

A DIVERSIDADE DE SINAIS E SISTEMAS DE COMUNICAÇÃO SONORA NA FAUNA BRASILEIRA

Jacques M. E. Vielliard

UNICAMP

e-mail: jacques@unicamp.br

Resumo: O Brasil, como região tropical, apresenta não somente uma das maiores biodiversidade do mundo, mas também uma alta diversidade de processos evolutivos e adaptações ecológicas. Isto se traduz pela existência de uma variedade única de comportamentos de comunicação sonora entre os diversos grupos animais que usam sinais acústicos para trocar informações. Com exemplos provenientes do Arquivo Sonoro Neotropical da UNICAMP, a diversidade dos sistemas de comunicação sonora será ilustrada e interpretada de maneira global: dos grilos até as baleias, passando por aves e anfíbios, os sinais acústicos mostram uma variação extremamente ampla. Os sistemas de comunicação sonora são também muito diversos, mas parecem se organizar segundo duas tendências: o uso de sinais simplificados sem perda de suas funções biológicas, ou o aumento máximo da complexidade dos sinais para garantir uma troca mais individualizada das informações úteis para o sucesso da espécie.

1. INTRODUÇÃO

Todos os animais precisam se comunicar, ou seja trocar informações que permitem aos indivíduos se manter em vida e se reproduzir. Como qualquer sistema de comunicação, a comunicação animal exige, além de um emissor e de um receptor, um sinal que possa carregar a informação desejada e transmiti-la de maneira eficiente. Este sinal pode ser de natureza variada, principalmente químico, visual ou sonoro. A comunicação baseada na transmissão de um sinal sonoro é um caso particular e relativamente raro no reino animal.

A comunicação sonora apareceu em diversos grupos animais, principalmente insetos como grilos e cigarras e vertebrados anfíbios, aves e mamíferos, onde se desenvolveu a partir de estruturas variadas de emissão e recepção, mas evoluiu de forma a tirar o melhor proveito das propriedades físicas do sinal sonoro. Cada espécie apresenta um sistema próprio bem definido de comunicação sonora, que procura se adequar funcionalmente às necessidades específicas de trocas de informações e às exigências de propagação impostas pelo ambiente onde vive.

O processo evolutivo ao qual a comunicação sonora animal foi submetida, como qualquer função biológica, levou ao desenvolvimento de uma imensa diversidade de sinais e sistemas. Todavia, as pressões adaptativas são também extremamente fortes e algumas regras e tendências aparecem transgredindo as relações filogenéticas. Em termos práticos, isto se traduz pela observação de que espécies não aparentadas podem usar soluções semelhantes a partir de condições diversas. Nesta perspectiva, é de se esperar a existência subjacente de tendências evolutivas gerais.

Proponho aqui a hipótese de que a evolução da comunicação sonora animal seguiu duas linhas-mestre excludentes. As espécies que usam a comunicação através de sinais sonoros desenvolveram, independentemente de suas estruturas anatômicas e capacidades fisiológicas, sistemas procurando ser ou o mais simples e estereotipado possível, ou com a maior complexidade e variabilidade que possam gerenciar.

Usando exemplos da fauna brasileira analisados no Laboratório de Bioacústica que criei na UNICAMP junto com o Arquivo Sonoro Neotropical onde as gravações correspondentes estão depositadas (Ranft 2004), procurei ilustrar a diversidade dos sinais e sistemas de comunicação sonora animal, organizando os casos específicos segundo a progressão evolutiva que defendo.

2. A NATUREZA DO SINAL DE COMUNICAÇÃO

O sinal sonoro é usado por um número restrito de grupos animais. Seu uso apareceu várias vezes e de maneira independente, ou seja a partir de estruturas diferentes de um grupo para outro. Por exemplo, vários grupos de insetos emitem sons com estruturas funcionando segundo o princípio do reco-reco, mas cada um apresenta uma organização anatômica particular (ver exemplos em Leroy

1979). Mesmo nas três classes de vertebrados que baseiam sua comunicação no sinal sonoro, o órgão emissor é fundamentalmente diferente, tanto na sua derivação anatômica, quanto na sua fisiologia funcional, entre anfíbios, aves e mamíferos.

A escolha de um tipo de sinal de comunicação não impede o uso complementar e eventualmente até concomitante de um sinal de outra natureza. Nos vertebrados em geral e no Homem em particular é comum o uso integrado de sinais sonoros e visuais. Todavia, na grande maioria das espécies de anfíbios e aves a comunicação é essencialmente sonora. Isto ocorre também em alguns grupos de mamíferos como quirópteros e cetáceos, cujo modo de vida noturno ou aquático, respectivamente, impede a comunicação visual. Os outros mamíferos costumam misturar sinais sonoros e visuais e incorporar ainda o uso de sinais químicos graças ao olfato aguçado que desenvolveram.

