

II ENCONTRO NACIONAL DE ANILHADORES DE AVES
UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO
(27-31 julho 1986), Rio de Janeiro, 1987

O USO DA BIO-ACÚSTICA NA OBSERVAÇÃO DE AVES*

JACQUES M.E. VIELLIARD
Departamento de Zoologia/UNICAMP-CNPq

A Bio-acústica, que estuda os diversos aspectos da comunicação sonora, beneficia-se da tecnologia de gravação e análise dos sons que permite que o próprio sinal de comunicação seja facilmente conservado e definido em termos de parâmetros físicos. Isto, além de fornecer uma ajuda óbvia para a ornitologia de campo, permite entender vários aspectos da comunicação sonora em aves.

Para uma interpretação etológica, é preciso, por outro lado, identificar a função biológica do sinal em questão para comparar sinais equivalentes e chegar a conclusões evolutivas que integram as condições ecológicas correspondentes às diversas funções de comunicação sonora. Ainda é preciso ter uma indicação do processo de transmissão entre as gerações dos sinais em jogo. Assim, estudando a comunicação sonora específica em aves brasileiras, descobrimos alguns poucos padrões que representam modelos evolutivos bem determinados e diversos.

I. O SINAL ACÚSTICO

1. Parâmetros Físicos

* Este artigo é uma nova versão derivada da palestra "Padrões de Comunicação em Aves Brasileiras" a ser publicada nos Anais do II Encontro Paulista de Etologia (Ribeirão Preto, 1984).

II ENCONTRO NACIONAL DE ANILHADORES DE AVES
UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO

Qualquer onda sonora é definida necessária e suficiente^{mente} por três parâmetros (Nepomuceno, 1977): sua frequência (eventualmente com harmônicos), sua amplitude (ou "intensidade") e sua duração (número de ciclos em que se repete). Durante a emissão desta onda, cada parâmetro pode ser modificado de maneira independente dos outros. Assim o sinal acústico pode apresentar uma infinidade de combinações diferentes na sua estrutura física: uma organização temporal contínua ou em notas separadas, com frequências e amplitudes diversamente moduladas (Leroy, 1979).

São esses parâmetros físicos que fornecem a informação correspondendo à função biológica do sinal de comunicação sonora. Tomando em conta as capacidades de discriminação desses parâmetros, não há incompatibilidade entre o número mundial de espécies que usam sinais de comunicação sonora e o número de combinações de elementos de informação contidos num som de duração bastante curta. Assim, com a gravação de um pouco mais da metade das aproximadas 9.000 espécies de aves do mundo, verifica-se a especificidade estrutural dos cantos mesmo nos casos de semelhanças fortuitas. Para os sons breves, pelo contrário, o número de estruturas do sinal é limitado e as sobreposições entre espécies não podem por isso ser atribuídas a fenômenos de convergência.

A tecnologia moderna permite registrar, conservar, analisar e medir o sinal sonoro com toda a precisão desejável, tornando este tipo de comunicação animal um cam

II ENCONTRO NACIONAL DE ANILHADORES DE AVES
UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO

po de pesquisas em pleno desenvolvimento.

2. Neuro-Fisiologia da Comunicação Sonora

A emissão e recepção necessárias à comunicação sonora são feitas através de estruturas anatômicas especializadas, que devem ser co-evoluídas e que apareceram várias vezes e segundo diversas modalidades durante a evolução animal. O sistema desenvolvido pelas aves é formado por um emissor particular, a siringe, e o receptor comum aos vertebrados, o ouvido. A informação assim transmitida é analisada no cérebro. Para uma avaliação etológica do sinal sonoro, é preciso conhecer essas etapas da comunicação do ponto de vista funcional.

a) Emissor

O órgão emissor das aves é a siringe, particular a esta classe. O som emitido é diretamente determinado pelos movimentos da membrana tympaniformis interna que regula o fluxo de ar saindo de cada pulmão: o som sendo, fisicamente, uma variação de pressão-velocidade de um fluido, a onda sonora é a própria representação desses movimentos na siringe. A ave controla o som emitido, eventualmente de maneira independente entre os dois lados desta estrutura simétrica (Greenewalt, 1968 e Vielliard, 1986), através do fluxo do ar expirado, da pressão externa do ar do saccus clavicularis e da tensão muscular sobre a membrana. A musculatura da siringe (musculifracheo-bronchiales) mostra graus de complexidade crescente na evolução da Classe Aves, sem que isto, nem outras variações na estrutura da

