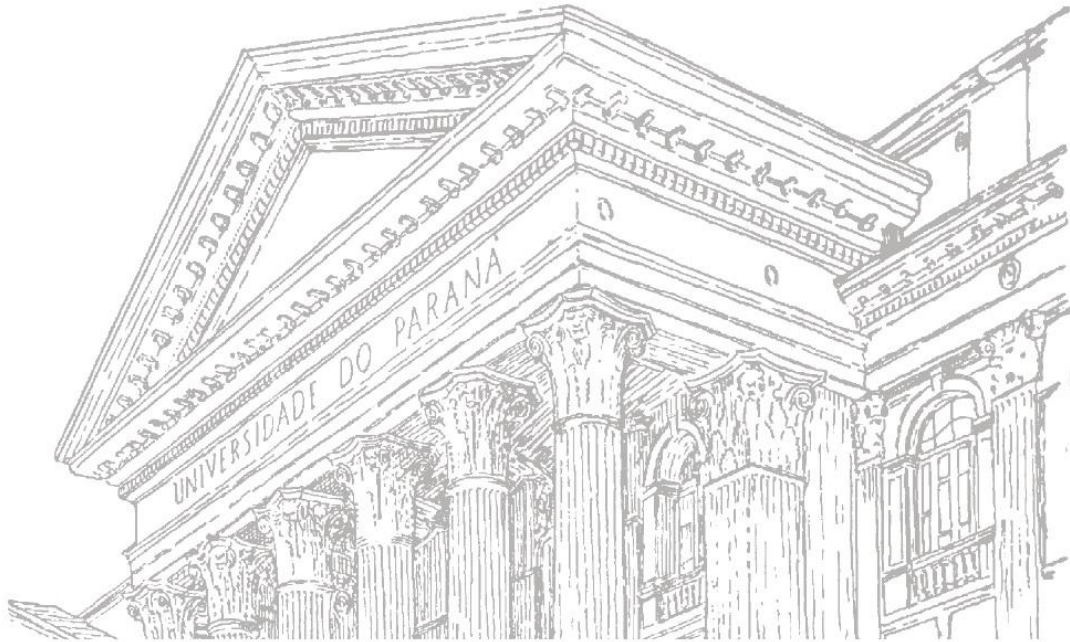


UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

LAURA MARIA SCHAEGLER



**SINAIS ACÚSTICOS EM TANGARÁS (*Chiroxiphia caudata*, Passeriformes:
Pipridae): MAIS DO QUE UM DANÇARINO**



CURITIBA

2016

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

LAURA MARIA SCHAEGLER

**SINAIS ACÚSTICOS EM TANGARÁS (*Chiroxiphia caudata*,
Passeriformes:Pipridae): MAIS DO QUE UM DANÇARINO**

Monografia apresentada à disciplina
Estágio Supervisionado Em Biologia,
como pré-requisito à conclusão do
Curso de Bacharelado em Ciências
Biológicas, Universidade Federal do
Paraná.

Orientadora: Prof^a Dr^a Lilian Tonelli
Manica

CURITIBA

2016

AGRADECIMENTOS

A minha família, especialmente meu pai Amaro e minha mãe Fátima, por me ensinarem a amar e respeitar a natureza, mantendo sempre acesa a chama da curiosidade.

A minha orientadora, Dr^a Lilian Tonelli Manica, por ter me introduzido nessa linha de pesquisa e possibilitado meu crescimento acadêmico e pessoal, sempre me dando o apoio logístico e intelectual necessário.

Ao Dr. André C. Guaraldo, pelas conversas valiosas e todo o tempo dedicado, sempre interessado em ensinar.

Ao meu amigo e braço direito, Pedro Ribeiro, por toda a ajuda dedicada ao meu projeto em campo e no laboratório, mas principalmente pelas longas conversas sobre a vida.

A todos os meus amigos, que se interessaram e escutaram grandes discursos sobre a incrível dança dos tangarás.

Ao CNPq, pela bolsa de Iniciação Científica.

Ao meu companheiro Luiz H. Varzinczak, pelo amor, carinho, interesse e muita paciência.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Notas emitidas pelos tangarás e a média dos parâmetros acústicos seguida pelo desvio padrão. Calculamos o número mínimo de indivíduos amostrados pois não foi possível distinguir entre indivíduos não anilhados presentes em gravações de um mesmo lek. A duração e o número mínimo de indivíduos da nota J não puderam ser medidos, respectivamente, pois os pulsos são modulados muito rapidamente e diversos machos os produzem ao mesmo tempo, durante o *display* em roda.....10

Tabela 2. Pulsos (nota K) emitidos pelos tangarás em diferentes porções do *display* e as médias dos parâmetros acústicos seguida pelo desvio padrão.....10

Tabela 3. Resultado da seleção de modelos da duração dos intervalos entre pulsos da vocalização produzida durante o *display* dos tangarás em função da porção do *display* (início, meio e fim), duração do *display* (s), pico de frequência (kHz) e idade do indivíduo (jovem ou adulto). As variáveis identidade do *display* e identidade do lek foram incluídas como variáveis aleatórias. O melhor modelo encontrado está em negrito.....16