Vale a pena notar que um fenômeno evolutivo bem conhecido, a regressão secundária ou seja a perda de uma qualidade adquirida na linhagem ancestral da espécie, bem documentada em relação a estruturas anatômicas, se manifesta também no sistema de comunicação. Espécies de grilos, cigarras e anfíbios perderam a capacidade de emitir sons que seus ancestrais tinham, porque seu modo de vida particular favoreceu outro meio de comunicação mais eficiente. Nas aves, um grupo que se caracteriza por uma estrutura única de emissão de som, a siringe, algumas espécies perderam o uso da comunicação sonora em favor da visual por viver em lugares abertos e precisar de um longo alcance que a propagação sonora não pode oferecer. É o caso da Ema *Rhea americana*, dos urubus (família Cathartidae) como o Urubu-rei *Sarcoramphus papa* e de certos pássaros como o Galito *Alectrurus tricolor*. Enquanto este último, que vive espalhado nos campos limpos de cerrado, sinaliza sua presença exibindo sua silhueta única num poleiro elevado, mas conserva uma siringe funcional e emite sons de alcance íntimo durante a corte, a Ema nasce emitindo pios de contato, que evitam que se perca no capinzal onde o pai guia a prole, mas sua siringe regride assim que cresce num tamanho suficiente para enxergar e se mostrar à longa distância. O caso mais avançado de perda da comunicação sonora é o dos urubus, que usam visualização a longa distância quando voam e são capazes de localizar pelo olfato as carniças das quais se alimentam; eles já nascem sem siringe.

3. AS ESTRATÉGIAS ALTERNATIVAS DE COMUNICAÇÃO SONORA

As duas estratégias básicas de comunicação sonora encontradas entre os animais são excludentes. A alternativa fica entre usar um sinal simples, mas totalmente previsível, ou ao contrário, um sinal complexo e sujeito a variações que o tornam mais ou menos imprevisível. Em ambos casos, o sinal precisa ser funcional, ou seja carregar, no mínimo, a informação que permite o reconhecimento específico. Este sinal é o que defini como “canto funcional” (Vielliard 1987), cuja estrutura precisa ser característica da espécie, ao contrário das outras vocalizações que cumprem várias outras funções, como alarme ou corte, após o reconhecimento específico ter sido feito. É sobre este canto funcional que as pressões evolutivas vão se manifestar.

Na estratégia do canto estereotipado, a estrutura sonora simples deve ser diferenciada da das outras espécies. Devido ao grande número de espécies existentes que dependem de sinais sonoros de comunicação e ao intervalo finito do espaço fisiologicamente funcional dos parâmetros acústicos, cada espécie deve manter uma estrutura rigorosamente definida do som que usa para seu reconhecimento específico. Essas estruturas sonoras são determinadas geneticamente, como se verifica criando filhotes em isolamento acústico: apesar de nunca ter ouvido a voz da espécie, eles são capazes, por um mecanismo ainda desconhecido, de produzir a estrutura exata do canto específico.

Os cantos determinados geneticamente são portanto reconhecidos por ser estereotipados. Isto se deve não somente à necessidade de manter cada espécie distinta, mas sobretudo ao fenômeno dito de contra-seleção: o indivíduo que desvia do padrão não será reconhecido como membro da espécie e, em consequência, acabará eliminado. Tal fenômeno produz um padrão típico de evolução do canto no tempo e no espaço: a eliminação dos desviantes faz com que ao longo das gerações a estrutura do canto se mantém extremamente fixa e isto aparece nos padrões de variação do canto entre populações distantes. Um exemplo é o do Pinto-do-mato *Formicarius colma*, da família Formicariidae, cuja distribuição geográfica vai do sul da Mata Atlântica até os confins da Mata Amazônica; por ser um pássaro florestal terrestre que pouco se desloca, ele não é capaz de manter contatos distantes, ainda menos entre a Mata Atlântica e a Amazônica, disjuntas há pelo menos 18.000 anos: são portanto dezenas de milhares de gerações que separam os cantores da Ilha do Cardoso (SP) dos de Humaitá do Moa (AC), mas suas vozes continuam extremamente semelhantes (Silva 1995), atestando a força da contra-seleção sobre a estrutura do canto geneticamente determinado.

