

A aprendizagem vocal em aves: evidências comportamentais e neurobiológicas

*Maria Luisa da Silva*¹ e *Jacques Vielliard*²

¹Universidade Federal do Pará, Centro de Ciências Biológicas, Depto de Biologia, Campus Universitário do Guamá, Rua Augusto Côrrea, 01 - Caixa Postal 8618, 66075-970 Belém, PA, Brasil.

²Universidade Estadual de Campinas, Departamento de Zoologia, CP 6109, 13083-970 Campinas, SP, Brasil.

Maria Luisa da Silva: Doutora em Neurociências e Comportamento pela USP, Professora da Universidade Federal do Pará-UFPA, onde criou o Laboratório de Ornitologia e Bioacústica. Maria Luisa atua em pesquisas sobre sinais complexos de comunicação sonora animal, ornitologia e percepção ambiental.

E-mail: mluisa@ufpa.br

Jacques Vielliard: Doutor em Ecologia pela Sorbonne, Professor da Universidade Estadual de Campinas (SP) e executor do convênio com a Universidade Federal do Pará, onde está implementando o Arquivo de Sons da Amazônia (ASA). Jacques criou o Arquivo Sonoro Neotropical da UNICAMP e atua em pesquisas sobre ornitologia, bioacústica e ecologia quantitativa.

E-mail: jacques@unicamp.br

Resumo

A comunicação sonora é comumente encontrada nos diversos táxons de vertebrados, principalmente entre os que vivem em ambientes não adequados à comunicação por sinais visuais. A diversidade de vertebrados reflete a multiplicidade de estratégias de comunicação sonora, que ainda carecem de descrição mais abrangente. O sinal sonoro remete ao conceito de espécie biológica e tem grande potencial informativo. Entre as estratégias de produção de canto, é conhecida a que é funcional na ausência de um modelo e a que depende de aprendizagem para ser funcional. Os cantos que requerem aprendizagem são desenvolvidos sobre uma base inata e, embora apresentem variações individuais e populacionais, mantêm o código específico. Há cantos que apresentam variações extremas de suas unidades quanto à estrutura física e sintaxe, o que os tornam versáteis e tendem a produzir variações individuais. A imprevisibilidade caracteriza um canto versátil e pode ser aumentada com a produção de imitações de outras espécies. Cantos tão variáveis mostram que há um processo criativo envolvido na sua ontogenia. A aprendizagem vocal é um comportamento que envolve múltiplos fatores que estão relacionados aos processos evolutivos e adaptativos de cada espécie. Ela surgiu de forma independente em três ocasiões entre as aves (troquilídeos, psitacídeos e pássaros canoros) e mamíferos (cetáceos, quirópteros e primatas). Os estudos comportamentais e neurobiológicos da aprendizagem mostram que o contato social é um dos fatores que mais influenciam a aquisição vocal.

Palavras-chave: Aprendizagem vocal; Aves; comportamento; neurobiologia.

Abstract

Sound communication is widely found in various vertebrate taxa, mainly among those that live in an environment inadequate for communication by visual signals. Vertebrate diversity reflects the multiplicity of strategies of sound communication, that still lack more extended descriptions. The sound signal leads to biological species concept and has great informative potentiality. There are two known strategies of vocal communication: the first one is functional even in the absence of a model and the second one needs learning to be functional. Songs that require vocal learning also need a genetic basis and, although showing population and individual variations, they maintain the species-specific code. There are songs that are extremely varied in the physical structure of their sound units and the syntax of the utterances, making them versatile and able to produce individual variations. The unpredictability characterizes versatile songs and can be increased with the production of imitations of other species. Such varied songs show that a creative process occurs during their ontogeny. Vocal learning is influenced by many factors that are related to the evolutionary and adaptive processes of each species. Vocal learning appeared independently three times among birds (hummingbirds, parrots and songbirds) and also three times among mammals (cetaceans, bats and primates). The behavioral and neurobiological approaches to learning studies show that social contact has a strong influence in vocal acquisition.

Key-words: Vocal learning; Birds; Behavior; neurobiology

A comunicação acústica

Embora as aves sejam conhecidas pelo alto desenvolvimento de seu sistema visual, a maioria delas utiliza também o sinal sonoro para comunicação. Em ambientes com pouca visibilidade, como os florestais, o sinal visual apresenta desvantagens em relação ao acústico (Catchpole & Slater 1995). Nesse caso a utilização do sinal acústico é muito mais eficiente, pois este pode se propagar a uma distância longa e em todas as direções, além de ultrapassar barreiras físicas e poder ser utilizado durante a noite. Por serem conspícuas, de taxonomia relativamente bem estabelecida, pois grande parte das espécies pode ser identificada visualmente com auxílio de binóculos ou pela emissão de seu canto específico, e por serem em sua maioria diurnas, as aves são ótimos objetos de estudo em bioacústica, ramo da zoologia que trata da comunicação sonora animal.

A base conceitual da comunicação sonora animal corresponde ao conceito de espécie biológica. Dessa forma, a noção de especificidade do canto das aves já foi observada por Florence em 1830, no diário de bordo da expedição Langsdorff pelo Brasil (Vielliard 1993) e por Altum (1868), que reconhece o caráter específico do canto, embora o defina como um chamado de acasalamento, independente do tipo de som. Assim, utilizamos a palavra canto para designar o sinal de comunicação vocal que tem como função biológica primordial o reconhecimento específico (Vielliard 1987, Silva 1995).

Pode-se verificar a função do canto por observação do comportamento das aves em ambiente natural e através de experimentação, particularmente a técnica do *play-back*. Essa técnica consiste na gravação do canto do indivíduo a ser testado e na observação da sua reação após a reprodução do sinal gravado.

