parceiros intrusos próximos entre si do que distantes entre si, pois os primeiros representariam uma maior ameaça à posse do território devido à sua coesão espacial durante a invasão (Hall & Magrath, 2007; Hall & Peters, 2008).

Se o casal divide as tarefas na defesa territorial (hipótese da divisão de tarefas) (Templeton et al., 2011), ou se ambos os parceiros coordenam suas respostas a invasores em certas circunstâncias, esperávamos que houvesse redução ou ausência da coordenação na resposta física ou vocal à invasão de parceiros distantes entre si. Por exemplo, poderíamos esperar uma alta coordenação na resposta a invasores territoriais mesmo que um indivíduo lidere a resposta a um invasor do mesmo sexo, enquanto o parceiro coopere nessa resposta (Templeton et al., 2013; Colombelli-Négrel, 2016), mas somente em resposta a invasões solitárias ou por parceiros próximos um do outro (Mennill & Vehrencamp, 2008). Em vez disso, em resposta a invasores distantes entre si, indivíduos poderiam se separar, com cada indivíduo sendo mais agressivo contra um invasor diferente de qualquer sexo ou do sexo que represente uma maior ameaça (hipótese de defesa territorial sexo-específica ou hipótese da guarda de parceiro) (Mennill & Vehrencamp, 2008; Templeton et al., 2011; Weng et al., 2012).

MATERIAIS E MÉTODOS

Área e população de estudo

O trabalho de campo ocorreu entre abril e junho de 2025 no campus da Universidade Estadual Paulista “Júlio Mesquita Filho” (Unesp), em Rio Claro, Brasil (22°23'50" S, 47°32'35" O). A população de *Furnarius rufus* da área de estudo estava parcialmente anilhada em decorrência da atividade de anilhamento do Laboratório de Ecologia de Aves (LECAVE). A atividade de captura e anilhamento de aves pelo LECAVE é autorizada pelo Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Aves Silvestres (CEMAVE, licença: 3362/10) do Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio, autorização SISBIO: 45434-5). Os indivíduos de joão-de-barro foram capturados com redes de neblina (12 x 3 m, malha 15 mm) e anilhados com combinações únicas de anilhas metálicas do CEMAVE e anilhas coloridas plásticas, ou somente com uma anilha metálica. O anilhamento de apenas um dos indivíduos do casal já facilita a diferenciação dos sexos pelo pesquisador. Além disso, é possível diferenciar os sexos dos indivíduos de casais não anilhados pelo tipo de canto (Roper, 2005). Portanto, é possível identificar os sexos dos indivíduos mesmo quando não anilhados. A procura para identificar a localização dos ninhos e territórios de cada casal no campus da Unesp e em seus arredores ocorreu em abril, através de busca ativa para encontrar ninhos em postes e árvores e pela denúncia da localização do território pelos cantos dos casais.

Procedimentos gerais

Realizamos um experimento de playback (i.e., reprodução de cantos), expondo 25 casais de joão-de-barro à simulação da invasão territorial por outro casal da mesma espécie. Cada casal foi exposto a dois tratamentos: (1) parceiros invasores distantes entre si (~12 m) e (2) parceiros invasores próximos entre si (0,1 m). A simulação da invasão territorial foi realizada por meio do playback de duetos de um casal estranho (não familiar) no território do casal focal.

Estímulos para playback

Os estímulos de playback consistiram em solos de uma fêmea e de um macho sobrepostos, criando um dueto artificial (Diniz et al., 2021). Isso foi feito porque não é possível extrair os cantos de fêmea e de macho de gravações de duetos naturais, devido à sobreposição de cantos (Roper, 2005; Diniz et al., 2021). Para preparar os estímulos usados no playback, foram utilizados cantos solo gravados em uma população de joão-de-barro do campus Darcy Ribeiro da Universidade de Brasília (Diniz et al., 2018, 2020, 2021). Foram escolhidos 10 solos de fêmea e 10 solos de macho de alta qualidade acústica e produzidos por aves distintas. Todos os solos foram gravados em formato WAVE (taxa de amostragem: 48 kHz; resolução: 16 bits) com um gravador Marantz PMD660 e um microfone Sennheiser ME66-K6.

O ruído de fundo em cada uma das gravações de solos foi filtrado em duas etapas (Diniz et al., 2021). Primeiramente, foi removida a energia acústica nos primeiros 500 Hz de cada solo usando o software Raven Pro 1.6.5. Depois, foi utilizada a função de redução de ruído do software Audacity 3.3.3 para remover ruídos em geral (20 dB, sensibilidade: 6, suavização de frequência: 3). Os solos tiveram então amplitudes máximas normalizadas em 0 dB tanto para fêmeas quanto para machos (Diniz et al., 2021) no software Audacity 3.3.3.

As ordens dos solos de fêmea e de macho foram sorteadas separadamente. Criamos duetos artificiais estéreos combinando o primeiro solo de macho (faixa 1) e o primeiro de fêmea (faixa 2) (sorteados), o segundo de fêmea (faixa 1) e o segundo de macho (faixa 2), e assim por diante. Os primeiros cinco duetos artificiais tiveram início do macho (sexo sorteado) e os últimos cinco duetos artificiais tiveram início da fêmea. A latência entre o início do primeiro e do segundo cantor foi de 0,29 segundos, que é a latência média dos duetos altamente coordenados (i.e., com cantos altamente sobrepostos) no joão-de-barro (Diniz et al. 2021).

Para criação de um estímulo, o mesmo dueto artificial foi repetido cinco vezes com intervalos de 60 s de silêncio entre o final de uma repetição e o início da outra e após a última repetição. Além disso, adicionamos um intervalo de silêncio de 60 s no início do estímulo. Portanto, cada estímulo consiste em (a) 60 s de silêncio; (b) primeira repetição do dueto artificial; (c) 60s de silêncio; (d) segunda repetição do dueto artificial; (e) 60s de silêncio; (f) terceira repetição do dueto artificial; (g) 60s de

silêncio; (h) quarta repetição do dueto artificial; (i) 60s de silêncio; (j) quinta repetição do dueto artificial; (k) 60s de silêncio. Isso totalizou cerca de 6 minutos de estímulo e consistiu no período de playback (ver abaixo). Os duetos artificiais foram exportados em formato WAVE (taxa de amostragem: 48 kHz; resolução: 16 bits). A ordem dos duetos artificiais (1 a 10) foi aleatorizada para exibição às aves. Após a realização do experimento com 10 casais, os estímulos foram repetidos na mesma ordem para os novos casais.

Experimento de playback

Realizamos um experimento de playback com duas caixas de som (JBL Xtreme 3, com resposta de frequência dinâmica: 53,5 Hz - 20 kHz), que, simultaneamente, reproduziram, cada uma, um canto solo de um sexo distinto, formando um dueto artificial (Figura 1). Foram dois tratamentos para cada um dos casais: 1) dueto em caixas distantes (média \pm DP = 11,62 \pm 2,05 m, intervalo = 8,80 a 16,00; como os poleiros nem sempre estavam à mesma distância, houve uma pequena variação da distância das caixas de um experimento para o outro) e 2) dueto em caixas próximas (0,1 m), sendo o mesmo estímulo por casal, mas estímulos distintos entre casais. A reprodução dos cantos de cada sexo foi balanceada entre as caixas: o canto da fêmea foi emitido 27 vezes na caixa 1 e 23 na caixa 2.