II ENCONTRO NACIONAL DE ANILHADORES DE AVES
UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO

siringe, influencie a qualidade dos sons produzidos.

b) Receptor

O ouvido, órgão de recepção acústica dos Anfíbios, Aves e Mamíferos, é uma estrutura que somente transmite a onda sonora até a membrana de Reissner. A mecânica da cóclea, ainda que mais complexa e mal elucidada, parece equivalente à vibração de uma placa (Leipp, 1980). A física mostra que a excitação periódica, seja pela onda sonora, de uma placa, seja a membrana tectoriana, induz determinadas deformações desta placa. São estas deformações que são captadas pelos receptores nervosos ou células de Corti. O nervo auditivo transmite, então, uma "imagem" global do som na forma de um código digital.

c) Percepção Cerebral

O influxo nervoso projetado no cérebro não corresponde à análise dos parâmetros do som, mas sim à codificação das deformações geradas pela onda sonora na cóclea. Esta transformação qualitativa do fenômeno sonoro implica em identificação não analítica: os três parâmetros físicos de um som estão combinados num código único. Isto explica certas anomalias da percepção sonora, por exemplo: a variação da amplitude de um som contínuo de frequência fixa pode ser percebida como variação de frequência; a inversão de fase dos harmônicos não é percebida, apesar da modificação da forma de onda; a duração inferior ao tempo de discriminação pode influir na percepção da frequência, etc ...

De maneira geral, as aves mostram comportamentos estereotipados, em seqüências às vezes complexas mas fixadas e sem recombinações, enquanto os mamíferos têm capacidades de integrar diversas motivações. Por exemplo, uma ave pode emitir um grito composto de dois elementos funcionalmente diferentes quando ela passa de uma motivação a outra durante uma seqüência comportamental ou quando ela é submetida a dois estímulos, mas um mamífero usa normalmente um leque contínuo de recombinações entre eventualmente três ou mais sinais sonoros de comunicação. Os mecanismos cerebrais que elaboram as respostas comportamentais parecem até ter evoluído segundo duas linhas incompatíveis: fixação de circuitos determinados em Aves, integração flexível de circuitos interligados em mamíferos. Todavia, a capacidade de recombinações dos sinais de comunicação depende também do grau de sociabilidade da espécie, e o caso do Anu-branco Guira guira mostra (Fandiño-Mariño, 1986) que o repertório resultante assemelha-se estrutural e funcionalmente ao de Primatas sociais.

3. Funções Biológicas

As aves podem usar sons para diversas funções, tais como alerta contra predador, localização dos filhotes, etc. Os comportamentos onde os sinais sonoros são geralmente muito usados são a defesa territorial e o acasalamento; no início e muitas vezes durante essas duas seqüências comportamentais complexas, é emitido na maioria dos casos um som complexo, específico e, em certas espécies,

II ENCONTRO NACIONAL DE ANILHADORES DE AVES
UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO

harmonioso, que corresponde ao conceito popular de canto. Procurando dar uma definição mais rigorosa a este sinal so noro, chegamos à conclusão que ele não pode ser associado a esses comportamentos, mas sim caracterizado por sua fun ção biol ógica primord ial: o reconhecimento específico.

O reconhecimento específico dos indivíduos de uma dada espécie entre si tem um papel fundamental, tanto para a evolução das espécies, como para o funcionamento dos ecos sistemas. Aliás, esta função é indispensável à própria so breviv ência das espécies. A informação necessária para esta função biológica é fornecida por sinais físico-quími cos, que são acústicos na maioria das espécies de aves. Assim, podemos definir o canto como o sinal de comunicação sonora que contém a informação de reconhecimento específi co. Reconhecendo esta função, fica óbvio que as outras funções de defesa territorial e de formação do par são subsequentes ao reconhecimento específico, integrando no vas informações e novos sinais de comunicação.

A confusão das funções atribuídas ao canto vem de que muitas espécies continuam usando este mesmo sinal du rante pelo menos as primeiras fases da defesa territorial ou da corte. Mas também existem muitos casos onde o sinal é modificado, particularmente no encontro territorial quan do passa a ser emitido um dito "canto de briga". O ponto importante do nosso raciocínio é que o canto como definido agora é necessário mas não é suficiente em si para desen vol ver as funções biológicas de territorialidade e de aca salamento, que somente podem ser cumpridas com a interven

II ENCONTRO NACIONAL DE ANILHADORES DE AVES
UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO

ção de outros sinais.