É uma ferramenta muito utilizada pelos ornitólogos para atrair e identificar espécies florestais, buscar espécies raras na natureza (ver Kroodsma *et al.* 1999), além de permitir experimentos mais sofisticados, tais como a verificação do *status* taxômico (Vielliard 1990, Lampe & Baker 1994) ou a constatação da importância do canto na manutenção do território (Krebs 1977, Kroodsma 1986).

Especificidade do canto

Definir o que é uma espécie animal freqüentemente envolve abordagens complexas e depende do critério utilizado para considerar determinada categoria taxonômica como espécie. O conceito biológico de espécie enunciado por Mayr (1942), assim citado “Espécies são grupos de populações real ou potencialmente inter cruzantes que estão isoladas reprodutivamente de outros grupos”, em alguns casos não se aplica (organismos de reprodução assexuada, por exemplo) e pode diferir segundo o critério usado. Entretanto, a espécie como categoria taxonômica é real e tem um papel crítico na evolução (Futuyma 1993). Aqueles que têm um contato estreito com as espécies animais em seu ambiente natural podem facilmente entender o que é uma espécie biológica: cada uma apresenta características morfológicas e comportamentais distintas. O Homem moderno afastou-se desta realidade, pois a vida nas grandes cidades não favorece a contemplação do mundo natural. Este fato é agravado por sermos uma espécie sem semelhante e portanto sem dificuldade em procurar parceiros da mesma espécie para nos reproduzirmos. Mas para um passarinho que vive no interior da mata tropical e convive com dezenas de outras espécies muito semelhantes morfológicamente, achar um parceiro da mesma espécie é crucial. Eis a importância de um sinal de comunicação específico, facilmente reconhecido e adequado ao ambiente em questão. O sinal sonoro ao qual denominamos canto cumpre este papel.

Os diversos sinais sonoros emitidos por uma espécie podem estar relacionados a funções diversas, como o som que é emitido quando há perigo iminente – o chamado de alarme, o chamado dos filhotes requisitando alimento dos pais ou o chamado de contato que certas espécies emitem durante deslocamentos em vôo. Os sinais sonoros que expressam um contexto comportamental definido, denominados gritos ou chamados, não serão abordados neste capítulo. Trataremos do sinal sonoro através do qual uma espécie pode ser identificada, ao qual denominamos canto. Entre as aves, geralmente é emitido pelos machos durante a estação reprodutiva e funciona como atrativo da fêmea, para manutenção do território e na disputa entre

machos, muitas vezes seguidos de outros sinais sonoros, sinais visuais ou intensificação dos parâmetros do canto original em função do contexto social. A diversidade de aves e de estratégias de comportamentos selecionados evolutivamente e de forma adaptativa não nos permite generalizar as características físicas e ontogenia do canto específico. É necessário um conhecimento razoável da biologia de uma espécie para definir como ela se comunica e expressa o seu táxon. O *Pitangus sulphuratus* diz o nome da sua espécie de forma evidente quando emite o seu característico “Bem-te-vi” e não nos deixa dúvidas de identificação, embora haja pelo menos mais quatro espécies de morfologia semelhante que, na ausência de emissão de seu canto característico, podem ser confundidas com o popular Bem-te-vi. Há os que escolheram a comunicação visual como estratégia de vida, como é o caso dos urubus, os quais perderam seu órgão fonador, a siringe, ao longo da sua história evolutiva (Vielliard 2004). Podemos afirmar que um dos objetivos principais de uma espécie sexuada é o de encontrar um parceiro para se reproduzir e para isso ela deve usar alguma forma de comunicação para ser bem sucedida e perpetuar os seus genes.

O órgão fonador das aves

Como os seres humanos, as aves produzem sons através do fluxo de ar que é expirado dos pulmões até o aparelho fonador. Desta forma, as ações de respirar e cantar requerem coordenação. A siringe, análoga à laringe dos outros vertebrados, é uma estrutura localizada na junção da traquéia com os brônquios e consiste de duas membranas simétricas em cada lado dos brônquios (Carew 2000). A membrana responsável pela produção de som é denominada *membrana tympaniformis interna* e seu funcionamento está relacionado ao dos pulmões e dos sacos aéreos, estruturas que aumentam a capacidade pulmonar e permitem o funcionamento adequado da siringe, realizando uma contrapressão na região traqueal, de forma que possam vibrar com o movimento de expiração pulmonar, produzindo o som desejado. Estudos recentes de

observação direta do funcionamento da siringe demonstraram que toda a massa de estruturas moles que a constituem vibra durante a produção do som (Goller & Larsen 1998). Este modelo físico de funcionamento da siringe tem implicações importantes: a produção de som não depende de ressonância; não há limitações mecânicas na estrutura dos sons produzidos; o sistema produz sons puros naturalmente e envolve pouco gasto de energia metabólica, fato comprovado em experimentos com a emissão de “*distress calls*” (Jurisevic *et al.* 1999) que supostamente exige um esforço extremo comparado às outras vocalizações (Vielliard 2000). Concluindo, uma ave é potencialmente capaz de produzir qualquer tipo de som sem limitações quanto à relação tamanho corporal/freqüência do som, como é o esperado no caso dos vertebrados que produzem sons com a laringe. Assim, a suposição de que animais de porte pequeno tendem a emitir sons mais agudos do que aqueles de tamanho corporal maior não se aplica às aves. O pequeno píprideo de 9 gramas de peso *Machaeropterus regulus* pode emitir um som de 800 Hz (Silva *et al.* 2000), som de freqüência muito grave para ser produzido por uma laringe pequena correspondente; no entanto, é perfeitamente realizado por uma siringe.