Cada casal recebeu ambos os tratamentos em um intervalo de pelo menos 2 dias (média \pm DP = 5 \pm 3 dias, máximo = 14 dias) para reduzir as chances de habituação ou sensibilização ao estímulo. A ordem foi quase balanceada entre casais: 14 casais foram expostos primeiramente ao playback de caixas próximas e depois ao playback de caixas distantes; 11 casais foram expostos primeiramente ao playback de caixas distantes. A ordem de exposição aos tratamentos foi invertida na repetição dos estímulos nos novos casais. Por exemplo, se o estímulo 1 foi usado primeiro com caixas próximas, na segunda repetição ele foi usado em caixas distantes.

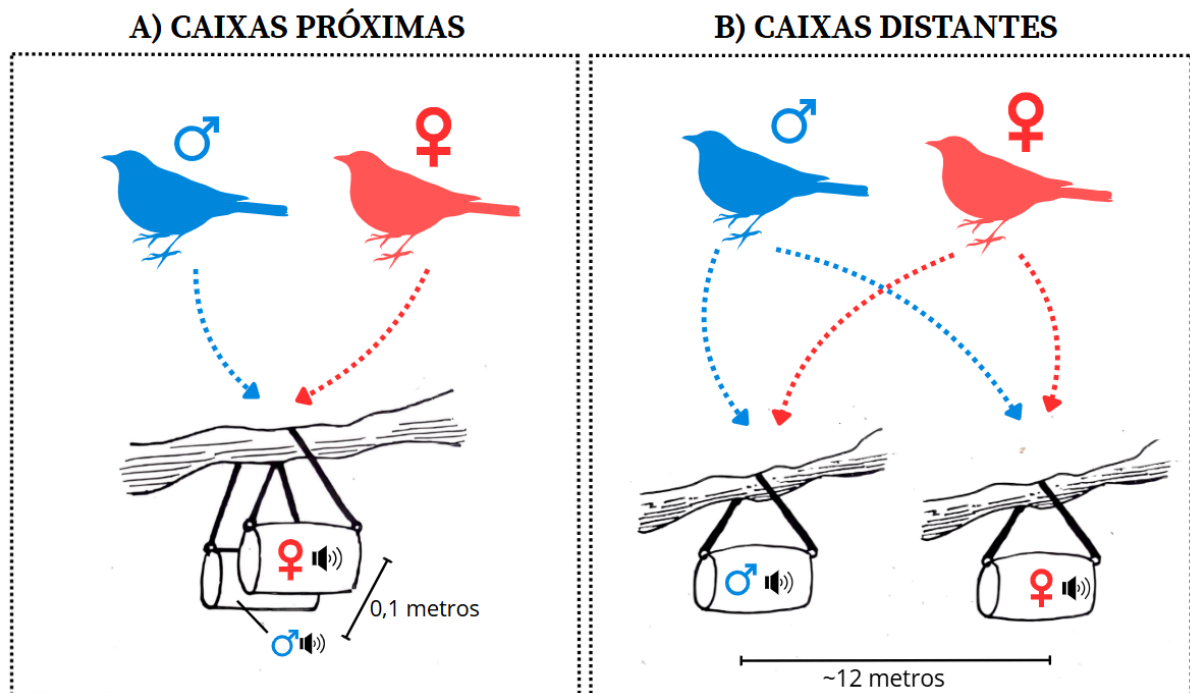


Figura 1. Desenho experimental mostrando a distância entre as caixas de som simulando o playback de dueto de parceiros invasores territoriais próximos (A) e distantes entre si (B) (fonte: autoral). As linhas tracejadas indicam as possíveis trajetórias de aproximação às caixas de som para cada sexo.

Cada experimento consistiu em 3 etapas: (a) antes do estímulo (5 minutos), (b) durante o estímulo (~6 minutos) e (c) após o estímulo (5 minutos). Antes da etapa (a), montamos as caixas de som em poleiros, que podiam ser galhos de árvores ou postes. Além disso, verificamos o sexo que seria simulado em cada uma das caixas de som. Nos cinco minutos antes do estímulo (a), também registramos as vocalizações (número de cantos de cada indivíduo) do casal focal nesta etapa anterior ao playback. Na segunda etapa, durante o estímulo (b), foi quando os playbacks foram tocados com um certo intervalo pré-definido entre suas repetições (como explicado anteriormente). Para isso, utilizamos o aplicativo VLC, que reproduz som em formato WAVE. O estímulo foi iniciado mesmo sem a localização prévia dos indivíduos, devido à dificuldade de localizá-los em seus territórios na área de estudo, que normalmente incluem construções como obstáculos visuais. Dessa forma, com a reprodução dos áudios nos playbacks, os indivíduos daquele território se aproximavam do local do experimento e/ou vocalizavam, permitindo a localização do casal focal.

Em cada etapa, os cantos foram gravados e os comportamentos narrados com um gravador Zoom F3 ou Marantz PMD660 e um microfone Sennheiser ME67-K6 (WAVE, taxa de amostragem: 44,1 kHz, resolução: 24 ou 32 bits). Narramos as latências de aproximação e o viés de aproximação (tempos despendidos a 20 metros e a 5 metros de cada uma das caixas de som) nas etapas de playback (b) e pós-playback (c) (combinadas): (4 medidas: macho em relação às duas caixas e fêmea em relação às duas caixas). Também foi narrado, sempre que possível, o sexo que iniciou e o que respondeu (criando um dueto) a cada canto, bem como o número de cantos de cada indivíduo. As gravações foram analisadas no programa Raven Pro 1.6. Para cada sexo, quantificamos as seguintes variáveis de comportamento de aproximação às caixas de som nos períodos de playback e pós-playback (combinados): (1) 'latência 20 m': tempo entre o início do playback e a aproximação do indivíduo a 20 m da caixa de som; (2) 'latência 5 m': tempo entre o início do playback e a aproximação do indivíduo a 5 m da caixa de som; (3) 'tempo 5 m': tempo total despendido em um raio de 5 m ao redor de cada caixa de som. Também para cada sexo, quantificamos as seguintes variáveis de resposta vocal nos períodos de playback e pós-playback (combinados): (1) 'cantos': número de cantos (solos e contribuições em duetos ou coros); (2) 'duração canto': duração de cantos (solo e contribuições em duetos ou coros) e (3) 'cantos iniciados': número de cantos iniciados (solos e duetos ou coros iniciados) (Diniz et al., 2018, 2020).

Análises estatísticas

Para realizar as análises estatísticas, usamos modelos lineares mistos generalizados (GLMM, pacote glmmTMB) (Brooks et al., 2017) e correlações de Pearson seguidas por testes de Fisher em ambiente R v4.3.2. Dessa forma, as análises seguiram quatro etapas: (a) comparação entre tratamentos; (b) correlação entre parceiros; (c) efeito do sexo do invasor; (d) correlação entre comportamentos. Na etapa de comparação entre tratamentos (a), para cada variável resposta ('latência 20m', 'latência 5m', 'tempo 5m', 'latência canto', 'cantos' e 'duração canto') foi utilizado um modelo GLMM. Foram usados o tratamento (caixas de som próximas ou distantes), o sexo do indivíduo focal e a interação entre essas variáveis como

preditores. As identidades do casal e do estímulo foram incluídas como interceptos aleatórios nos modelos.