O problema então é de identificar a função do sinal: uma definição não é uma identificação e, de fato, não é sempre fácil reconhecer qual é o canto funcional no repertório sonoro de certas espécies; por exemplo, em diversas espécies de pica-paus (família Picidae), o sinal que corresponde ao canto é uma batida do bico com determinado ritmo, a "tamborilada". Cuidado deve ser totomado também pelo fato que um grito pode ter características particulares à dada espécie, sem ter função de reconhecimento específico. Felizmente, todavia, pode-se verificar a função do canto por observação in natura e por experiências. O canto é usado nas condições naturais para marcação territorial e atração sexual. Que ele tem, sem interferência de outro sinal, valor de reconhecimento específico, é evidente para as espécies que mantêm, assim, territórios grandes ou em vegetação fechada onde a comunicação visual é impedida. Isto pode ser verificado também experimentalmente eliminando sinais que não sejam sonoros, especialmente pela técnica do "play-back", observando a reação dos individuos ao tocar-se uma gravação.

Em quase todas as espécies de Aves existe um sinal sonoro, que aqui chamamos por definição, de canto, o qual provoca reações específicas. Poder-se-ia argumentar que a função do canto não é unicamente nem exatamente de permitir reconhecimento específico. De fato, observa-se que o canto é seguido de maneira natural por comportamentos de defesa territorial ou, mais raramente, de atração

II ENCONTRO NACIONAL DE ANILHADORES DE AVES
UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO

sexual. Mas a observação detalhada desses comportamentos mostra que eles não são a resposta direta a canto e que eles devem ser considerados como novas sequências comportamentais, com troca de novos sinais. Esses novos sinais trazem informações necessárias para determinar uma nova sequência comportamental que pode ser concluída por briga, fuga, corte, etc..., incluindo comunicação visual além de sons geralmente diferentes do canto ("canto" de briga, "canto" de corte, gritos). Seria então falso atribuir ao canto as funções dos comportamentos que seguem o reconhecimento específico, mas por outro lado poder-se-ia imaginar que o reconhecimento pelo canto não é rigorosamente específico, uma vez que ele é complementado pelos sinais dos comportamentos ulteriores. Na verdade, as experiências de "play-back" mostram que o indivíduo testado procura um contato visual e que, na ausência de novos sinais, sua reação pode diminuir, especialmente se o canto emitido tem certas das suas características modificadas. Mas também, com um indivíduo em estado reprodutivo ativo e com a gravação adequada, o "play-back" provoca uma reação automática, geralmente sem habituação sensível, e até com início dos comportamentos de briga ou corte. Por outro lado, as experiências de "play-back" cruzado entre duas espécies diferentes, mesmo sendo morfologicamente crípticas ou ecologicamente relacionadas, mostram a ausência de reação ao canto da outra espécie, podendo, somente quando por razão evolutiva ou fortuita os cantos tem características próximas, se observar uma reação inicial fraca e não reproduzível.

II. OS DIVERSOS PADRÕES DE CANTO

O canto assim definido como sinal acústico de re conhecimento específico tem um papel bem determinado na co munição sonora e uma função biológica fundamental. Nessa análise referimo-nos exclusivamente a este sinal, sem con siderar os casos onde sua função é reduzida pela preponde rância de sinais visuais ou interações sociais em certas espécies que vivem em condições expostas ou em grupos gre gários.

Sendo então o veículo de uma informação específi ca, o canto segue uma evolução filogenética e, por isso, tem sido usado cada vez mais para avaliar as relações evo lutivas entre populações ou espécies afins. Os parâmetros do canto evoluíram também sob a pressão evolutiva do an biente e nossas pesquisas em andamento revelam uma adapta ção ecológica em relação a certas condições de propagação, para que a informação seja efetivamente transmitida. Enfim, o canto que é um sinal com boa capacidade informativa, po de ser aproveitado para dar uma informação complementar so bre a identidade populacional e até individual.

Assim o canto está submetido à três linhas de evo lução: filética, adaptativa e comportamental. Além dis to, devendo ser transmitido de geração em geração, o canto passa por uma ontogênese que pode ter diversas modalidades. São poucas as espécies nas quais foi estudada a ontogênese do canto, mas duas modalidades foram bem estabelecidas e aqui apresentamos uma terceira ainda não interpretada.