Aprendizagem vocal em aves

As estratégias de emissão de canto conhecidas envolvem pelo menos duas modalidades: a do canto estereotipado, simples e previsível, como é o caso do supracitado Bem-te-vi, o qual é desenvolvido na ausência de um modelo e é determinado geneticamente, e os que são complexos tanto estruturalmente quanto na sintaxe das emissões de seus elementos constituintes, os quais denominamos “notas”, e só se desenvolvem funcionalmente na presença de um modelo. Os cantos considerados estereotipados são aqueles que não demonstram variações populacionais ou individuais e se mantêm funcionais mesmo em indivíduos criados em isolamento acústico (Vielliard 1987, Silva 1995, Vielliard 2004). Os cantos complexos podem

apresentar variações populacionais e individuais e envolvem aprendizagem vocal.

Foi calculada por Sibley e Monroe (1990) a existência de 9.672 espécies de aves no mundo, das quais 3.960 pertencem ao grupo dos não-passeriformes e 5.712 à ordem Passeriformes dos quais 1.151 são da subordem Suboscines ou Tyranni e 4.561 da sub-ordem Oscines ou Passeri. Os integrantes deste último grupo são chamados de pássaros canoros, ou seja, os que apresentam cantos melodiosos e variados. Os cantos em Oscines são referidos como aqueles que apresentam variações regionais e individuais com evidências de aquisição de elementos através de aprendizagem (Mundinger 1982, Kroodsma 1982, Canady *et al.* 1984, Marler 1991, Kroodsma 1996), ao contrário dos de Suboscines, estereotipados, simples, de repertórios pequenos e com variações geográficas mínimas (Silva 1995, Kroodsma 1996).

Além dos pássaros canoros, a capacidade cerebral em aprender sinais sonoros nas aves apareceu de forma independente entre os beija-flores e papagaios e três vezes entre os mamíferos – cetáceos, morcegos e primatas (Jarvis *et al.* 2000, Vielliard 2004, Jarvis 2004).

A aprendizagem vocal em pássaros, da mesma forma que em seres humanos, é dependente da audição (Brainard & Doupe 2000). O processo de aprendizagem de canto em aves era considerado como mediado pela memorização com o requerimento de uma habilidade de coordenação vocal-auditiva, o que implica na movimentação precisa de ambos os lados da *membrana tympaniformis interna* da siringe e na resposta resultante do processo sensório-motor (Kroodsma 1982). Desta forma, o desenvolvimento do canto inato e do mediado pela aprendizagem demanda um controle sensório-motor. É de conhecimento dos criadores de tinamídeos, por exemplo, que um nambu começa a “cantar feio” quando isolado acusticamente, antes de ter o tempo de “ajustá-lo” através da audição (Vielliard 1987, Vielliard 2004). No caso dos cantos aprendidos, a diferença é que o canto só é funcional na presença de um modelo (Silva 1995, Vielliard 2004).

Ontogênese do canto aprendido

Quanto ao Tico-tico da Califórnia *Zonotrichia leucophrys*, uma das espécies de canto aprendido mais estudadas, a ontogênese do canto é dividida em três períodos: o primeiro corresponde à receptividade da informação, que ocorre no primeiro mês de vida, com os pais. O segundo período é o chamado refratário, no qual o jovem não acrescenta informações novas ao canto. No terceiro período ocorre o ajuste da aprendizagem, incluindo elementos provenientes de outros machos vizinhos, dando formação ao canto definitivo ou cristalizado (ver Vielliard 1987). Esse modelo de ontogenia foi descrito por muitos autores, que a ele acrescentam algumas informações. Assim, demonstrou-se que os espécimes criados em isolamento acústico desenvolviam um canto anormal; após o período receptivo à aprendizagem, entre 10 e 50 dias de vida, o jovem aprende o canto ao qual foi exposto, mas há perda de detalhes (Marler 1970, Baptista & Petrinovich 1984). O período refratário ocorre após os 100 dias de vida (Marler 1970); ele corresponde ao momento em que o canto já está estabelecido, porém, estudos de surdez induzida em indivíduos adultos de *Zonotrichia leucophrys* demonstraram que a audição é importante para manutenção motora do canto aprendido (Konishi, 1965), assim como ocorre em seres humanos (Brainard & Doupe 2000).

Outro experimento de ontogenia conhecido é o realizado por Wesley Lanyon (1979), que criou dois indivíduos de *Hylocichla mustelina* (Turdinae) isolados de seus conspecíficos desde o ovo. Cada frase do canto dessa espécie apresenta três segmentos com características distintas: o introdutório, com duas ou três notas curtas, com um repertório de apenas um ou dois tipos de notas; o central, melodioso, mais longo e geralmente com emissão simultânea distinta entre cada lado da siringe (fenômeno do *double voice*), e do qual cada macho possui em média quatro tipos diferentes em seu repertório; e o segmento final, com frequências mais altas e de modulação rápida, com cerca de oito tipos por indivíduo. Comparações entre os sonogramas do canto dos espécimes isolados

acusticamente e os de indivíduos da natureza mostram que há semelhanças na estrutura básica e no ritmo. A única diferença sonográfica apresentada pelo autor está no segmento central das frases, que seria menos melódico, mais curto, mais discordante e de configuração simplificada. O canto emitido pelos indivíduos criados em isolamento não foi reconhecido pelos conspecíficos na natureza. Isto sugere que o segmento central da frase é transmitido através de aprendizagem e contém a informação de reconhecimento específico (Vielliard 1980).

Analisamos o canto do Sabiá-laranjeira *Turdus rufiventris* e verificamos diferenças sonográficas entre os cantos de indivíduos adultos e de um jovem que foi isolado acusticamente, conforme mostramos nas figuras 1, 2 A e B. O canto cristalizado de um indivíduo adulto é constituído de notas puras, moduladas, com intervalo de tempo regular entre as emissões. Já o canto do jovem que foi impedido de ter o desenvolvimento normal de sua aprendizagem vocal, mostrou-se auditiva e graficamente discordante do esperado para sua espécie, tanto quanto aos parâmetros temporais e de frequência (é mais agudo que o natural), quanto na estrutura das notas.