Para a correlação entre parceiros (b), realizamos análise com correlações de Pearson. Usamos 'latência 20m', 'latência 5m', 'tempo 5m', 'latência canto', 'cantos' e 'duração canto' (média por casal) como variáveis para relacionar entre os parceiros (sexo). As correlações (Pearson) entre as variáveis foram testadas entre parceiros para cada tratamento (caixas de som próximas e distantes). Realizamos testes de Fisher para verificar se houve diferença nas correlações no comportamento dos parceiros entre tratamentos. Resultados não significativos ($p > 0,5$) indicam ausência de diferença entre os tratamentos.

Para analisar o efeito do sexo do invasor (c), utilizamos um GLMM apenas para os dados de resposta às caixas de som distantes. A variável resposta foi o tempo a 5 m das caixas e as variáveis preditoras foram o sexo simulado pela caixa de som, o sexo do indivíduo focal e a interação entre essas variáveis. Como interceptos aleatórios incluímos a identidade do casal e do estímulo. O 'sexo' da caixa de som em relação à identidade do casal também foi incluído como uma inclinação aleatória em uma análise a posteriori.

Em relação à correlação entre os comportamentos (d), fizemos a análise usando três GLMMs apenas para os dados de resposta às caixas de som distantes. Fizemos um modelo para cada uma das três variáveis resposta: 'cantos', 'cantos iniciados' e 'duração canto' (média por casal). As variáveis preditoras foram a diferença no tempo a 5 m da caixa da fêmea e do tempo a 5 m da caixa do macho (o tempo despendido a menos de 5 m de uma das caixas foi considerado como viés de aproximação), o sexo do indivíduo focal e a interação entre essas variáveis. As identidades do casal e do estímulo foram incluídas como interceptos aleatórios nos modelos.

Nos GLMMs, as famílias de distribuição do erro variaram conforme a natureza da variável resposta (contínua: gaussiana; contagem: poisson ou binomial negativa). As variáveis resposta foram eventualmente transformadas (logaritmo natural ou raiz quadrada) para normalização dos erros.

RESULTADOS

Grupos estudados

Os experimentos de playback foram realizados em 25 territórios, com 16 deles contendo apenas um casal adulto e 9 territórios com um ou dois jovens além do casal adulto. Esses jovens eram provavelmente filhotes da última ninhada (em 2024) de um ou de ambos os membros do casal (Fraga 1980). Em dois desses 9 territórios com jovens, o jovem só esteve presente em apenas um dos dias do experimento. Ao todo foram 63 indivíduos, sendo 50 adultos de 25 casais e 13 jovens. Desses 63 indivíduos, apenas 13 estavam anilhados e, por isso, o método preponderante de identificação do sexo foi o tipo de canto. As atividades ocorreram na parte da manhã, em média às 10:03 (mínimo às 8:27 e máximo às 11:43).

Os dados foram coletados em 50 experimentos, considerando dois tratamentos diferentes em cada um dos 25 territórios. Dos 50 experimentos, em 40 nenhum indivíduo do casal cantou durante os 5 min de silêncio anteriores ao primeiro playback de dueto artificial. Isso indica que o comportamento observado durante e após o playback (ver abaixo) foi em resposta aos estímulos do experimento. Ao todo, foram registrados 40 cantos solo, 124 duetos e 28 coros (3 ou mais indivíduos). Em apenas um experimento, um dos indivíduos (macho) do casal não se aproximou da região do experimento (menos de 20 m de pelo menos uma das caixas de som). Em três experimentos, um dos membros do casal focal apareceu apenas no período pós-playback (5 min depois do fim dos cinco duetos artificiais).

Coordenação entre os parceiros

Os parceiros em casais de João-de-Barro mostraram uma alta coordenação em todos os seus comportamentos, tanto nos comportamentos de aproximação física às caixas de som como nos de canto. Em relação aos comportamentos de aproximação aos intrusos simulados, os casais tiveram alta correlação na latência para aproximação às caixas de som, independentemente do tratamento (caixas de som próximas ou distantes), para 20 m de distância das caixas de som (teste de Fisher: $z = -0,65$, $p = 0,52$; Figura 2A) e para 5 metros de distância das caixas de

som (teste de Fisher, $z = -0,11$, $p = 0,91$; Figura 2B). Além disso, houve alta correlação no tempo de permanência a 5 metros das caixas de som nos dois tratamentos (teste de Fisher, $z = -0,64$, $p = 0,52$; Figura 2C). Os comportamentos de canto também foram altamente correlacionados entre os parceiros. Os parceiros apresentaram alta correlação para iniciar os cantos, ou seja, na latência de canto, independentemente do tratamento (teste de Fisher, $z = 1,04$, $p = 0,30$; Figura 3A). Eles também apresentaram alta correlação, independentemente do tratamento, no número total de cantos (solos e contribuições em duetos e coros) (teste de Fisher, $z = -0,11$, $p = 0,91$; Figura 3B) e na duração dos cantos (teste de Fisher, $z = 0,42$, $p = 0,68$; Figura 3C).