A estratégia de desenvolver um sinal mais complexo e mais flexível requer um mecanismo ontogênico diametralmente diferente: a aprendizagem. A capacidade cerebral de aprender os sinais de comunicação apareceu, curiosamente, três vezes entre as aves e três vezes entre os mamíferos. Este fenômeno é bem estudado entre algumas espécies de pássaros canoros (a sub-ordem dos Passeriformes Oscines) que forneceram modelos importantes para a teoria do aprendizado (veja Kroodsma & Miller 1996, Marler 2004, Todt 2004). Dois outros grupos, não aparentados, de aves mostraram possuir a capacidade de aprendizagem, ainda que isto foi comprovado somente em poucas espécies de papagaios (Psittaciformes) e, mais recentemente (Jarvis *et al.* 2000), beija-flores (Trochiliformes). Entre os mamíferos com capacidades de aprendizagem dos sinais sonoros de comunicação, morcegos (Chiroptera), golfinhos e baleias (Cetacea) e macacos (Primata), os mecanismos de aprendizagem são bem documentados em algumas espécies de cetáceos e de primatas, mas a abordagem experimental fica restrita essencialmente aos primatas superiores.

A aprendizagem do canto faz com que possa se desenvolver uma certa variedade da estrutura do canto entre os indivíduos da espécie, sem perder todavia o código de reconhecimento específico. O desafio, portanto, é de conciliar a permanência de uma informação específica fixa com a introdução de variações populacionais e até individuais. Para descobrir, numa espécie de canto aprendido, quais são os parâmetros físicos que carregam este código específico é necessário testar a reação a sinais modificados; alterando a estrutura do canto parâmetro por parâmetro de maneira controlada, descobre-se quais características devem ser preservadas para que o sinal seja reconhecido pela espécie. Isto é feito de maneira experimental na natureza, observando a resposta de um macho territorial que normalmente reage de maneira agressiva à emissão do canto da espécie. Trata-se de um procedimento que exige um grande número de testes delicados e em condições bem definidas, algo difícil de realizar fora do laboratório. Por essa razão, poucas são as espécies de aves com canto aprendido cujos códigos de reconhecimento específico foram desvendados, mas os resultados obtidos até agora confirmam a impressão de que os parâmetros envolvidos são extremamente diversos de uma espécie para outra. Por exemplo, o Sabiá-laranjeira *Turdus rufiventris*, cujo canto apresenta diferenças individuais bem marcadas, se distingue dos outros sabiás sintópicos pelo ritmo de emissão das notas e o intervalo entre elas (Silva & Vielliard 1994), mas no caso do Pupa-pula assobiador *Basileuterus leucoblepharus*, que apresenta variações individuais, porém discretas na estrutura relativamente simples de seu canto, o que determina o reconhecimento específico é a razão da diminuição da frequência média entre notas consecutivas (Aubin *et al.* 2004).

Os cantos aprendidos permitem incorporar ao sinal de reconhecimento específico uma função de reconhecimento populacional ou individual. No primeiro caso, onde todos os cantores de uma determinada população compartilham uma estrutura bastante fixa de canto, as variações são geográficas e formam dialetos; isto deriva do processo de aprendizagem baseado na imitação de um modelo durante fases bem definidas da vida do filhote, como foi demonstrado no Tico-tico da Califórnia *Zonotrichia leucophrys* (Baptista 1975). Este processo de aprendizagem explica também os padrões de variações dialetais observados no nosso Tico-tico *Zonotrichia capensis* (Avelino & Vielliard 2004) e em várias outras espécies brasileiras de pássaros canoros (Passeriformes Oscines) como o Curió *Oryzoborus angolensis* ou o Bigodinho *Sporophila lineola*. Nesses casos, o canto é formado geralmente de uma frase dividida em várias partes, sugerindo uma certa distribuição das funções biológicas: por exemplo, a parte final do canto, que costuma ser mais variável, forneceria a informação de reconhecimento populacional, enquanto a parte central, mais fixa, corresponderia ao código específico. Todavia, a variação da estrutura do canto entre dialetos da mesma espécie chega ao ponto onde não se observa mais nenhuma estrutura comum, indicando que o reconhecimento específico, que pode ser facilmente comprovado por experiências de play-back cruzado entre populações distantes, se faz por atributos globais do canto e não por seus elementos discretos.

Os processos de aprendizagem que levam a um padrão de variação individual ainda não foram bem comprovados experimentalmente e devem ser múltiplos já que os padrões resultantes observados são diversos. Podem ser variações sutis em cima de uma estrutura simples e bastante constante, como em *Basileuterus leucoblepharus* (Aubin *et al.* 2004), ou diferenças estruturais afetando todos os elementos do canto e sua própria organização, como no caso de *Turdus rufiventris* (Silva 2001).