II ENCONTRO NACIONAL DE ANILHADORES DE AVES
UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO

A ontogênese é a mesma dentro de uma espécie, mas pode ser diferente entre espécies da mesma família. Parecendo então não ter significado evolutivo, a modalidade da ontogênese determina as possibilidades evolutivas do canto a tal ponto que achamos conveniente definir padrões de canto que correspondem a características funcionais coerentes.

1. O Padrão de "Canto Genético"

Experiências de criação em isolamento acústico ou mesmo de hibridização comprovaram que o canto pode ser inteiramente determinado geneticamente. Este é o caso de diversas pombas e rolinhas e provavelmente de toda a família Columbidae, bem como dos Tinamidae (nhambus) e, talvez, da grande maioria das Aves não Passeriformes. Os cantos inatos mostram geralmente uma estrutura simples, com seus parâmetros físicos funcionais estreitamente determinados. Tal determinismo rigoroso é indispensável num sinal simples onde a informação é reduzida e pouco redundante, mas isto não é necessariamente sempre o caso dos cantos inatos.

Teoricamente, o canto determinado geneticamente pode variar segundo os mecanismos genéticos de polimorfismo e deriva. Geralmente, a função do sinal opera uma seleção total contra possíveis variações genéticas e o canto permanece rigorosamente igual entre todos os indivíduos da especie. Isto pode ser noticiado para espécies de ampla distribuição, sendo ainda mais notável por se tratar em geral de sons simples e pouco diferentes entre espécies afins. A

família Columbidae fornece bons exemplos deste padrão e as espécies brasileiras parecem segui-lo, em particular as espécies de rolinhas do gênero Columbina, cujos cantos mostram pequenas mas constantes diferenças entre elas, e as de pombas, que podem ter, como Columba plumbea, cantos fixados de dois tipos.

Faltam experiências para comprovar esta ontogênese presumida em muitas aves brasileiras, mas alguns casos de hibridização trazem informações preliminares. A família Tinamidae, neotropical, mostra todas as características de um canto determinado geneticamente. Isto parece válido mesmo para as espécies onde se conhece cantos diferentes entre os sexos: um híbrido $\frac{\sigma}{\tau}$ de Crypturellus obsoletus X C. tataupa emitia alternadamente o canto das fêmeas das duas espécies. Pelos poucos casos estudados no mundo, até hoje, parecia ser uma regra que o híbrido entre espécies com canto geneticamente determinado emitia um som de estrutura mista, logicamente não funcional — o caso dos Tinamidae merece ser estudado experimentalmente.

Um outro aspecto que precisa ser pesquisado é uma aparente interferência do aprendizado no canto inatamente funcional de certas espécies. Assim, segundo os criadores, certas espécies de nhambus (Crypturellus spp.) cantam "feio" se não ouvirem um modelo: a qualidade tonal do canto deveria ser ajustada por aprendizagem, mesmo que não impeça a funcionalidade do canto. Esse fenômeno talvez seja bastante difundido e responsável pelas dificuldades de distinção entre inato e aprendizado na comunicação sono

ra específica.

Por outro lado, muitos exemplos fora da região neotropical reforçam o conceito de uma determinação basicamente genética do canto, com mínima variação entre populações isoladas. Um exemplo neotropical bem recente e demonstrativo é fornecido pelos Tico-tico-reis cuja população do Nordeste brasileiro é considerada como espécie própria, Coryphospingus pileatus, por ter uma coloração diferente da de C. cucullatus. A população "pileatus" esteve geograficamente isolada o tempo suficiente para sofrer uma nítida evolução morfológica, mas ela voltou a ter hoje uma zona de contato com C. cucullatus, onde a hibridização é geral. Os Tico-tico-reis se comportam então como uma única espécie biológica. Seu canto, de padrão simples e determinado, continua igual entre as populações puras (bem como na população híbrida), apesar de uma certa variação individual, que sugere uma participação do aprendizado.