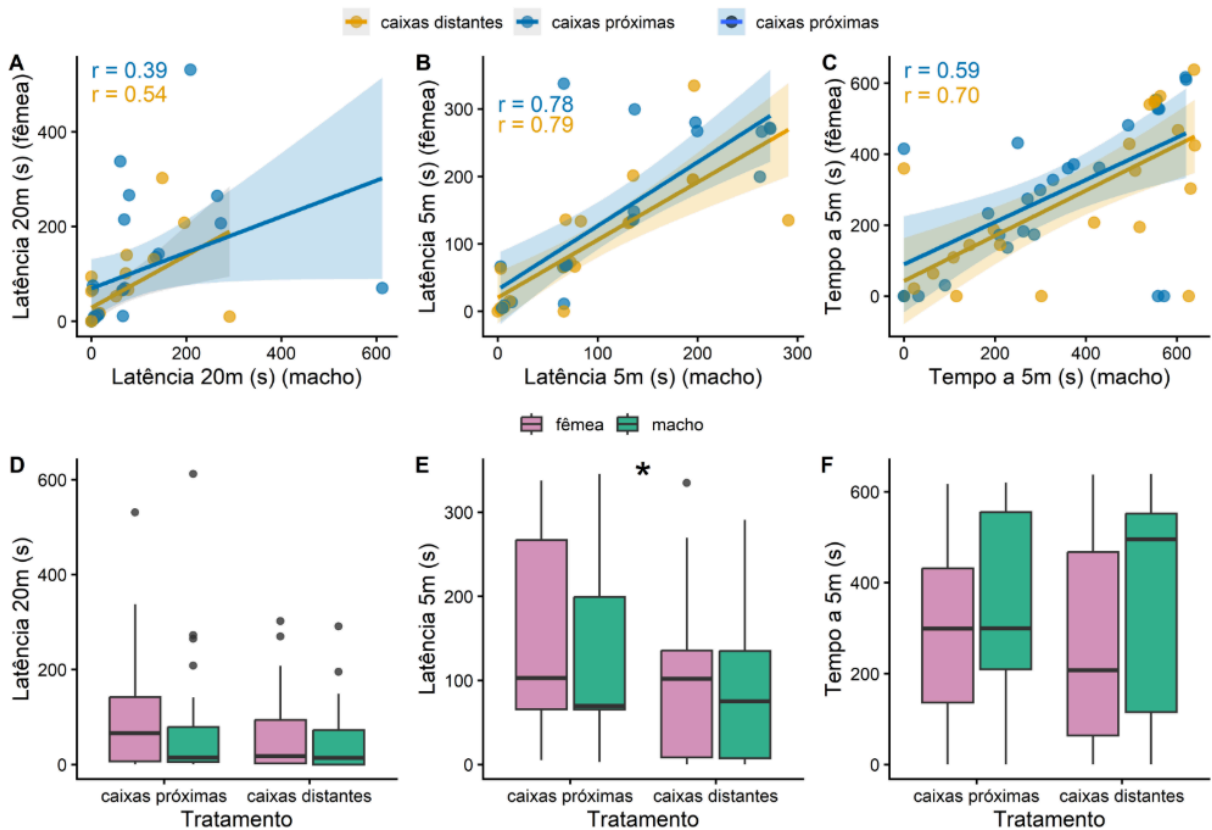


Figura 2. Variação na intensidade e na coordenação na aproximação de joões-de-barro a caixas de som simulando invasores territoriais próximos (0,1 m) e distantes (~12 m). 'Latência 20 m' (A, D) e 'Latência 5 m' (B, E): latências de aproximação a 20 m e 5 m de raio de pelo menos uma das caixas de som, após o início do playback. 'Tempo 5 m' (C, F): tempo do período de playback e pós-playback despendido em um raio de 5 m em torno de pelo menos uma das caixas de som. Nos painéis A, B e C, as linhas e sombras representam, respectivamente, estimativas e erros-padrão de modelos lineares simples.

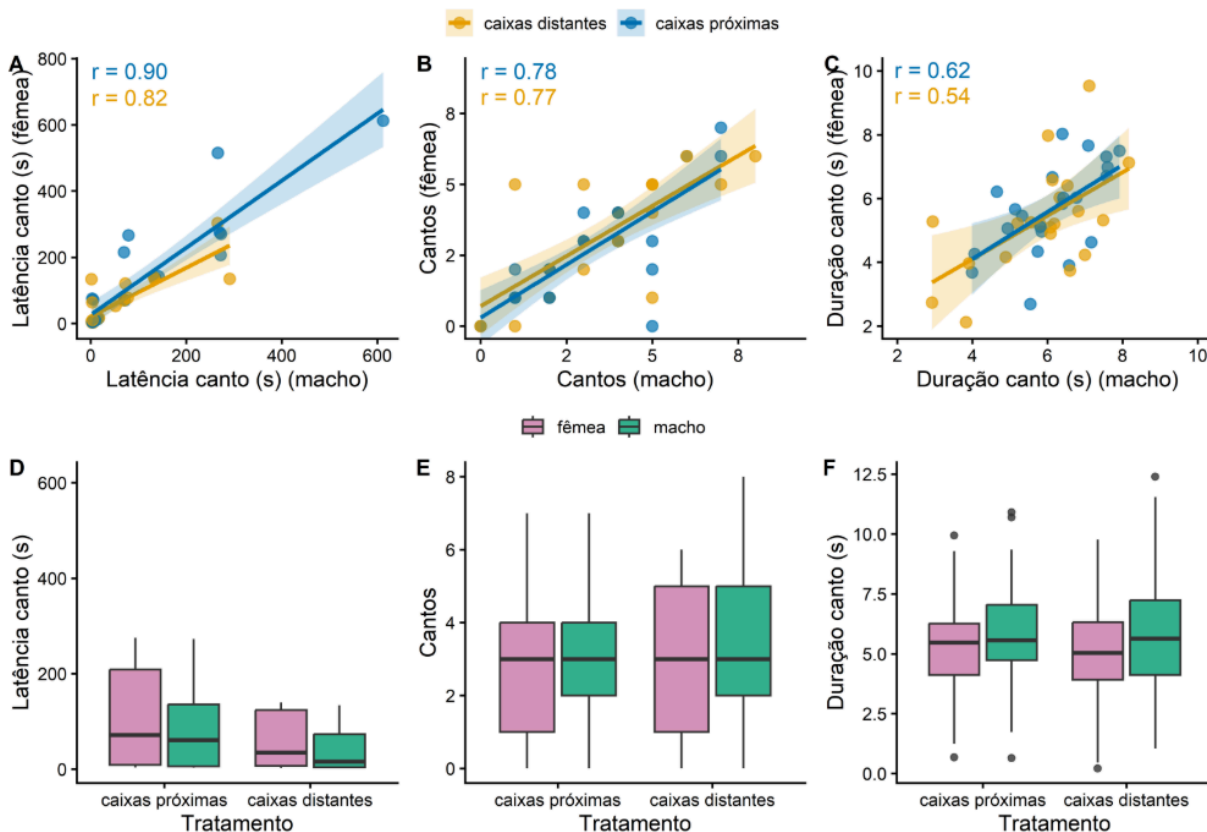


Figura 3. Variação na resposta de canto de joões-de-barro a caixas de som simulando invasores territoriais juntos (0,1 m) e separados (~12 m). 'Latência canto' (A, D): latência para cantar após o início do playback. 'Cantos' (B, E): número total de cantos (solos completos ou contribuições em duetos ou coros) nos períodos de playback e de pós-playback. 'Duração canto' (C, F): duração média (C) ou bruta (F) de cada canto (solos completos ou contribuições em duetos ou coros) nos períodos de playback e de pós-playback. Nos painéis A, B e C, as linhas e sombras representam, respectivamente, estimativas e erros-padrão de modelos lineares simples.

Resposta aos tratamentos

Os casais se aproximaram mais rapidamente a 5 metros de pelo menos uma das caixas de som no tratamento de caixas distantes do que no de caixas próximas, ou seja, para ambos os sexos, a latência de aproximação das caixas (5 metros) foi menor quando as caixas estavam distantes (Tabela 1, Figura 2E). As outras respostas de aproximação física às caixas de som (latência de aproximação a 20 metros, Figura 2D; tempo de permanência a 5 metros das caixas, Figura 2F) (Tabela 1) e de canto (latência de canto, Figura 3D; número total de cantos, Figura 3E); e duração dos cantos, Figura 3F) (Tabela 2) não diferiram entre os tratamentos.

Tabela 1. Variação na intensidade e na coordenação na aproximação de joões-de-barro a caixas de som simulando invasores territoriais juntos e separados, de acordo com modelos lineares mistos generalizados (GLMM). Valores apresentados como $\beta \pm SE$. Em negrito, efeito significativo de acordo com testes de razão de verossimilhança (Wald χ^2 tipo II).