4. OS SINAIS SIMPLES E ESTEREOTIPADOS

O processo ontogênico baseado na determinação genética do canto permite desenvolver sistemas de comunicação cuja estratégia é de usar sinais os mais simples e estereotipados possíveis. O caso extremo é o do Pica-pau-rei *Campephilus robustus* e suas aloespécies, conhecidos pela batida dupla (“double-stroke”); trata-se de uma tamborilada aplicada pelo bico batendo

violentamente num tronco ou galho morto que serve de caixa de ressonância. A maioria das espécies de pica-paus (família Picidae) do mundo usa uma tamborilada como sinal sonoro de reconhecimento específico, ou seja “canto funcional” *sensu* Vielliard (1987), o código sendo o número, o ritmo e eventualmente a variação de amplitude da serie de batidas. As características acústicas dessas tamboriladas dependem das qualidades do substrato usado, a sonoridade da madeira escolhida para as batidas, e portanto não podem ser usadas para o reconhecimento específico. Desta maneira, as espécies de pica-paus que usam tamboriladas para se identificar dispõem de um número limitado de parâmetros para garantir esta função vital. Nesta situação a solução mais econômica é o sinal definido por um único intervalo entre duas batidas idênticas, o “double-stroke” do qual se apropriaram as espécies mais robustas. Verifiquei que o observador posicionado num território de *Campephilus robustus*, ao bater numa madeira ressonante duas vezes no ritmo adequado, virá surgir na sua direção o imponente macho deste pica-pau reagindo à invasão!

A comprovação do determinismo genético do canto pode ser obtida pela criação dos filhotes em isolamento acústico, algo relativamente fácil, mas que foi bem documentado apenas em poucas espécies, particularmente Tinamiformes (nhambus, macucos e aparentados) e Columbiformes (pombos, rolinhas e aparentados). Geralmente contenta-se com evidências indiretas, essencialmente a estereotipia do sinal, como nos Strigiformes (corujas, bacuraus e aparentados) e nos Passeriformes Suboscines (principalmente famílias Tyrannidae, Thamnophilidae, Furnariidae, Formicariidae e Rhinocryptidae). Na verdade, todas as aves atuais são consideradas pertencendo a este padrão de canto, com exceção daquelas com aprendizagem, mas tal generalização deve ser ponderada até maior comprovação. A descoberta recente da aprendizagem em beija-flores (Jarvis *et al.* 2000) evidencia o quanto nosso conhecimento das estratégias de comunicação nas aves é fragmentário, e não pode mascarar o fato que desconhecemos o processo ontogênico associado a esta faculdade de aprendizagem na imensa maioria das espécies; aliás, a variedade de sistemas de comunicação sonora observada entre espécies de beija-flores sugere que diversos processos ocorram neste grupo.

As estruturas sonoras usadas pelas espécies sem faculdade de aprendizagem precisam ser estereotipadas, mas nem sempre são simples. Observa-se em várias espécies, desde grilos e anfíbios até muitas aves, sinais múltiplos e complexos ainda que estereotipados. Isto parece corresponder, em parte, a necessidades impostas por uma organização social mais elaborada. Todavia, observa-se também uma tendência à simplificação da estrutura do sinal.

Fora as tamboriladas dos pica-paus, os cantos funcionais mais simples observados em aves são assobios puros sem modulações. O Macuco *Tinamus solitarius* e o Nhambu-preto *Crypturellus cinereus* emitem um único assobio, que funciona como sinal de reconhecimento específico; não tem duração bem definida e, portanto, a frequência representa o único parâmetro para codificar a identidade de cada espécie. Os caçadores descobriram faz tempo essas propriedades desses cantos estereotipados e usam pios para atrair as espécies imitadas. Assobios puros e sem modulação são usados também em duplas com intervalos fixos, aumentando um pouco a carga de informação, por exemplo na Rolinha-azul *Claravis pretiosa* ou no Caburezinho *Glaucidium minutissimum*. Esses sons apresentam uma estrutura temporal rudimentar e são bem adaptados à propagação em ambiente reverberante como a mata tropical. Eles também resultam de uma evolução filogenética como apareceu entre o Caburezinho da Mata Atlântica e suas aloespécies dos Andes e América Central de um lado, com canto assobiado simples, e o recém-descrito Caburezinho-da-Amazônia (e Mata Atlântica do Nordeste) *Glaucidium hardyi*, cujo canto em staccato revelou pertencer a uma linhagem distinta: trata-se de duas espécies cripticas, ou seja morfológicamente semelhantes mas filogeneticamente separadas (Vielliard 1989).

Apesar de geneticamente determinados, os sons emitidos por certas espécies mostram uma diversidade funcional e estrutural. No grilo *Endocous itatibensis* o sinal sonoro é produzido, como na maioria dos insetos à exceção das cigarras, por um tipo de reco-reco, o que limita as variações acústicas possíveis ao parâmetro de tempo, mas não impediu o desenvolvimento de seis padrões sonoros diferentes, cada um com uma função biológica determinada (Zefa & Vielliard 2001). Nos anfíbios o canto funcional (*sensu* Vielliard 1987) é geralmente constante para cada espécie, a não ser pequenas variações, principalmente na duração ou no número de elementos sonoros, dependendo de fatores comportamentais, mas algumas espécies apresentam variações na estrutura física de seu canto. É o caso da perereca *Hyla minuta*, cujo canto é uma serie curta de notas de três tipos; variando a combinação dessas notas, que parecem carregar informações distintas, seja de agressividade, seja de cortejo, a espécie é capaz de emitir mais de vinte frases diferentes conforme a situação (Haddad 1988).