Figura 1 - Sonograma do canto cristalizado de um indivíduo adulto de *Turdus rufiventris*

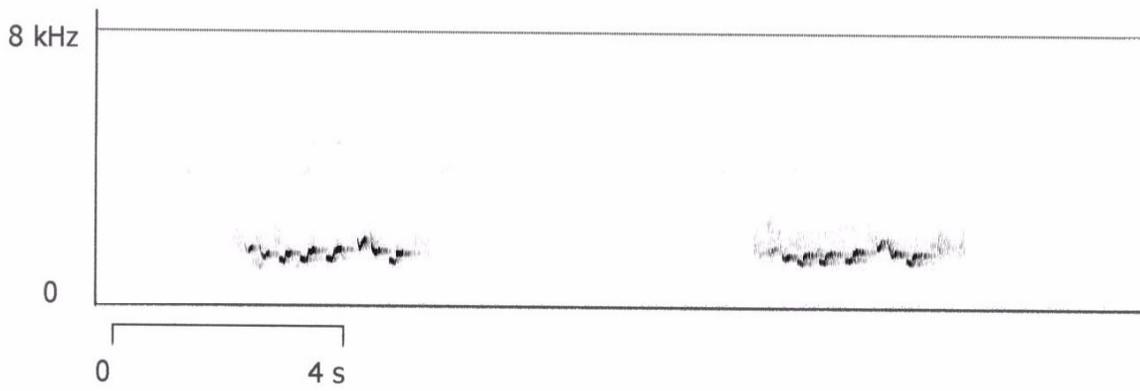
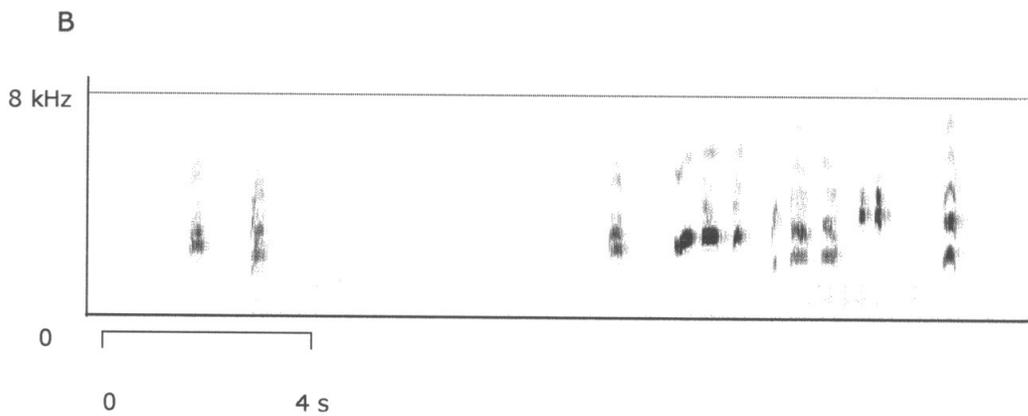
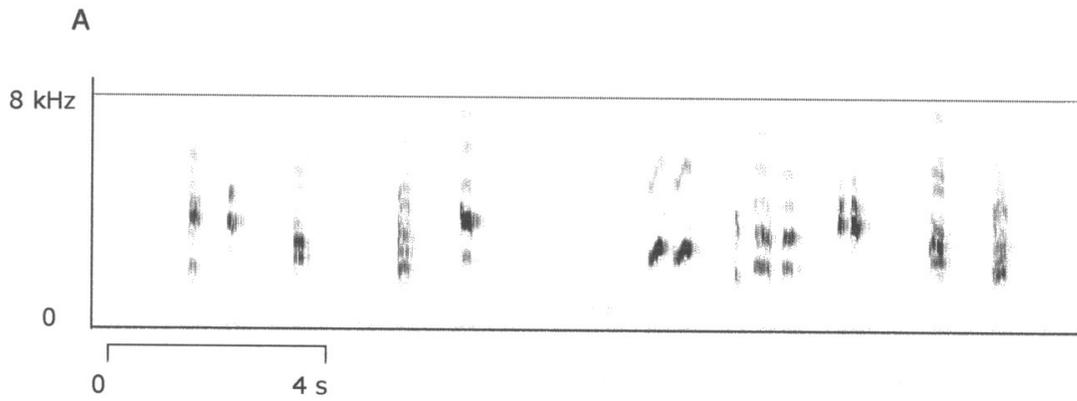


Figura 2 - Sonogramas do jovem *Turdus rufiventris* criado em isolamento acústico.



Entre os beija-flores o canto sempre foi negligenciado em função das penas coloridas, adereços e sinais visuais freqüentemente encontrados entre as diversas espécies existentes – cerca de 350, de distribuição americana – além de geralmente emitirem sons muito agudos, semelhantes aos de insetos, e assim, facilmente ignorados por ouvidos humanos. Desta forma, antes da publicação de estudos com análises de sonogramas, pensava-se que a base do sinal de comunicação entre os troquilídeos fosse através de sinais visuais. Os indícios de comportamento vocal aprendido foram registrados em poucas espécies desta família até o momento. A exemplo dos estudos sobre as diferenças geográficas entre os cantos de *Colibri coruscans* e *C. thalassinus* (Gaunt *et al.* 1994), as variações individuais em *C. serrirostris* e *Augastes lumachellus* relacionadas por Vielliard (1983) e as evidências neuroanatômicas mostradas em *Aphantochroa cirrochloris* e *Glaucis hirsuta* (Jarvis *et al.* 2000) são provas indiretas de aprendizagem.