Parâmetro	Latência 20m (log+1)	Latência 5m ($\sqrt{+1}$)	Tempo 5m ($\sqrt{}$)
(Intercepto)	1,00 \pm 0,06	1,54 \pm 0,07	0,98 \pm 0,11
Sexo [macho]	-0,05 \pm 0,08	-0,05 \pm 0,07	0,12 \pm 0,14
Tratamento [caixas distantes]	-0,09 \pm 0,08	-0,15 \pm 0,07	-0,04 \pm 0,14
Sexo [macho] \times Tratamento [caixas distantes]	0,01 \pm 0,11	0,02 \pm 0,10	0,07 \pm 0,2
DP (Estímulo)	0,00	0,00	0,00
DP (Casal)	0,61	3,88	3,97
DP (Resíduo)	1,78	3,42	7,38

DP = desvio padrão dos fatores aleatórios. Latência 20 m e Latência 5 m: latências de aproximação a 20 m e 5 m de raio de pelo menos uma das caixas de som, após o início do playback. Tempo 5 m: tempo do período de playback e pós-playback despendido em um raio de 5 m em torno de pelo menos uma das caixas de som. Família do erro: gaussiana. Valores de referência: fêmea (sexo) e caixas próximas (tratamento). log: logaritmo natural. $\sqrt{}$: raiz quadrada.

Tabela 2. Variação na resposta de canto de joões-de-barro a caixas de som simulando invasores territoriais juntos e separados, de acordo com modelos lineares mistos generalizados (GLMM). Valores apresentados como $\beta \pm SE$. Em negrito, resultado significativo de acordo com testes de razão de verossimilhança (Wald χ^2 tipo II).

Parâmetro	Latência para cantar (log)	Total de cantos	Duração dos cantos
(Intercepto)	0,54 \pm 0,09	0,90 \pm 0,16	-0,03 \pm 0,12
Sexo [macho]	-0,10 \pm 0,10	0,17 \pm 0,16	0,19 \pm 0,16
Tratamento [caixas distantes]	-0,17 \pm 0,10	0,12 \pm 0,17	-0,19 \pm 0,16
Sexo [macho] \times Tratamento [caixas distantes]	0,06 \pm 0,14	-0,09 \pm 0,23	0,16 \pm 0,22
DP (Estímulo)	0,00	0,00	0,16
DP (Casal)	0,90	0,47	0,30
DP (Resíduo)	1,34		2,01

DP = desvio padrão dos fatores aleatórios. Latência para cantar: latência após o início do playback. Total de cantos: número total de cantos (solos completos ou contribuições em duetos ou coros) nos períodos de playback e pós-playback. Duração dos cantos: duração de cada canto (solos completos ou contribuições em duetos ou coros) nos períodos de playback e pós-playback. Família do erro: gaussiana (latência para cantar e duração dos cantos) ou Poisson (número de cantos). Valores de referência: fêmea (sexo) e caixas próximas (tratamento). log: logaritmo natural.

Resposta ao sexo dos invasores

Em média, entre casais, o tempo que os indivíduos passaram a 5 metros das caixas de som das fêmeas não diferiu do tempo que passaram a 5 metros das caixas dos machos na população estudada (Tabela 3). No entanto, observamos uma

variação significativa entre os casais. O modelo que incluiu a inclinação aleatória do 'sexo' da caixa de som e a identidade do casal apresentou um ajuste melhor (AIC: 451) do que o modelo que incluiu apenas a identidade do casal como intercepto aleatório (AIC: 492; teste de razão de verossimilhança, $\chi^2 = 45,25$, $gl = 2$, $p < 0,0001$). Cerca de metade dos casais ficou mais próxima das caixas de som das fêmeas, e a outra metade das caixas de som dos machos (Figura 4). Além disso, a maior parte dos casais ficou mais próxima de uma caixa do que de outra (Figura 4).

Tabela 3. Variação na aproximação de joões-de-barro a duas caixas de som distantes (~12 m), cada uma simulando um invasor territorial de um sexo distinto, de acordo com modelos lineares mistos generalizados (GLMM). Valores apresentados como $\beta \pm SE$.

Parâmetro	Tempo 5m (log+1)
(Intercepto)	0,96 \pm 0,07
Sexo do invasor [macho]	-0,05 \pm 0,09
Sexo do focal [macho]	0,05 \pm 0,09
Sexo do invasor [macho] \times Sexo do focal [macho]	0,01 \pm 0,13
DP (Estímulo)	0,66
DP (Casal)	0,62
DP (Resíduo)	2,52

DP = desvio padrão dos fatores aleatórios. Tempo 5 m: tempo do período de playback e do pós-playback despendido em um raio de 5 m em torno de uma das caixas de som. Família do erro: gaussiana. Valores de referência: fêmea (sexo do invasor e do focal). log: logaritmo natural. $\sqrt{\quad}$: raiz quadrada.

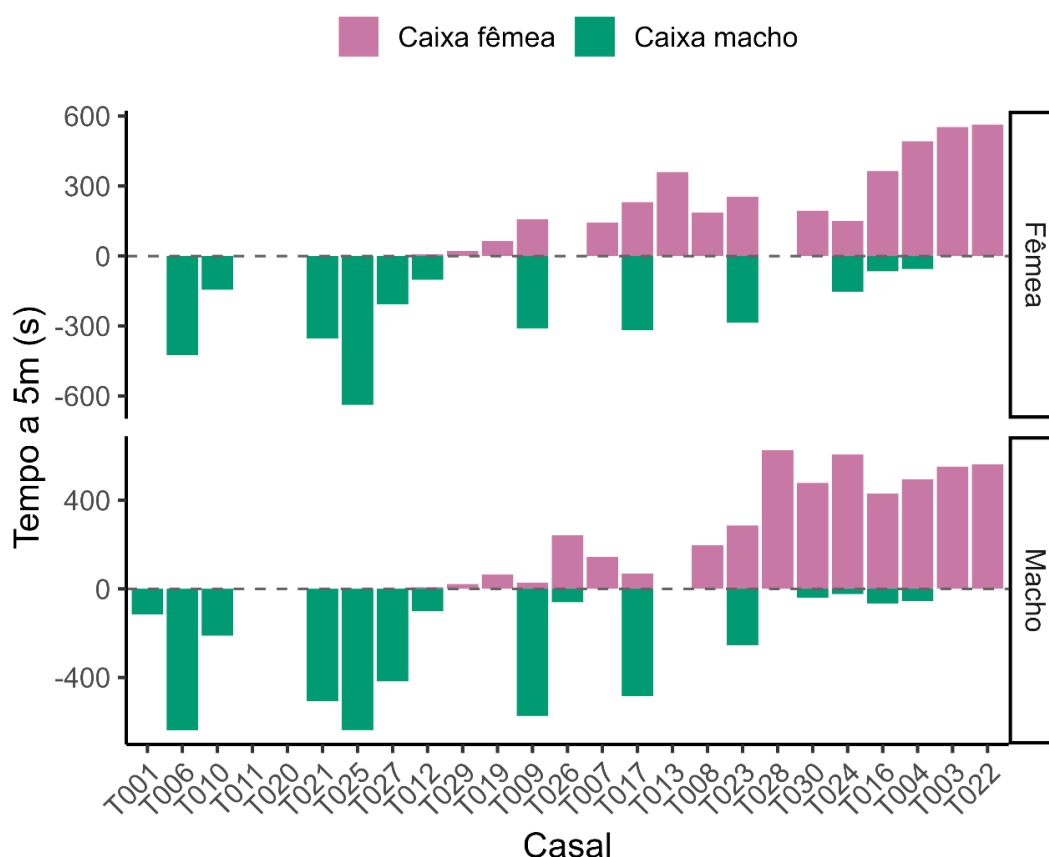


Figura 4. Variação entre casais na aproximação de joões-de-barro a duas caixas de som distantes (~12 m), cada uma simulando um invasor territorial de sexo distinto. 'Tempo 5 m': diferença entre o tempo despendido a 5 m da caixa de som representando a fêmea e o tempo a 5 m da caixa de som do macho. Valores positivos indicam aproximação à caixa de som da fêmea, enquanto valores negativos indicam aproximação à caixa de som do macho.