No caso das aves, a complexidade do repertório vocal aumenta com o grau de socialização da espécie, pois à medida que se desenvolvem as interações sociais, crescem as necessidades de comunicação. Interessantemente, este fenômeno se observa tanto em espécies sem, quanto em espécies com capacidade de aprendizagem. Na primeira categoria figura o Anu-branco *Guira guira*, cujo repertório vocal é composto de 28 tipos de vocalizações, alguns com estrutura complexa e cada

um com uma função própria; o mais extraordinário é que essas aves bastante primitivas são capazes de produzir recombinações entre essas categorias de sinais, algo que se considerava exclusivo dos macacos (Fandiño-Mariño 1989). O mesmo se observa em algumas espécies com aprendizagem, como a Gralha-azul *Cyanocorax caeruleus*, que apresenta um repertório de 14 tipos de sinais sonoros bem definidos e diversos casos de recombinações (Anjos & Vielliard 1993).

5. OS SINAIS APRENDIDOS

A aprendizagem do canto, tal qual é conhecida até hoje entre as aves, se faz segundo um processo em três etapas: na primeira, enquanto o filhote está em contato com o pai e seus vizinhos, acontece a memorização dos sons que se encaixam no “template” ou modelo-padrão da espécie; na segunda, dita refratária, o filhote, já emancipado e submetido a outras experiências auditivas, não retém nada; na terceira, chamada de cristalização, que corresponde ao momento quando o jovem entra na maturidade sexual e vai tentar estabelecer um território e uma família, ele vai treinar a emissão do canto que memorizou na primeira fase e eventualmente ajustá-lo ao dialeto onde se estabeleceu, se for diferente do seu lugar de nascimento. Este modelo responde perfeitamente às observações feitas com esses pássaros canoros que apresentam dialetos regionais bem definidos. Desvios acontecem quando um cantor se desloca ou fez sua aprendizagem numa zona de contato entre dois dialetos: um cantor pode aprender e usar dois dialetos. Todavia, as formas dialetais observadas sempre vem de um modelo prévio, dando uma boa estabilidade a esses dialetos.

O desenvolvimento de dialetos regionais, mais ou menos restritos em tamanho, introduz somente uma variável suplementar em relação ao canto estereotipado: o reconhecimento populacional, além do específico. Isto fornece uma grande vantagem para o cantor que precisa demarcar seu território: ele reservará o máximo de suas energias para responder a um cantor de outro dialeto, identificado assim como invasor. Todavia, somente um sistema de reconhecimento individual irá evitar brigas repetitivas entre vizinhos; mas, mesmo num sistema dialetal, um cantor pode rapidamente identificar seus vizinhos pela posição espacial e talvez alguma outra particularidade, economizando energia uma vez que os limites territoriais respectivos foram estabelecidos.

Para aumentar a carga informática do canto, algumas espécies de aves desenvolveram mais de um tipo individual de canto. Cada tipo de canto corresponde a um canto funcional, com suas variações geográficas, mas parece que a cada um desses tipos de canto corresponde um contexto comportamental particular. Desta maneira a espécie poderá transmitir, além da sua identificação específica e populacional, uma informação sobre seu estado comportamental e fisiológico. Parece que a frequência de cada tipo de canto varia ao longo do ciclo biológico, indicando particularmente a receptividade sexual do indivíduo, e também conforme seu estado fisiológico, notadamente seu grau de agressividade territorial. Esta estratégia de comunicação é conhecida em espécies de algumas famílias de Oscines, geralmente com somente dois tipos de canto. O exemplo observado com o maior número de tipos de cantos é o do Pitiguari *Cyclarhis gujanensis*: o macho tem 7 tipos diferentes de canto e a fêmea um (Lima 1997).

No caso das espécies, que descobrimos serem cada vez mais comuns que se pensava, com variação individual do canto, o processo de aprendizagem por imitação de um modelo não explica a realidade observada, notadamente o fato de que dois vizinhos não compartilham estruturas sonoras. Deve existir portanto um fator de inovação individual, ainda que dentro de certos limites dos parâmetros físicos e preservando o código de reconhecimento específico.