A própria função de reconhecimento específico cumprida pelo canto deve exercer uma forte pressão conservadora sobre o padrão determinado geneticamente, especialmente quando, além do isolamento reprodutivo de suas populações, uma espécie mostra capacidades individuais de variação. A importância oculta de um ajustamento adquirido em cantos determinados geneticamente é também sugerida por um caso extremamente original de hibridização entre duas espécies brasileiras bem distintas da família neotropical Pipridae. O estudo bio-acústico de um híbrido natural Chiroxiphia caudata X Antilophia galeata evidenciou um repertório am

plo de sons mistos; essa variabilidade sugere que as vocalizações das espécies parentais devem sua estreita estereotípia em parte ao ajustamento com o modelo específico, que obviamente faltava para o híbrido.

Na prática, os cantos basicamente genéticos mostram uma variação individual e populacional extremamente limitada, mesmo entre populações isoladas por milhares de gerações tanto no caso de raças selecionadas, como em condições de alopatria natural. A evolução filogenética é geralmente bem aparente, mas o conservatismo não impede uma evolução adaptativa da qual mostramos um exemplo justamente em espécies de Tinamidae. Enfim, a distinção com a modalidade seguinte é delicada, uma vez que um canto genético pode sofrer uma certa influência do modelo apresentado, mesmo se em condições naturais isto reforça a conservação do padrão genético.

2. O Padrão do "Canto Aprendido"

a. Ontogênese

A outra modalidade comprovada de ontogênese do canto se faz por aprendizagem. Na realidade, uma parte das características do canto é determinada geneticamente e a aprendizagem consiste em moldar este padrão a um modelo. Este modelo deve ter determinadas características e a fase de aprendizagem está limitada no tempo, geralmente com um período de receptividade no primeiro mês de vida e um período de treino e ajustamento no início da primeira reprodução. Assim, mesmo sendo possível aprender artifi

II ENCONTRO NACIONAL DE ANILHADORES DE AVES
UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO

cialmente outros sons, é o canto específico que será adquirido nas condições naturais. A diferença básica com a modalidade de determinação genética é que neste caso o canto desenvolvido na ausência do modelo específico não será funcional. Mas vale a pena salientar que neste exemplo clássico do aprendizado, todas as condições de aprendizagem (estrutura básica do canto, padrão do modelo, período de sensibilidade) são determinadas geneticamente. A aprendizagem assim controlada permite a transmissão de geração em geração dos parâmetros específicos junto com outros parâmetros menos fixados. Na prática, isto se manifesta por variações populacionais ou dialetos e permite também, de uma maneira não esclarecida, variações individuais. Essas variações têm função de reconhecimento individual, com seus parâmetros geralmente localizados num segmento do canto. A aprendizagem do canto foi estudada experimentalmente em algumas espécies de Passeriformes Oscines com cantos complexos, mas esta ontogênese nem é a regra para essas aves, nem é necessariamente ausente entre as outras espécies. Infelizmente o teste de funcionalidade do canto desenvolvido em isolamento acústico não pode ser realizado facilmente para um grande número de espécies, porém, exemplos escolhidos segundo os tipos de variações naturais são necessários para verificar as correlações sugeridas pelos dados agora disponíveis.

b. Variação Populacional

No caso mais típico, como no Tico-tico Zonotrichia

capensis, a eventual variação do canto se manifesta somente numa parte, geralmente o fim, da estrofe e segue uma distribuição geográfica que não acompanha as variações morfológicas. Que este padrão corresponde a cantos que requerem uma aprendizagem para serem funcionais, foi mostrado em algumas espécies, inclusive representantes neárticos de Zonotrichia. Para essas espécies, a função de reconhecimento específico está combinada a um reconhecimento populacional e esta associação parece obrigatória, determinando estratégias particulares na dinâmica populacional. As populações brasileiras de Z. capensis fornecem um exemplo de canto onde essas duas funções são representadas por segmentos distintos do sinal: a parte fixa permite o reconhecimento específico entre as populações acústicas e a parte variável corresponde aos dialetos geográficos. O dialeto é determinado por aprendizagem, segundo certas normas fixadas geneticamente. Um indivíduo pode aprender mais de um dialeto e não é raro encontrar, nas regiões de contato entre dois dialetos, cantores que passam espontaneamente de um ao outro.