A quantidade de cantos e a sua duração não variaram com o viés de aproximação (tempo em um raio de 5 m de distância) à caixa de som representando a fêmea invasora (em relação ao macho invasor) (Tabela 4, Figuras 5A, 5C). No entanto, encontramos que o número de cantos iniciados variou com viés de aproximação dependendo do sexo (Tabela 4). Submodelos, cada um com apenas um dos sexos dos indivíduos focais, mostraram que em casais que permaneciam mais tempo próximos às caixas das fêmeas, as fêmeas iniciaram mais cantos ($\beta \pm SE = 0,62 \pm 0,22$, $z = 2,87$, $p = 0,004$, Figura 5B). De outra forma, o número de cantos iniciados pelos machos foi independente do tempo de permanência no sexo das caixas ($\beta \pm SE = -0,05 \pm 0,16$, $z = -0,33$, $p = 0,74$, Figura 5B).

Tabela 4. Relação entre resposta vocal e viés de aproximação à caixa representando um invasor do sexo feminino durante a simulação de uma invasão territorial por parceiros distantes (~12 m), de acordo com modelos lineares mistos generalizados (GLMM). Viés de aproximação representado pela diferença entre o tempo despendido a 5 m da caixa da fêmea e o tempo a 5 m da caixa do macho. Valores apresentados como $\beta \pm SE$.

Parâmetro	Total de cantos	Cantos iniciados	Duração dos cantos
(Intercepto)	1,01 \pm 0,16	0,06 \pm 0,23	-0,17 \pm 0,11
Viés de aproximação	0,16 \pm 0,17	0,75 \pm 0,27	-0,06 \pm 0,13
Sexo do focal [macho]	0,08 \pm 0,16	0,79 \pm 0,28	0,33 \pm 0,15
Viés de aproximação \times Sexo do focal [macho]	-0,08 \pm 0,17	-0,80 \pm 0,30	0,02 \pm 0,16
DP (Estímulo)	0,00		0,00
DP (Casal)	0,47	0,00	0,06
DP (Resíduo)			2,14

DP = desvio padrão dos fatores aleatórios. Família do erro: gaussiana (duração dos cantos) ou binomial negativa (total de cantos e cantos iniciados). Valor de referência: fêmea (sexo do focal).

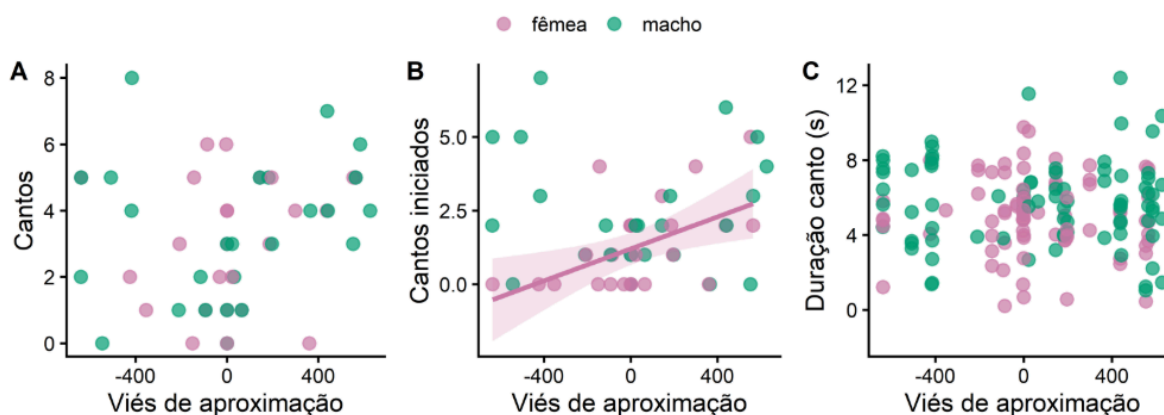


Figura 5. Relação entre resposta vocal e viés de aproximação à caixa representando um invasor do sexo feminino durante a simulação de uma invasão territorial por parceiros distantes (~12 m). Viés de aproximação representado pela diferença entre o tempo despendido a 5 m da caixa da fêmea e o tempo a 5 m da caixa do macho. Valores positivos indicam aproximação à caixa de som da fêmea, enquanto valores negativos indicam aproximação à caixa de som do macho. 'Cantos' (A): número total de cantos (solos completos ou contribuições em duetos ou coros) nos períodos de playback e pós-playback. 'Cantos iniciados' (B): número total de cantos iniciados (solos completos, duetos ou coros iniciados) nos períodos de playback e pós-playback. 'Duração canto' (C): duração de cada canto (solos completos ou contribuições em duetos ou coros) nos períodos de playback e pós-playback. As linhas e sombras representam, respectivamente, estimativas e erros padrão de modelos lineares simples.

DISCUSSÃO

Em todos os comportamentos, de aproximação física e de canto, a resposta dos machos e fêmeas dos casais foi altamente correlacionada (Figuras 2 e 3). Ou seja, quando um indivíduo se aproximava da caixa, o outro seguia, quando um começava a cantar, o outro cantava, e assim por diante. Esse resultado está de acordo com outros trabalhos sobre *F. rufus*, que indicam uma alta correlação nas respostas de defesa territorial, e também é o que se esperava caso essa espécie apresentasse uma resposta unificada de defesa (Hipótese de defesa territorial conjunta) (Hall, 2009).

Os machos e fêmeas de joões-de-barro estudados responderam de forma coordenada e indiferente ao sexo das caixas dos invasores simulados, tanto nos comportamentos de aproximação física às caixas de som quanto nos comportamentos de canto (Tabelas 1 e 2, Figuras 2 e 3). Isso também corrobora a hipótese de defesa territorial conjunta (Hall, 2009), em que não era esperada uma resposta de cada sexo a caixas diferentes, mas sim que respondessem juntos às mesmas caixas. Além disso, esse resultado é contrário à hipótese concorrente de divisão de tarefas (Templeton et al., 2011), já que segundo essa hipótese, os indivíduos responderiam de forma menos coordenada e/ou responderiam a caixas diferentes. Também, o resultado resgata a ideia de que a defesa cooperativa é mais presente em espécies que realizam duetos (Logue, 2005; Quirós-Guerrero et al., 2017).