6. O CANTO INDIVIDUAL

O caso extremo de variação do canto funcional é quando cada cantor da espécie emite, sem perder o código de reconhecimento específico, uma estrutura peculiar deste sinal de comunicação. Esta variação individual, que pode ser facilmente comprovada pela observação atenta do canto emitido por vizinhos da mesma espécie, se dá de diversas maneiras: estruturas sonoras globalmente diversas, elementos sonoros compartilhados mas emitidos de maneira diferente, elementos sonoros diferentes e emitidos numa seqüência própria, imitações diversas sem seqüência definida. Essas categorias não são estanques e indivíduos de uma mesma espécie podem se encaixar em categorias diferentes. Para ser mais objetivo, apresentarei a seguir alguns casos da fauna brasileira que ilustram diversas situações de variações individuais. Vale lembrar, antes de analisar esses casos, que o reconhecimento individual providencia uma enorme vantagem, principalmente evitando a repetição de conflitos previamente resolvidos e talvez também fornecendo informações pouco desgastantes mas úteis para a seleção sexual.

No caso do Tiziu *Volatinia jacarina* observa-se uma extrema variação inter-individual na estrutura física do canto (Fandiño-Mariño & Vielliard 2004): cada cantor repete com precisão extraordinária todos os detalhes extremamente complexos deste canto que dura em torno de meio segundo, mas não se encontra duas estruturas idênticas entre indivíduos diferentes, vizinhos ou não. Existe, para manter o reconhecimento específico, que o observador percebe pela constante onomatopéica “tiziu”, um envelope melódico e temporal bem definida do sinal. Dentro deste envelope, o sinal, apesar de breve e contínuo, é composto de diversos blocos, cada um com suas características básicas, mas também com um amplo leque de diferenciações. Isto permite um número extremamente elevado de combinações sem perder o padrão específico. O sistema de comunicação do Tiziu foi descoberto por acaso recentemente e ainda não está totalmente desvendado, mas indica a existência de um processo ontogênico peculiar.

Uma outra maneira de obter um canto individual é variando a seqüência dos elementos sonoros, ou notas. Observei isto no canto de beija-flores dos gêneros *Colibri* e *Augastes*, que emitem uma série de quatro a seis tipos de notas em seqüências relativamente bem definidas por indivíduo, mas bem diferentes entre eles (Vielliard 1983). A estrutura dos tipos de notas pode ser aprendida por imitação de um modelo, pois observei dois vizinhos de *Colibri serrirostris* emitindo os mesmos tipos de notas, que devem ter aprendido portanto do mesmo tutor, mas segundo seqüências diferentes (Vielliard 1983). É necessário criar esses beija-flores em condições controladas para se descobrir como os filhotes adquirem seu canto; parece que as estruturas são aprendidas por imitação, mas que o sequenciamento da emissão segue outra regra individual. Seria portanto um processo inédito de aprendizagem e ontogenia comportamental.

Nos sabiás do gênero *Turdus*, a variação individual afeta tanto a estrutura das unidades sonoras, quanto sua seqüência de emissão. Isto foi bem documentado no Sabiá-laranjeira *Turdus rufiventris* (Silva 2001), que era dado por apresentar variações regionais, mas tem um canto estritamente individual. O canto é feito de uma seqüência de notas discretas emitidas numa seqüência individualmente definida, mas não totalmente previsível em geral. Cada indivíduo tem em média uma dúzia de tipos de notas, que não compartilha com nenhum vizinho. Este tipo de canto, além de ser individual, é chamado também de versátil porque, em certos cantores pelo menos, a seqüência das notas não é fixa: após a nota de tipo A pode aparecer tanto uma nota B, quanto uma nota X ou ainda outra nota qualquer e até a repetição da nota A; quando a nota A aparece de novo, a incerteza da emissão seguinte continua. Isto é o chamado canto versátil que aparenta ser caótico.

Outra forma de canto considerado versátil é composta de centenas de elementos distintos no repertório de cada indivíduo. É o caso do Rouxinol europeu *Luscinia philomelos*, assim como algumas outras espécies parentes (sub-família Turdinae, como os sabiás), que chega a ter 600 frases memorizadas e emitidas numa seqüência que parece aleatória. Este tipo de canto se encontra também em espécies de corruiras (Troglodytinae), notadamente a Corruira-do-brejo *Cistothorus platensis*, que além de memorizar até mais de 300 frases diferentes é capaz de responder imediatamente ao cantor vizinho com a frase mais semelhante de seu repertório. Este fenômeno é chamado de “song-matching” e acontece com maior intensidade nas populações mais sedentárias, ou seja nos trópicos (Kroodsma *et al.* 1999).