Em estudo do canto de *Colibri serrirostris*, espécie típica de vegetação de cerrado e campos rupestres, foram analisados os cantos de 17 indivíduos advindos de 10 localidades diversas em toda área de distribuição da espécie. Encontramos um tamanho de repertório individual de 3 a 5 notas, emitidas em diferentes seqüências e com diferentes entropias. A entropia é a quantidade de informação contida no canto e representa um índice de previsibilidade da emissão das notas. Machos vizinhos podem compartilhar as mesmas notas, mas as seqüências são sempre diferentes. Concluimos que esta espécie apresenta um modelo imitativo de aprendizagem vocal, demonstrado pela capacidade de repetição de notas de estrutura complexa, além de um modelo criativo, manifestado pelas seqüências que variam entre os indivíduos (Silva & Vielliard, no prelo).

Os modelos de aprendizagem

A aprendizagem vocal, entretanto, não envolve apenas a simples memorização de um modelo específico. Marler (1991), em estudos com filhotes

de duas espécies de pássaros canoros, *Melospiza georgiana* e *M. melodia* criados com tutores de outra espécie canora, *Serinus canarius*, evidenciou a existência de uma plasticidade vocal baseada no reforço seletivo de estímulos sociais, além de constatar o envolvimento de diferentes mecanismos fisiológicos no desenvolvimento e manutenção do canto estruturado final. A influência das interações sociais na formação do canto pode ser demonstrada com a disputa entre machos rivais em *M. georgiana* (Marler 1991), os quais tendem a reter o repertório aprendido com os cantores vizinhos; outro exemplo é o caso dos sinais visuais produzidos pela movimentação das asas em fêmeas de *Molothrus ater*, os quais modulam a frequência de emissão das notas do canto cristalizado dos machos (West & King 1988). Esta forma de aprendizagem está baseada em uma ação comportamental social (*action-based learning*), a qual ocorre como consequência das repetições de escolhas que são reforçadas pelo seu resultado (Simpson & Vicario 1990, Marler 1991, Margoliash 2002).

O modelo de aprendizagem vocal baseado na memorização selecionada pelo sistema de “molde” (*template*) neural inato, que facilita o reconhecimento e a memorização rápida do padrão de canto específico, foi incrementado por evidências comportamentais compatíveis com esta proposta inicial, a qual inclui preferências de aprendizagem e ocorrências amplamente distribuídas nos mais diversos táxons de cantos específicos que são reconhecidos desde o nascimento, porém não podem se desenvolver na ausência de contato social (Marler 1997). Assim, a ontogenia dos cantos complexos mediados pela aprendizagem pode ser concebida baseando-se no conceito de “instinto para aprender” com uma experiência auditiva operante, não como em uma *tabula rasa*, mas sobre o código inato do canto específico no cérebro (Marler 2004).

Identificação do canto aprendido

Evidências comportamentais

A determinação de um dado sinal como inato ou aprendido é fundamental, já que sua interpretação pode variar muito conforme o caso. Já

descrevemos diversos experimentos nos quais são encontradas variações populacionais entre os cantos de uma espécie, demonstrando um compartilhamento cultural, por vezes limitado à função de reconhecimento populacional, como ocorre no caso do Tico-tico *Zonotrichia capensis*. Embora haja indivíduos com cantos semelhantes em regiões de grande distância geográfica, os autores identificaram localidades nas quais havia compartilhamento de cantos (Avelino & Vielliard 2004).

Espmark (1995) estudou as variações de canto de duas populações de *Plectrophenax nivalis* (Passeriformes, Oscines, Emberizidae) e verificou que a maioria dos machos tem notas próprias, ocorrendo poucos casos de indivíduos da mesma população que compartilham notas, situação observada apenas nos núcleos das populações das áreas estudadas. Conclui, então, que a espécie não possui padrões populacionais característicos, e sim individuais. Essa variação sugere aprendizagem, que parece ocorrer após a dispersão natal, quando os machos estabelecidos em seus próprios territórios incluem no seu repertório notas provenientes de vizinhos e de indivíduos de territórios distantes.

Embora as evidências comportamentais de cantos variados forneçam fortes indícios de aprendizagem, recomenda-se o uso de provas diretas como experimentos de criação em isolamento acústico ou de *cross-fostering* (criação inter-específica de filhotes) para classificar um canto como aprendido ou inato (Vielliard 1995).

Cantos aprendidos versáteis, ou seja, com alto grau de imprevisibilidade como o descrito para o Sabiá-laranjeira *Turdus rufiventris* (Silva *et al.* 2000), o Beija-flor *Colibri serrirostris* (Silva & Vielliard, no prelo) e em algumas espécies paleárticas (Isaac & Marler 1963, Naguib & Kolb 1992, Todt & Hultsch 1996, Espmark 1995) apresentam pouco ou nenhum grau de compartilhamento de notas, seqüências e frases dos cantos. Embora o código de reconhecimento específico seja mantido, o qual pode estar codificado no ritmo e nas características estruturais das notas, o conhecimento dos mecanismos neurais que delimitam a habilidade em produzir um canto criativo é um desafio para a

neurobiologia (Marler 1991). O objetivo na produção de cantos versáteis parece ser a demonstração da aptidão gênica, no caso de haver correlação positiva entre a presença de variação e imprevisibilidade das emissões com bons genes. Este pode ser igualmente o significado evolutivo que permeia o caso das imitações naturais, a exemplo do chamado Sabiá-poliglota *Turdus lawrencei*, habitante do sudoeste amazônico, cujo canto é composto exclusivamente de imitações de outras espécies de pássaros que estão ao seu redor. Esta espécie não engana as imitadas e responde prontamente ao *play-back* de suas imitações (Vielliard 2004).

Evidências neurobiológicas

Em Neurobiologia, os estudos de comportamentos selecionados pela evolução são mais suscetíveis de fornecer respostas à questão das representações cerebrais de sinais complexos, como é o caso do canto funcional das aves.