Os casais tiveram uma latência de aproximação a 5 metros das caixas próximas maior se comparada com a latência de aproximação a 5 metros das caixas distantes, ou seja, se aproximaram a 5 metros mais rapidamente das caixas distantes (Tabela 1, Figura 2E). O resultado de latência para se aproximar das caixas de som sugere que as caixas próximas estimulam uma reação mais cautelosa dos casais para defenderem seu território. Essa aproximação mais rápida poderia ser causada pelas caixas distantes terem um alcance sonoro maior, por estarem a cerca de 12 metros entre si. No entanto, os casais não diferiram na latência para chegar ao local do experimento, já que a latência de aproximação a 20 metros das caixas de som foi igual em ambos os tratamentos. Por isso, sugerimos que a interpretação mais adequada desse resultado é que as caixas de som próximas representaram uma ameaça maior e geraram uma resposta mais

cautelosa dos indivíduos focais, demorando mais para se aproximarem delas nestas condições. A maior proximidade entre as caixas pode sinalizar um alto grau de sobreposição do canto e de alta coordenação do casal invasor, criando uma resposta mais cautelosa nos joões-de-barro. Esse resultado corrobora um estudo anterior que indicou que os casais de *F. rufus* são mais cautelosos ao responderem a invasores com alto grau de sobreposição dos cantos (Diniz et al., 2021). No entanto, o mesmo resultado entra em conflito com a nossa previsão inicial, que sugeria que a resposta às caixas próximas seria mais intensa do que a resposta a caixas distantes. Portanto, a resposta mais cautelosa parece se encaixar melhor nos estudos com o joão-de-barro, ao contrário de outros estudos com outras espécies, que defendem que a coesão espacial representaria uma ameaça maior (Hall & Magrath, 2007; Hall & Peters, 2008).

Em relação à resposta aos sexos simulados nas diferentes caixas de som, em média, na população, os indivíduos permaneceram um tempo similar próximo a cada uma das caixas de som. No entanto, ao se analisar os casais individualmente, observou-se um padrão em que os indivíduos geralmente permaneciam próximos a apenas uma das caixas de som (Figura 4). Esse resultado indica que o tempo que cada casal levará para responder ao sexo das caixas de som está relacionado ao parceiro que iniciou a resposta. Por isso, é importante que, em estudos futuros, seja investigado o papel da liderança na manutenção do esforço da resposta aos invasores, e também se possíveis fatores, como traços de personalidade (Sasaki et al., 2018) e tamanho corporal (Reebs, 2001), são importantes para conferir a liderança a um dos parceiros .

Os resultados podem não ser constantes durante o ano todo e se restringirem ao período não reprodutivo. Na época reprodutiva (setembro a dezembro), os indivíduos podem ter interesses diferentes, já que podem agir de acordo com a função de defesa mútua do parceiro e defesa da paternidade durante o período fértil da fêmea (Diniz et al., 2018; Diniz, Macedo & Webster, 2019; Diniz et al., 2020). Por exemplo, os sexos poderiam responder mais intensamente às caixas de som simulando invasores do mesmo sexo do indivíduo focal, de acordo com a hipótese da guarda de parceiro (Templeton et al., 2011; Diniz et al., 2020).

De forma geral, machos e fêmeas responderam sem diferença ao sexo dos intrusos (Tabela 3, Figura 4). Tal resultado já era esperado, visto que *F. rufus* é uma espécie de alta competitividade territorial intraespecífica, rara ocorrência de cópula

extra-par, baixo número de divórcios e os casais tendem a permanecer juntos durante anos (Diniz et al., 2019; Amorim et al., 2023). Por isso, o comportamento territorial e o canto em dueto nessa espécie parecem ser melhor explicados pela hipótese de defesa territorial conjunta (Hall, 2009) do que pela guarda de parceiro (Templeton et al., 2011; Diniz et al., 2020), ainda mais na época não reprodutiva. No entanto, observamos uma tendência notável no comportamento das fêmeas. As fêmeas que passavam mais tempo próximas das caixas que simulavam fêmeas intrusas tendiam a iniciar mais cantos (Tabela 4, Figura 5B). Essa tendência corrobora estudos anteriores em que as fêmeas passavam mais tempo em vigilância territorial em resposta ao playback de solos de fêmeas intrusas (em experimentos com apenas uma caixa de som) (Diniz et al., 2020). Nesse sentido, as hipóteses de defesa territorial sexo-específica e de guarda de parceiro (Templeton et al., 2011; Diniz et al., 2020) ganham suporte, o que pode indicar que a competição entre as fêmeas é um fator importante na evolução das características femininas de sinalização no geral (Diniz et al., 2019).

CONCLUSÃO

Os casais responderam de forma altamente coordenada em todos os comportamentos de vocalização e aproximação física aos invasores simulados. Além disso, eles responderam de forma mais cautelosa ao tratamento de caixas de som próximas entre si, demorando mais para se aproximarem a 5 metros das caixas quando estavam próximas do que quando estavam distantes. Esses resultados corroboram a hipótese de defesa territorial conjunta, sugerindo que (1) mesmo quando os pares de intrusos estão distantes um do outro, os parceiros priorizam a coordenação na resposta territorial ao invés da divisão de tarefas; (2) e que duetos de pares de intrusos espacialmente próximos podem ser mais ameaçadores à posse de territórios.

Os indivíduos exibiram os mesmos comportamentos e na mesma intensidade, independentemente do sexo simulado pelas caixas de som. Os casais apresentaram um padrão de investir o seu tempo em uma das caixas de som, mas as fêmeas de casais que permaneceram mais tempo próximas às caixas de som, representando fêmeas invasoras, tendiam a liderar a resposta acústica aos playbacks. Esses resultados também apoiam a hipótese de defesa territorial conjunta, mas sugerem que, quando as fêmeas lideram a resposta territorial, direcionam a resposta a fêmeas invasoras, talvez pela dupla ameaça de perda de parceiro e do território.