Mais difícil de encaixar numa categoria, porque parece ser único, é o canto da Baleia-jubarte *Megaptera novaeangliae*. Cada população apresenta um dialeto, que pode mudar ao longo do tempo. O canto é formado por uma série extremamente longa de emissões discretas de notas segundo uma seqüência determinada em parte. São diversos tipos de notas repetidas várias vezes, em conjuntos definidos que formam temas: o cantor, após repetir o conjunto de notas de um tema várias vezes e com variações na seqüência, passa ao tema seguinte, sempre na mesma ordem. A população de Baleia-jubarte de Abrolhos tinha, no ano 2000, 24 tipos de notas organizados em 5 temas (Arraut & Vielliard 2004), um dos mais ricos repertórios já documentado para a espécie ao redor do mundo. O caráter único deste dialeto é que, ao contrário do que se observa nas espécies com dialeto, as novas notas introduzidas por um forasteiro são prontamente incorporadas ao dialeto, fazendo com que a estrutura do canto da população evolui rapidamente no tempo, de uma temporada para outra e até durante a temporada (Arraut & Vielliard 2004).

7. IMITAÇÕES

Várias espécies de aves, entre diversas famílias de pássaros canoros (Passeriformes Oscines), incorporaram imitações de sons estranhos ao seu canto. O fenômeno apareceu, portanto, várias vezes durante o processo evolutivo. Diversas hipóteses já foram sugeridas, implicando o modelo ou procurando justificações seletivas. A explicação me parece muito mais simples: a imitação de sons do ambiente permite ao cantor aumentar a complexidade de seu sinal e garantir sua individualidade. No lugar de inventar e aprender um número alto de estruturas sonoras e de criar uma seqüência de

emissão, é mais econômico memorizar alguns sons do ambiente e incorporá-los na organização temporal do canto específico.

A observação das aves que tem um canto com imitações naturais (os papagaios ditos faladores somente imitam sons estranhos quando são mantidos em isolamento) mostra que normalmente tal canto não provoca nenhuma interação entre o modelo e o imitador. O objetivo claramente não é de enganar ninguém, o que pode acontecer de maneira circunstancial, mas nunca duradoura. O único resultado objetivo da incorporação de imitações no canto de uma espécie é de aumentar sua carga informativa, sua entropia, o que vai de encontro com nossa teoria de tendência evolutiva ao aumento da complexidade, garantindo uma eficiente diferenciação individual a baixo custo.

Todavia, não se pode esquecer da necessidade de preservar o código de reconhecimento específico. Já que esta informação pode ser colocada em qualquer parâmetro, como vimos anteriormente, pode-se facilmente imaginar o uso de imitações estranhas numa estrutura temporal de emissão que permita o reconhecimento específico. É o que deve ter acontecido com o bem-denominado Sabiá-poliglota *Turdus lawrencei* do sudoeste amazônico: seu canto é composto exclusivamente de imitações, mas não deixa de provocar uma reação específica de defesa territorial ao seu play-back. Além de não ficar claro aonde se encontra o código de reconhecimento específico, pois não existe um único elemento sonoro próprio, é de se admirar a capacidade, que eu saiba insuperada, de memorizar imitações. Um cantor (o melhor que encontrei até hoje) do Acre emitiu, num canto de 15 minutos, imitações fidedignas de cantos completos e complexos de 52 espécies diferentes, algumas sem vocalizar naquela época do ano. Obviamente, tal canto apresenta alta individualidade e alta entropia, representando um estágio avançado na estratégia de aumento da complexidade dos sistemas de comunicação animal.

8. CONCLUSÕES

A alta diversidade biológica que se desenvolveu nas regiões tropicais em geral e no Brasil em particular oferece uma imagem rica dos processos evolutivos. Isto se aplica a todos os aspectos da vida animal, inclusive a comunicação. No caso dos sinais e sistemas de comunicação sonora observa-se uma grande variedade de estruturas e estratégias entre as poucas espécies devidamente analisadas. Mesmo assim, é possível propor desde já algumas hipóteses sobre as adaptações e tendências evolutivas da comunicação sonora:

- 1) a estrutura dos sinais sonoros de comunicação e sua organização em sistemas específicos de comunicação são regidas por processos evolutivos e pressões adaptativas;
- 2) cada espécie desenvolve seu sistema de comunicação a partir de suas relações filogenéticas e conforme suas exigências, especialmente em relação ao meio de propagação e às necessidades de sua organização social;
- 3) cada modalidade de ontogenia dos sinais de comunicação determina uma estratégia excludente: o canto determinado geneticamente promove um sinal estereotipado e muito fixo através as gerações, enquanto a aprendizagem do canto permite uma certa flexibilidade do sinal e do sistema de comunicação;
- 4) na estratégia do canto estereotipado, observa-se uma tendência à maior simplificação possível do sinal de comunicação;
- 5) na estratégia do canto aprendido, percebe-se uma tendência à maior complexidade possível do sinal de comunicação;
- 6) em ambos casos, verifica-se que o código específico de reconhecimento é mantido, ainda que somente em poucas espécies se saiba quais parâmetros do sinal respondem por esta função vital;
- 7) várias soluções apareceram para aumentar a complexidade do sistema de comunicação, todas no intuito de permitir a transmissão de informações além do código específico, como reconhecimento populacional ou até individual e informações sobre o estado fisiológico (defesa territorial, seleção sexual);
- 8) a forma de canto dito versátil permite, além do reconhecimento individual, um aumento da entropia que pode servir para seleção sexual;
- 9) a incorporação de imitações no canto específico é uma maneira de aumentar sua individualidade e sua entropia.