As modalidades de repartição no sinal das funções de reconhecimento específico e populacional são variadas. A atribuição de uma ou outra função aos diversos elementos do canto não é sempre óbvia, mas pode geralmente ser testada pela reação ao "play-back" de gravações artificialmente cortadas e montadas. Em certas espécies, até a posição dos elementos na sequência temporal do canto pode ter um valor informativo. O caso mais complexo é revelado pelo

Bigodinho Sporophila lineola. A paleobiogeografia desta espécie é similar à de Coryphospingus, com uma população que ficou isolada no Nordeste brasileiro, só que a morfologia não se diferenciou, mas sim o canto, que tem todas as características de ser determinado por aprendizagem. O canto da população nordestina tem uma estrutura tão diferente do das outras populações que esta foi considerada possivelmente como uma espécie críptica. Na verdade não existe um elemento igual entre os dois cantos. Apesar disto, experiências recentes de "play-back" cruzado mostraram uma reação específica ao canto alienígena. A reação de defesa territorial induzida neste caso, é bem mais forte do que com o canto indígena: isto corresponde a uma rejeição comprovada, em outras espécies, como sendo maior em relação a indivíduos de outras populações acústicas. Assim, a função de reconhecimento populacional dos dialetos pode ser evidenciada experimentalmente e tudo indica que o canto bem particular do Bigodinho nordestino é um mero dialeto, aliás perfeitamente funcional. Uma informação complementar é fornecida pelos passarínheiros de Minas Gerais, que registraram nesses últimos anos a expansão, para o Norte, do canto do tipo "normal": parece ter ocorrido uma junção das duas populações seguida do desaparecimento do dialeto nordestino, talvez pela dominância do modelo de canto "normal" durante a aprendizagem. De toda maneira, o Bigodinho faz lembrar que a identificação do sinal sonoro é feita não pela análise dos parâmetros físicos, que não tem nada rigorosamente em comum entre os dois dialetos ,

mas sim pela comparação do código induzido por esses parâmetros.

c. Características

Aprendido, mas segundo normas determinadas geneticamente, o canto deste padrão mostra uma boa flexibilidade que introduz uma maior capacidade de reconhecimento. Este enriquecimento informativo traz também sua contra-parte: o canto mais complexo tem mais riscos de perder a informação específica e isto representa uma limitação à evolução deste padrão. Paradoxalmente, sua flexibilidade não melhora nitidamente sua evolução adaptativa, nem mascara automaticamente sua evolução filogenética. De fato, o canto aprendido continua a ter como função fundamental o reconhecimento específico e não é usado para desenvolver a transmissão de informações comportamentais: isto se faz pela ampliação do repertório de gritos e se desenvolve num contexto de interações sociais pelo aparecimento da capacidade de combinação desses sinais.

3. O Padrão de "Canto Polimórfico"

Certamente falta um melhor conhecimento do canto do Tiziu e da Cigarinha, expostos aqui numa sequência de fenômenos de complexidade crescente, para caracterizar o presente padrão. Sobretudo, as modalidades de ontogênese parecem misteriosas. Mas, outros novos exemplos (Vielliard, 1983) desta vez entre Trochilidae (beija-flores), mostram a realidade deste mecanismo. Mesmo que identificado ainda

em pouquíssimas espécies, aliás por enquanto todas brasi
leiras, este mecanismo parece equivalente aos dois anteriores,
abrindo desta vez a capacidade ao reconhecimento individual,
enquanto o canto genético insiste no reconhecimento
específico e o canto aprendido permite o reconhecimento
populacional. Se existe uma certa lógica então na existência
de um padrão de canto "individual", infelizmente não
existe uma terceira modalidade de ontogênese, mas nada impe
de uma recombinação particular de determinismo genético
e de aprendizagem. Pode-se imaginar uma base genética basta
tante polimórfica para fornecer um bom número de recombinações
de sinais complexos, na forma de esboços que iriam adquirir
sua plena funcionalidade num mecanismo de aprendizagem
limitado onde o ajustamento final do sinal seria obtido
através de uma auto-aprendizagem por feed-back. Toda
via, sendo no momento essas considerações puramente especu
lativas, o caso do canto "individual" será apresentado
no contexto do polimorfismo no qual se manifesta o canto
de diversas aves.

a. Variação Individual

Nem o dialeto de uma população, nem o canto determi
nado geneticamente são sinais fisicamente tão fixos que
impeçam qualquer padrão de variabilidade individual. De
fato, experiências de "play-back" indicaram em diversas espé
cies a possibilidade de um indivíduo, defendendo um terri
tório, reconhecer os seus vizinhos coespecíficos através
do canto. Isto parece corresponder meramente ao aproveitame

mento eventual das informações destinadas ao reconhecimento específico e populacional, mas algumas espécies de Aves desenvolveram sinais de comunicação sonora com função de reconhecimento individual.