O mapeamento cerebral das estruturas envolvidas na comunicação sonora revela a existência de vias de produção e aprendizagem, conectadas com as de percepção e audição do canto. Os principais núcleos de controle da produção e aprendizagem do canto já conhecidos são o HVc (*Higher Vocal Center*), o RA (*Robust nucleus of the Archistriatum*), LMAN (*Lateral Magnocellular nucleus of the Neostriatum*) e área X do paleostriatum. Esses núcleos, direta ou indiretamente, influenciam a atividade de motoneurônios (componente traqueosiringeal do núcleo hipoglosso), que inervam a siringe (Nottebohm *et al.* 1976, Nottebohm *et al.* 1982, Doupe & Konishi 1991, Margoliash *et al.* 1994, Konishi 1994). As vias auditivas incluem núcleos da via ascendente do mesencéfalo e tálamo, além de áreas telencefálicas como a área “L” e NCM (*Neostriatum CaudoMedial*) (Mello *et al.* 1992, Mello & Clayton 1994; Ribeiro *et al.* 1998).

Experimentos realizados com canários *Serinus canarius* demonstraram que o tamanho de dois núcleos cerebrais envolvidos no canto (HVc e RA) está correlacionado com o tamanho do repertório: os indivíduos que têm núcleos

grandes, podem ter repertórios pequenos ou grandes; mas, os que têm núcleos pequenos só podem ter repertórios pequenos (Nottebohm *et al.* 1981, Brenowitz *et al.* 1995).

Estudos de eventos regulatórios genômicos têm sido utilizados na investigação da resposta dos núcleos cerebrais estimulados pelo canto, como é o caso da ativação do gene de expressão imediata (ou IEG) ZENK (Mello *et al.* 1992). A caracterização do fenômeno de indução gênica levou a identificação de NCM como uma estação de processamento auditivo, o que foi posteriormente confirmado com técnicas neuroanatômicas e eletrofisiológicas (Mello *et al.* 1992, Mello & Clayton 1994 e 1995, Mello *et al.* 1995, Nastiuk *et al.* 1994, Jarvis *et al.* 1995 e 1997, Chew *et al.* 1995, Jarvis & Nottebohm 1997, Jin & Clayton 1997, Ribeiro *et al.* 1998).

Mello e seus colaboradores (1992) verificaram que a indução do ZENK nos núcleos auditivos do telencéfalo é mais pronunciada quando o pássaro tem como estímulo o canto específico, indicando que a resposta genômica pode revelar mecanismos envolvidos no reconhecimento e discriminação do sinal sonoro. Após 30 minutos da apresentação do estímulo sonoro, verifica-se o pico da ativação no telencéfalo caudomedial e nas áreas adjacentes ou relacionadas com estruturas auditivas primárias (Mello & Clayton, 1994). O estudo da ativação do ZENK tem sido útil também na identificação do período crítico de aprendizagem do canto em *Taeniopygia guttata*, evidenciando o envolvimento do NCM na regulação da memória sensorial e do RA na regulação da plasticidade motora (Jin & Clayton 1997).

Comportamentos de defesa territorial também ativam a regulação gênica cerebral em espécies silvestres, como foi estudado em *Melospiza melodia* (Emberizidae) através de experimentos de *play-back* realizados em campo, abrindo precedentes para realização de outros estudos que não são possíveis de realizar em laboratório (Jarvis *et al.* 1997).

Dessa forma, o estudo da expressão do gene ZENK representa uma ferramenta poderosa e ainda pouco utilizada na identificação das representações cerebrais do comportamento animal.

Em estudos da manifestação do gene ZENK nos núcleos cerebrais de beija-flores da Mata Atlântica, demonstramos que eles apresentam 7 estruturas encefálicas distintas que são ativadas durante o canto; isto representa a primeira demonstração da existência de núcleos cerebrais controlando a voz de beija-flores. Essas estruturas são extraordinariamente similares às 7 regiões telencefálicas que estão envolvidas na aprendizagem vocal e na produção de sons em pássaros canoros e em papagaios (Jarvis *et al.* 2000).

Recentemente outra ferramenta da neurobiologia tem auxiliado a evidenciar a aprendizagem vocal: a determinação da atividade de um repressor transcriptional, molécula identificada como *forkhead box P2* – FOXP2, a qual está relacionada ao mecanismo de controle-motor através da resposta auditiva da comunicação vocal em seres humanos. Mutações desta molécula causam dispraxia e anormalidades do circuito cortiço-estriatal que está relacionado ao controle dos movimentos orofaciais. Para estudar o papel do FOXP2 na circuitaria de indivíduos adultos, realizou-se um experimento com uma espécie bem estudada de pássaro que apresenta seu canto mediado pela aprendizagem, o conhecido popularmente em inglês como Zebra Finch *Taeniopygia guttata* (Teramitsu & White 2006). Quando os machos adultos cantam, o RNAm do FOXP2 é fortemente inibido na área X. Este resultado foi verificado somente nos machos que cantavam sozinhos; não ocorreu inibição do FOXP2 quando cantavam para uma fêmea. Os autores concluíram que o FOXP2 tem importante papel no circuito do controle vocal e é dependente do contexto social.

Conclusões

O estudo da aprendizagem vocal avançou nos últimos anos com a intensificação das pesquisas sobre as bases neurofisiológicas que fundamentam a presença desta estratégia de comunicação em pássaros. Investigações sobre o comportamento vocal em aves neotropicais evidenciaram que cantos complexos e imprevisíveis podem ser produzidos até mesmo por beija-flores,

grupo pouco investigado quanto à comunicação sonora. A variação implica na ocorrência de um processo de criação, habilidade pouco conhecida em aves.

Tanto os estudos comportamentais como os neurobiológicos revelam a importância do contato social na ontogênese da aprendizagem sonora, em graus diferentes de exposição a contextos diversos em períodos determinados por características específicas.

Agradecimentos

Agradecemos o apoio de Noemi Dionísio de Castro no estudo do filhote de Sabiá-laranjeira, de Gregory Guida, Henry Quinque e André Ruschi pela participação na *Expédition Colibri* e ao CNPq, CAPES e FAPESP pelo financiamento de nossas pesquisas.