9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anjos, L. and Vielliard, J.M.E. (1993). - Vocal repertoire of the Azure Jay *Cyanocorax caeruleus*. *Rev. Bras. Zool.* 10: 657-664.
- Arraut, E.M. and Vielliard, J.M.E. (2004). - The song of the Brazilian population of Humpback Whale *Megaptera novaeangliae*, in the year 2000: individual song variations and possible implications. *An. Acad. Bras. Cienc.* 76: 373-380.
- Aubin, T., Mathevon, N., Silva, M.L., Vielliard, J.M.E. and Sebe, F. (2004). - How a simple and stereotyped acoustic signal transmits individual information: the song of the White-browed Warbler *Basileuterus leucoblepharus*. *An. Acad. Bras. Cienc.* 76: 335-344.
- Avelino, M.F. and Vielliard, J.M.E. (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. Cienc.* 76: 345-349.
- Baptista, L.F. (1975). - Song dialects and demes in sedentary populations of the White-crowned Sparrow (*Zonotrichia leucophrys nuttalli*). *Univ. California Publ. Zool.* 105: 1-52.
- Fandiño-Mariño, H. (1989). - *A comunicação sonora do Anu-branco* Guira guira. Edit. UNICAMP, Campinas.
- Fandiño-Mariño, H. and Vielliard, J.M.E. (2004). - Complex communication signals: the case of the Blue-black Grassquit *Volatinia jacarina* (Aves, Emberizidae) song. Part I – A structural analysis. *An. Acad. Bras. Cienc.* 76: 325-334.
- Haddad, C.F.B. (1988). - Comportamento reprodutivo e comunicação sonora de *Hyla minuta* Peters, 1872 (Amphibia, Anura, Hylidae). Dissertação de Mestrado, UNICAMP, Campinas.
- Jarvis, E.D., Ribeiro, S., Silva, M.L., Ventura, D., Vielliard, J.M.E. and Mello, C.V. (2000). - Behaviorally-driven gene expression reveals hummingbird brain vocal nuclei. *Nature* 406: 628-632.
- Kroodsma, D.E. and Miller, E.H. (1996). - *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Cornell Univ. Press, Ithaca, NY.
- Kroodsma, D.E., Sánchez, J., Stemple, D.W., Goodwin, E., Silva, M.L. and Vielliard, J.M.E. (1999). - Sedentary life style of Neotropical Sedge Wrens promotes song imitation. *Anim. Behav.* 57: 855-863.
- Leroy, Y. (1979). - *L'univers sonore animal: rôles et évolution de la communication acoustique*. Gauthier-Villars, Paris.
- Lima, V.S. (1997). - Os sons do Pitiguari *Cyclarhis gujanensis*. Dissertação de Mestrado, UNICAMP, Campinas.
- Marler, P. (2004). - Innateness and the instinct to learn. *An. Acad. Bras. Cienc.* 76: 189-200.
- Ranft, R. (2004). - Natural sound archives: past, present and future. *An. Acad. Bras. Cienc.* 76: 455-465.
- 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. (2001). - Estrutura e organização de sinais de comunicação complexos: o caso do Sabiá-laranjeira *Turdus rufiventris* (Aves, Passeriformes, Turdinae). Tese de Doutorado, USP, São Paulo.
- Silva, M.L. and Vielliard, J.M.E. (1994). - Song discrimination among sympatric *Turdus* thrushes in Brazil. *XXI International Ornithological Congress Notebook*. Vienna, Austria.
- Todt, D. (2004). - From birdsong to speech: a plea for comparative approaches. *An. Acad. Bras. Cienc.* 76: 201-208.
- Vielliard, J.M.E. (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.M.E. (1987). - Uso da bioacústica na observação de aves. In: Coelho, E.P. (Ed.), *II Enc. Nac. Anilhad. Aves*. UFRJ, Rio de Janeiro: 98-121.
- Vielliard, J.M.E. (1989). - Uma nova espécie de *Glaucidium* (Aves, Strigidae) da Amazônia. *Rev. Bras. Zool.* 6: 685-693.
- Zefa, E. and Vielliard, J.M.E. (2001). - Complex acoustic behaviour of *Endecous* crickets (Orthoptera, Phalangopsidae). *Abstracts XVIII IBAC*, Cogne, Italia.