O reconhecimento acústico individual foi descoberto em espécies que nidificam em colônias densas sem sinais suficientes de localização visual, como as de certas aves marinhas, especialmente da família Laridae. Neste caso, a função de reconhecimento individual pode ser combinada com outra, tal como a função de incitação à alimentação no grito de chamado dos filhotes de Trinta-réis (Sterna spp.). Esta função serve também para identificação do conjugue ou entre indivíduos de sociedades organizadas (por exemplo, entre comunidades de japins, Cacicus spp.). Nestes casos, a informação é trazida pela estrutura harmônica, variável, do som. Na maioria dos casos, sinais visuais podem desenvolver, conjuntamente ou sozinhos, essa função, especialmente quando o reconhecimento, se ainda existe, parece limitado ao parceiro sexual.

As funções ainda muito controvertidas e provavelmente diversas, do canto em dueto podem envolver reconhecimento individual. A elaboração de uma rigorosa sincronização entre os parceiros faz do dueto um fator de coesão do par, mas seu uso para reconhecimento individual parece estabelecido somente em pinguins (Spheniscidae) que procuram, assim, seus conjugues na multidão dos indivíduos reunidos durante a incubação. Curiosamente, cantos em dueto existem quase que exclusivamente em aves tropicais, com uma

repartição extremamente variada entre espécies das mais diversas famílias. O dueto pode ser a forma normal, quase obrigatória, de cantar ou ser usado só ocasionalmente. A participação de cada sexo e a organização temporal são também das mais variáveis, sugerindo uma evolução deste comportamento durante ou depois da diferenciação específica. O fato do dueto existir tanto em espécies de ambiente aberto como fechado impede correlacionar seu aparecimento às dificuldades de comunicação visual entre o casal; aliás, mesmo entre as espécies que vivem em vegetação densa; certas delas cantam em dueto somente quando os conjugues estão juntos. Também, algumas experiências de "play-back" de uma só das duas partes chegaram a elicitar respostas sincronizadas de um indivíduo diferente.

Quanto ao canto, somente poucas espécies mostram uma estrutura que varia amplamente, como os dialetos populacionais conhecidos em outras espécies, mas segundo um padrão individual e não geográfico que parece corresponder a uma função de reconhecimento individual, associada à função específica do canto. Nenhum caso foi ainda pesquisado e, aliás, pouquíssimos foram descritos. Acabamos de descobrir este padrão de variação dos sinais de comunicação sonora específica em dois fringilídeos brasileiros, o Tiziu Volatinia jacarina e a Cigarinha Haplospiza unicolor: as variações do canto chegam a ser tão complexas como os dois dialetos de Sporophila lineola, mas também sem que seja perdida a função de reconhecimento específico. Os tipos de canto mais diferentes são encontrados entre vizinhos ,

enquanto tipos mais semelhantes aparecem entre regiões dís
tantes; enfim, a precisão extrema com a qual cada indiví
duo repete seu canto reforça este padrão de variação. Foram
encontrados na natureza jovens com o canto ainda não fixa
do, o que prova a necessidade de uma fase de aprendizagem,
mas suas condições são desconhecidas. A ontogênese destes
cantos deve seguir mecanismos um tanto diferentes dos que
estabelecem dialetos, já que a repartição espacial da varia
ção é inversa. Aliás, é difícil imaginar como pode ser
mantida a extrema diversidade de um sinal adquirido entre
vizinhos, sem intervenção de outros mecanismos, especialmen
te do comportamento de dispersão.

b. Versatilidade

Em muitas aves, o canto não é uma única estrutu
ra sonora com variações regionais e individuais, mas consis
te numa organização variável de sons diversos. As caracte
rísticas desses elementos sonoros e sua sequência parecem
determinadas o bastante para cumprir a função de reconheci
mento específico. Certas espécies, particularmente entre
as famílias Troglodytidae (corruiras) e Turdidae (sabiãs),
parecem chegar ao limite mínimo de diferenças específicas ,
com a informação útil reduzida a uma única constante, como
o rítmo das notas ou a estrutura harmônica de uma delas.