Referências bibliográficas

- Altum, B. (1868). *Der Vögel und sein Leben*. W. Niemann, Münster, 196 pp.
- Avelino, M. F. & Vielliard, J. (2004). Comparative analysis of the song of the Rufous-collared Sparrow *Zonotrichia capensis* (Emberizidae) between Campinas and Botucatu, São Paulo State, Brazil. *An. Acad. Bras. Ciênc.* 76(2): 345-349.
- Batista, L. F. & Petronovich, L. (1984). Social interaction, sensitive phases and the song template hypothesis in the White-crowned Sparrow. *Anim. Behav.* 32: 172-181.
- Brainard, M.S. & Doupe, A.J. (2000). Auditory feedback in learning and maintenance of vocal behaviour. *Nature Neuroscience* (1): 31-40.
- Brenowitz, E. A., Lent, K. & Kroodsma, D. E. (1995). Brain space for learned song in birds develops independently of song learning. *J. Neurosci.* 15: 6281-6286.
- Canady, R.A., Kroodsma, D.E. & Nottebohm, F. (1984). Population differences in complexity of a learned skill are correlated with the brain space involved. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 81: 6232-6234.
- Carew, T. J. (2000). *Behavioral neurobiology*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Catchpole, C.K. & Slater, P.J.B. (1995). *Bird song: biological themes and variations*. Cambridge University Press.
- Chew, S. J., Mello, C. V., Nottebohm, F., Jarvis, & E. Vicario, D. S. (1995). Decrements in auditory responses to a repeated conspecific song are long-lasting and require two periods of protein synthesis in the songbird forebrain. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 92: 3406-10.
- Doupe, A. J. & Konishi, M. (1991). Song-selective auditory circuits in the vocal control system of the Zebra Finch. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 88: 11339-343.

- Espmark, Y. (1995). Individual and local variations in the song of the Snow Bunting *Plectrophenax nivalis* on Spitsbergen. *Bioacoustics* 6: 117-133.
- Futuyma, D. J. (1993). *Biologia Evolutiva*. 2ª edição. Sociedade Brasileira de Genética, Ribeirão Preto.
- Gaunt, S.L.L., Baptista, L.F., Sanchez, J.E. & Hernandez, D. (1994). Song learning as evidenced from song sharing in two hummingbird species (*Colibri coruscans* and *C. thalassinus*). *Auk* 111(1): 87-103.
- Isaac, D. & Marler, P. (1963). - Ordering of sequences of singing behaviour of Mistle Thrushes in relationship to timing. *Anim. Behav.* 11:179-188.
- Jarvis, E. D., Mello, C. V. & Nottebohm, F. (1995). Associative learning and stimulus novelty influence the song-induced expression of an immediate early gene in the canary forebrain. *Learning and Memory* 2: 62-80.
- Jarvis, E. D., Schwabl, H., Ribeiro, S. & Mello, C. V. (1997). Brain gene regulation by territorial singing behavior in freely ranging songbirds. *Neuroreport* 8 (8): 2073-7.
- Jarvis, E. D. & Nottebohm, F. (1997). Motor-driven gene expression. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 94 (8): 4097-102.
- Jarvis ED, Ribeiro S, da Silva ML, Ventura D, Vielliard J, & Mello CV. (2000). Behaviourally driven gene expression reveals song nuclei in hummingbird brain. *Nature* 406: 628-32.
- Jin, H. & Clayton, D. F. (1997). Localized changes in immediate-early gene regulation during sensory and motor learning in Zebra finches. *Neuron* 19 (5): 1049-59.
- Lampe, H.M. & Baker, M.C. (1994). Behavioural response to song play-back by male and female White-crowned Sparrows of two subspecies. *Bioacoustics* 5: 171-185.
- Lanyon, W.E. (1979). Development of song in the Wood Thrush (*Hylocichla mustelina*), with notes on a technique for hand-rearing passerines from egg. *Am. Mus. Novitates* 2666: 1-27.

- Leger, D.W., Brooks, K.E. & O'Brien, J. (2000). - Versatility from a single song: the case of the Nightingale Wren. *Auk* 117(4): 1038-1042.
- Jurisevic, M., Sanderson, K. & Baudinete, R. (1999). - Metabolic Rates Associated with Distress and Begging Calls in Birds. *Physiological and Biochemical Zoology* 72: 38–43
- Krebs, J.R. (1977). Song and territory in the Great Tit *Parus major*. In: Stonehouse, B. & Perrins, C. (eds.) *Evolutionary ecology*, vol.I. Macmillan Press, London.
- Konishi, M. (1965). The role of auditory feedback in the control of vocalization in the White-crowned Sparrow. *Z. Tierpsychol.* 22: 770-783.
- Kroodsma, D.E. (1982). - Song learning and its consequences. Pp. 315-326 in D.E. Kroodsma & E.H. Miller (eds.). *Acoustic communication in birds*. Academic Press, New York.
- Kroodsma, D.E. (1986). - Design of song playback experiments. *Auk* 103: 640-642.
- Kroodsma, D.E. (1996). - Ecology of Passerine song development. Pp. 3-19 in D.E. Kroodsma & E.H. Miller (eds). *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Cornell University Press, Ithaca.
- Kroodsma, D. E. Sánchez, J., Stemple, D.W., Goodwin, E., Silva, M.L. & Vielliard, J. (1999). - Sedentary life style of Neotropical Sedge Wrens promotes song imitation. *Anim. Behav.* 57: 855-863.
- Margoliash, D., Fortune, E. S. Sutter, M. L. Yu, A. C., Wren-Hardin, B. D. & Dave, A. (1994). Distributed representation in the song system of oscines: evolutionary implications and functional consequences. *Brain Behav Evol* 44 (4-5): 247-64.
- Margoliash, (2002). Evaluating theories of bird song learning: implications for future directions. *J. Comp. Physiol. A.* 188: 851-866.
- Marler, P. (1970). - A comparative approach to vocal learning: song development in White-crowned Sparrows. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 71: 1-25.