REFERÊNCIAS

- AMORIM, P. S.; GUARALDO, A. C.; ROSSI, M. F.; DINIZ, P. (2023). Home Range, Territory, and Partner Replacement in the Rufous Hornero *Furnarius rufus*. **Acta Ornithologica**, v.58, n.1, p. 55-63, nov. 2023.
- BROOKS, M. E. et al. glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. **The R Journal**, v.9, n.2, p. 378–378, 2017.
- CAIN, K. E.; RICH, M.S.; AINSWORTH, K.; KETTERSON, E.D. Two sides of the same coin? Consistency in aggression to conspecifics and predators in a female songbird. **Ethology**, v.117, n.9, p. 786–795. Jul. 2011.
- COLOMBELLI-NÉGREL, D. Female splendid and variegated fairy-wrens display different strategies during territory defence. **Animal Behaviour**, v. 119, p. 99–110, Set. 2016.
- DAHLIN, C.R.; BENEDICT, L. Angry birds need not apply: A perspective on the flexible form and multifunctionality of avian vocal duets. **Ethology**, v.120, n. 1, p. 1–10, Jan. 2014.
- DAHLIN, C.R.; WRIGHT, T.F. Duet function in the yellow-naped amazon, *Amazona auropalliata*: Evidence from playbacks of duets and solos. **Ethology**, v. 118, n.1, p. 95–105, Jan. 2012.
- DINIZ, P.; SILVA-JR, E.F.; WEBSTER, M.S.; MACEDO, R.H. Duetting behavior in a Neotropical ovenbird: sexual and seasonal variation and adaptive signaling functions. **Journal of Avian Biology**, v. 49, n. 4, Abril, 2018.
- DINIZ, P.; MACEDO, R.H.; WEBSTER, M.S. Duetting correlates with territory quality and reproductive success in a suboscine bird with low extra-pair paternity. **The Auk**, v. 136, n.1, p. 1–13, Jan. 2019.
- DINIZ, P.; RECH, G.S.; RIBEIRO, P.H.L.; WEBSTER, M.S.; MACEDO, R.H. Partners coordinate territorial defense against simulated intruders in a duetting ovenbird. **Ecology and Evolution**, v. 10, n.1, p. 81–92, Jan. 2020.
- DINIZ, P.; RAMOS, D.M.; WEBSTER, M.S.; MACEDO, R.H. Rufous horneros perceive and alter temporal coordination of duets during territorial interactions. **Animal Behaviour**, v. 174, n. p. 175–185, Abril de 2021
- DOUGLAS, S.B.; MENIILL, D.J. A review of acoustic playback techniques for studying avian vocal duets. **Journal of Field Ornithology**, v. 81, v.2, p. 115–129, junho de 2010.
- DOWLING, J.; WEBSTER, M.S. Working with what you've got: unattractive males show greater mate-guarding effort in a duetting songbird. **Biology Letters**, v. 13, n.1, Jan. 2017.

FRAGA, R. The Breeding of Rufous Horneros (*Furnarius rufus*). **The Condor: Ornithological Applications**, v.82, n. 1, p. 58-68, Jan. 1980.

HALL, M.L. The function of duetting in magpie-larks: conflict, cooperation, or commitment? **Animal behaviour**, v. 60, n.5, p. 667–677, Nov. 2000.

HALL, M.L.; MMAGRATH, R.D. Temporal coordination signals coalition quality. **Current Biology**, v.17, n.11, p. 406–407, 05 de junho de 2007.

HALL, M.L. A review of vocal duetting in birds. **Advances in the Study of Behavior**, v.40, p. 67–121, 2009.

HALL, M.L.; PETERS, A. Do male paternity guards ensure female fidelity in a duetting fairy-wren? **Behavioral Ecology**, v. 20, n.1, p. 222–228, 2009.

KOLOFF, J.; MENNILL, D.J. Vocal behaviour of Barred Antshrikes, a Neotropical duetting suboscine bird. **Journal of Ornithology**, v. 154, p. 51–61, Jun 2012.

LEVIN, R.N. Song behaviour and reproductive strategies in a duetting wren, *Thryothorus nigricapillus*: II. Playback experiments. **Animal Behaviour**, v. 52, n. 6, p.1107-1117, Dez. 1996.

LOGUE, D.M.; GAMMON, D.E. Duet song and sex roles during territory defence in a tropical bird, the black-bellied wren, *Thryothorus fasciatoventris*. **Animal Behaviour**, v.68, p. 721–731, 2004.

LOGUE, D.M. Cooperative defence in duet singing birds. **Cognitie, Creier, Comportament**, v.9, n. 3, p. 497–510, 2005.

MANN, N.; MARSHALL-BALL, L.; SLATER, P. The complex song duet of the plain wren. **The Condor**, v. 105, n. 4, p. 672–682, Nov. 2003.

MARES, R.; YOUNG, A.J.; CLUTTON-BROCK, T.H. Individual contributions to territory defence in a cooperative breeder : weighing up the benefits and costs. **Proceedings of the Royal Society B: Biological**, v.279, n.1744, Out. 2012.

MARSHALL-BALL, L.; MANN, N.; SLATER, P.J.B. Multiple functions to duet singing: hidden conflicts and apparent cooperation. **Animal Behaviour**, v. 71, n.4, p. 823–831, Abril de 2006.

MENNILL, D.J. Aggressive responses of male and female rufous-and-white wrens to stereo duet playback. **Animal Behaviour**, v. 71, n.1, p. 219–226, Jan de 2006.

MENNILL, D.J.; VEHRENCAMP, S.L. Context-Dependent Functions of Avian Duets Revealed by Microphone-Array Recordings and Multispeaker Playback. **Current Biology**, v. 18, n. 17, p. 1314–1319, Set. de 2008.

MENTESSANA, L.; MOIROM, M.; GUEDES, E.; CAVALLI, E.; TASSINO, B.; ADREANI, N.M. Defending as a unit: sex- and context-specific territorial defence in a duetting bird. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 74, n. 111, 2020.

MENTESANA, L.; AMADOR, A.; AMORIM, P.; DELHEY, K.; DINIZ, P.; FRAGA, R.; MINDLIN, G.; REBOREDA, J.; SCHAAF, A.; TASSINO, B.; ADREANI, N. Biology of the Rufous Hornero, from mechanisms to behavioral ecology: a potential Neotropical model species? **JFO**, v. 95, n. 4, art2, 2024.

QUIRÓS-GUERRERO, E.; JANEIRO, M.J.; LOPEZ-MORALES, M.; CRESSWELL, W.; TEMPLETON, C.N. Riverside wren pairs jointly defend their territories against simulated intruders. **Ethology**, v. 123, n. 12, p. 949–956, Dez. 2017.

REEBS, S. Influence of body size on leadership in shoals of golden shiners, *Notemigonus crysoleucas*. **Behaviour**, v. 138, n. 7, p. 797–809, Jul. 2001.

ROGER, A.; MCDOWELL, S.; MILLER, A.; HARRINGTON, H.; FERGUSON, J.; PANAGOS, J. Use of Stereo Duet Playback to Investigate Traditional Duet Playback Methods and Mechanisms of Cooperative Territorial Defence in Magpie-Larks. **Behaviour**, v. 141, n. 6, p. 741–753, Jun. 2004.

ROPER, J.J. Sexually distinct songs in the duet of the sexually monomorphic Rufous Hornero. **Journal of Field Ornithology**, v. 76, n. 3, p. 234–236, 2005.

SASAKI, T.; MANN, R. P.; WARREN, K. N.; HERBERT, T.; WILSON, T.; BIRO, D. Personality and the collective: bold homing pigeons occupy higher leadership ranks in flocks. **Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences**, v. 373, n. 1746, maio de 2018.

TEMPLETON, C.N.; RIVERA-CÁCERES, K.D.; MANN, N.I.; SLATER, P.J.B. Song duets function primarily as cooperative displays in pairs of happy wrens. **Animal Behaviour**, v. 82, n. 6, p. 1399–1407, Dez. 2011.

TEMPLETON, C.N.; RIOS-CHELEN, A. A.; QUIRÓS-GUERRERO, E.; MANN, N.I.; SLATER, P.J.B. Female happy wrens select songs to cooperate with their mates rather than confront intruders. **Biology Letters**, v. 9, n. 1, Fev. 2012.

WENG, Y.-S.; YUAN, H.-W.; YAO, C.-T.; HSIEH, C.-F. Male and female Steere's liocichlas respond differently to solo and stereo duet playback. **Animal Behaviour**, v. 83, n. 2, p. 487–493, Fev. 2012.