Com esses cantos, onde até várias centenas de no
tas diferentes são agrupadas em sequências variadas, a no
ção de variação populacional ou individual é mascarada pela
versatilidade intra-individual, mas não necessariamente in

validada. O grau de versatilidade, tanto maior quanto maior fôr o número de tipos de notas e menor as suas repetições, e a organização sequencial da emissão parecem ser características específicas e poderiam transmitir informações equivalentes às dos cantos simples. Contrariamente à impressão superficial, parece que esta versatilidade é regida de maneira estereotipada, mesmo que complexa.

c. Imitação

As imitações de outros sons, que podem ser identificados no canto de certas espécies de aves, não devem ser referidas ao fenômeno de mimetismo, apesar da confusão de palavras em inglês. Essas imitações não mostram nenhuma funcionalidade em relação às espécies imitadas ou seus predadores ou competidores; aliás, elas são emitidas no contexto da comunicação sonora intra-específica e faltam, assim, qualquer uma das funções inter-específicas que caracterizam o mimetismo.

Deixando de lado as imitações obtidas em cativeiro, para certas aves, as imitações naturais são encontradas no canto de diversas espécies segundo um padrão específico bem determinado. A proporção de notas imitadas, geralmente de maneira extremamente nítida, e suas sequências com as notas próprias da espécie formam um padrão específico. A faculdade imitadora, como a versatilidade, da qual ela poderia ser considerada uma manifestação particular, não mostra nenhuma evolução filogenética. Na fauna brasileira, podem ser citados como exemplos: a Gralha câ-cã

II ENCONTRO NACIONAL DE ANILHADORES DE AVES
UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO

Cyanocorax cyanopogon (família Corvidae) que produz imitações esparsas e geralmente extemporâneas, o Gaturamo verdadeiro Euphonia violacea (família Thraupidae) que intercala sua nota própria em sequências de imitações bastante repetidas, o Sabiã poliglota Turdus lawrenci (família Turdidae) cujo canto parece composto exclusivamente por sons imitados. Este último caso, que mostramos ser o campeão mundial da categoria, também pela alta duração de cada imitação e suas baixas recorrências, lança questão de como a espécie conseguiu manter a funcionalidade, que comprovamos no campo, deste canto (Vielliard, 1982).

CONCLUSÃO

Apesar da comunicação sonora específica em Aves continuar compatível com a noção de estereotípia etológica, deve-se reconhecer que os mecanismos funcionais deste comportamento atingem complexidades extremas e sugerem altas capacidades de identificação cerebral. Importante também para a interpretação dos comportamentos de aves é o reconhecimento da existência de mecanismos variados no seu desenvolvimento natural. A combinação eventual de um certo padrão de variação intra-individual, individual ou populacional, desenvolvido através de uma aprendizagem segundo determinadas condições, não deixa de interferir com a funcionalidade das sequências comportamentais de reconhecimento acústico específico. Apesar dessas exigências para sua avaliação e das incôgnitas dos mecanismos cerebrais en

II ENCONTRO NACIONAL DE ANILHADORES DE AVES
UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO

tre a recepção do sinal e a elaboração da resposta, a comunicação sonora específica em aves representa um comportamento privilegiado pela importância biológica da sua função, pela caracterização nítida da sua sequência e pela alta precisão de registro e medição do seu sinal.

BIBLIOGRAFIA

- Fandiño-Mariño (J.H.) 1986 - Análise da comunicação sonora no Anu-branco guira guira (Aves: Cuculidae), avaliações eco-etológicas e evolutivas. UNICAMP, Campinas.
- Greenewalt (C.H.) 1968 - Bird song: acoustics and physiology. 194 pp. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Leipp (E.) 1980 - Acoustique et musique. 352 pp. Masson, Paris.
- Leroy (Y.) 1979 - L'univers sonore animal. 350 pp. Gauthier-Villars, Paris.
- Nepomuceno (L.X.) 1977 - Acústica. 188 pp. Edgard Blücher, São Paulo.
- Vielliard (J.) 1982 - Brazilian Bird Song. XVIII Int. Ornith. Congr., Moscow.
- _____ 1983 - Catálogo sonográfico dos cantos e piados dos beija-flores do Brasil, I. Bol. Mus. Biol. M. Leitão, Biol. 58, 1-20.
- _____ 1986 - Emissão simultânea de dois sons independentes por beija-flores (Trochilidae). XIII Congr. Brasil. Zool. Cuiabá.