- Marler, P. (1991). Song-learning behavior: the interface with neuroethology. *Trends Neurosci.* 14(5): 199-206.
- Marler, P. (1997). Three models of song learning: evidence from behavior. *J Neurobiol* 33: 501-516, 1997.
- Marler, P. (2004). Innateness and the instinct to learn. *An. Acad. Bras. Ciênc.* 76(2): 189-200.
- Mayr, E. (1942). *Systematics and the origin of species*. Columbia university press, New York.
- Mello, C. V., Vicario, D. S. & Clayton, D. F. (1992). Song presentation induces gene expression in songbird forebrain. *Proc Natl Acad Sci USA* 89 (15): 6818-22.
- Mello, C. & Clayton, D. F. (1994). Song-induced Zenk gene expression in auditory pathways of songbird brain and its relation to the song control system. *J Neurosci* 14 (11): 6652-66.
- Mello, C. & Clayton, D. F. (1995a). Differential induction of the Zenk gene in the avian forebrain and song control circuit after metrazole-induced depolarization. *J of Neurobiology* 26: 145-161.
- Mello, C., Nottebohm & F. Clayton, D. F. (1995). Repeated exposure to one song leads to a rapid and persistent decline in an immediate early gene's response to that song in Zebra Finch telencephalon. *J Neurosci* 15 (10): 6919-25.
- Mundinger, P.C. (1982). Microgeographic and macrogeographic variation in the acquired vocalizations of birds. Pp. 147-208 in D.E. Kroodsma & E.H. Miller (eds.). *Acoustic communication in birds*. Academic Press, New York.
- Naguib, M. & Kolb, H. (1992). Vergleich des Strophenaufbaus und der Strophenabfolgen an Gesängen von Sprosser (*Luscinia luscinia*) und Blaukehlchen (*Luscinia svecica*). *J. Ornith.* 133: 133-145.
- Nastiuk, K. L., Mello, C. V., George, J. M. & Clayton, D. F. (1994). Immediate-early gene responses in the avian song control system: cloning and

- expression analysis of the canary c-jun cDNA. *Molecular Brain Research* 27: 299-309.
- Nottebohm, F., Stokes, T. M. & Leonard, C. M. (1976). Central control of song in the canary, *Serinus canarius*. *J. Comp. Neurol.* 165 (4): 457-86.
- Nottebohm, F., Kasparian, S. & Pandazis, C. (1981). Brain space for learned task. *Brain Res.* 213: 99-109.
- Nottebohm, F., Kelley, D. B. & Paton, J. A. (1982). Connections of vocal control nuclei in the canary telencephalon. *J. Comp. Neurol.* 207 (4): 344-57.
- Nowicki, S., Peters, S., Searcy, W.A. & Clayton, C. (1999). - The development of within-song type variation in Song Sparrows. *Anim. Behav.* 57: 1257-1264.
- Sibley, C. G. & Monroe, B. L. (1990). *Distribution and Taxonomy of birds of the World*. Yale University Press, New Haven & London.
- Silva, M.L. (1995). - Estereotipia e versatilidade nos cantos das aves: os padrões de canto em sabiás e outras aves. *Anais de Etologia* 13: 133-147.
- Silva, M.L., Piqueira, J.R.C. & Vielliard, J. (2000). – Using Shannon entropy on measuring the individual variability in the Rufous-bellied Thrush *Turdus rufiventris* vocal communication. *J. theor. Biol.* 207: 57-64.
- Silva, M.L., Baudet, G., Sigrist, T. & Vielliard, J. (2001). – Descrição do comportamento de corte do Dançarino-de-coroa-vermelha, *Machaeropterus regulus* (Aves, Pipridae). *Bol. Mus. Biol. Mello Leitão (N. Sér.)* 11/12: 171-188.
- Silva, M.L., Piqueira, J.R.C. & Vielliard, J. (no prelo) Entropy calculations for measuring birdsong diversity: the case of the White-vented Violetear *Colibri serrirostris* (Aves, Trochilidae). *Razprave – Advances in Biocoustics II.*
- Teramitsu, I. & White, S. A. (2006). FoxP2 Regulation during Undirected Singing in Adult Songbirds. *J. Neurosci.* 26:7390-7394.
- Todt, D. & Hultsch, H. (1996). - Acquisition and performance of song repertoires: ways of coping with diversity and versatility. Pp. 79-96 in D.E. Kroodsma &

- E.H. Miller (eds.). *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Cornell University Press, Ithaca.
- Vielliard, J. (1980). Bibliographie [resenha de Lanyon 1979]. *Alauda* 48: 167.
- Vielliard, J. (1983). Catálogo sonográfico dos cantos e piados dos beija-flores do Brasil, 1. *Bol. Museu de Biologia "Mello Leitão"*, Série Biologia 58: 1-20.
- Vielliard, J. (1987). Uso da bioacústica na observação das aves. *II Encontro Nac. Anilhad. Aves*, Rio de Janeiro, pp. 98-121.
- Vielliard, J. (1990). Estudo bioacústico das aves do Brasil: o gênero *Scytalopus*. *Ararajuba* 1: 5-18.
- Vielliard, J. (1993). *A Zoophonia de Hercule Florence*. UFMT, Cuiabá.
- Vielliard, J. (1995). Phylogeny of bioacoustical parameters in birds. *Bioacoustics* 6: 171-174.
- Vielliard, J. (2004). A diversidade de sinais e sistemas de comunicação sonora na fauna brasileira. *I Seminário Música Ciência Tecnologia: Acústica musical*. USP, São Paulo.
- West, M. J. & King, A. P. (1988). Female visual displays affect the development of male song in the cowbird. *Nature* 334, 244-246.