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Notas de A a G, emitidas por diferentes indivíduos de tangará, representando o grau de variação individual.....11
- Figura 2.** Oscilograma e espectrograma evidenciando a nota K, pulsos produzidos pelos machos durante o *display*.....13
- Figura 3.** Exemplos de finalização de *display* em roda. A) Finalização de *display* por um macho adulto. As setas azul, verde e laranja em *a* indicam a posição das notas H, I e J respectivamente, em composição com os sons mecânicos gerados pelas batidas das asas, indicado pelas setas vermelhas em A e B. B) Finalização de *display* por um macho jovem que produz apenas o som mecânico.....14
- Figura 4.** Exemplos de variações na produção do coro. A) Coro em sequência composto por notas A. B) Coro em sobreposição composto por notas E.....14
- Figura 5.** Boxplot do intervalo entre pulsos (s) para as porções de início, meio e fim do *display*. Os círculos representam valores extremos, a faixa central representa a mediana das amostras e os limites da caixa os intervalos de 25% a 75% das observações.....15

RESUMO

Diversas espécies de aves da família Pipridae foram amplamente estudadas para explicar fenômenos de seleção sexual. No entanto, é possível notar um lapso na coleta e publicação de informações no caso do tangará (*Chiroxiphia caudata*). Machos desta espécie realizam *displays*, ou seja, acrobacias em voo acompanhadas de sinais acústicos. Estes são direcionados às fêmeas nos poleiros de exibição, presentes dentro de áreas defendidas pelos machos (arenas ou *leks*). Nossos objetivos com este trabalho são i) descrever o repertório acústico do tangará identificando os sons produzidos pelos machos e fêmeas e ii) associar sons vocais e mecânicos a categorias de comportamentos específicos. Esperamos que vocalizações acusticamente mais complexas estejam mais associadas ao comportamento de *display* do que a outros comportamentos, uma vez que podem ser indicativas de aptidão devido ao alto custo de produção envolvido. Também iremos iii) testar se parâmetros acústicos da vocalização produzida durante o *display* varia ao longo da exibição e com a idade do indivíduo. Registramos as gravações na Área de Proteção Ambiental Mananciais da Serra, Piraquara, Paraná, de setembro de 2015 a janeiro de 2016. Utilizamos medidas de tendência central para a descrição das notas e modelos lineares mistos generalizados para avaliar variações no *display*. O repertório é composto por onze elementos vocais e um som mecânico do batimento das asas, desconhecido para a espécie até então. Avistamos uma fêmea produzindo a nota A após a cópula, empoleirada no poleiro de exibição. Os machos participam de duas atividades cooperativas: o coro, cuja função é possivelmente atrair fêmeas e machos para o *display*, e o *display* em si. Três elementos acústicos estão estritamente relacionados ao *display* e dois ao coro, enquanto os outros podem se sobrepor em funções. Durante a exibição em voo, os machos produzem uma vocalização pulsada que varia ao longo do tempo: os intervalos entre pulsos são mais curtos ao final do *display*, em comparação com o meio. Este padrão revela a aparente evolução da consistência do canto ao longo do *display*, característica que pode ser avaliada pela fêmea e influenciar no sucesso reprodutivo dos machos. Concluímos que a variação encontrada na produção e modulação dos sons reflete a alta complexidade do *display* do tangará em relação ao de seus congêneres. Também, frente ao novo registro de produção de sons mecânicos nos tangarás, sugerimos que estes sons podem ocorrer também em outras espécies do gênero. Ainda, é possível que as vocalizações do coro e os pulsos sirvam como indicativos de qualidade do macho e sejam avaliados pelas fêmeas, devido a provável complexidade de produção destes sons. Palavras-chave: Pipridae, *Chiroxiphia*, bioacústica, repertório, cooperação

ABSTRACT

Several bird species of Pipridae have been widely studied to explain phenomena of sexual selection. However, there is a gap on published information about the blue manakin (*Chiroxiphia caudata*). Males of this species perform displays including acrobatic flights synchronized with acoustic signals. These are directed to the females on exhibition perches inside display arenas (or leks). Our goals with this study are i) to describe the blue manakin's acoustic repertoire identifying sounds produced by males and females and ii) to associate vocal and mechanical sounds to behavioral categories. We expected that acoustically complex vocalizations would be more associated to the display than to other behaviors, since they could indicate individual fitness due to the high production cost. Our goal was also iii) to test if the display acoustic parameters varies throughout the exhibition and with individual age. We registered the recordings at Mananciais da Serra Protected Area, Piraquara, Paraná, from September 2015 to January 2016. We estimated central tendency measures to describe the notes and we used a generalized linear mixed model to access variations on the display. The repertoire is composed by eleven vocal elements and one mechanical flight element, unknown to the species until now. We saw one female producing note A after copulation, perched at the exhibition perch. Males participated on two cooperative activities: the chorus, which function is possibly to attract males and females to the display, and the display itself. Three acoustic elements are strictly related to the display and two to the chorus, while others may overlap in function. During flight exhibitions, males produce a pulsed vocalization that varies through time: the intervals between pulses are shorter at the display's end, when in comparison to the middle. This pattern reveals the apparent evolution of song consistency along the display, a characteristic that may be accessed by females and influence males reproductive success. We concluded that the variation regarding sound production and modulation reflects the blue manakin's display high complexity in relation to other *Chiroxiphia*. Also, facing the new record of mechanical sounds' production in blue manakins, we suggest that these sounds may also occur in others species of the genus. Furthermore, it is possible that chorus vocalizations and the pulses indicate males' quality and are accessed by females, due to its probable complexity in production.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	1
2. MATERIAIS E MÉTODOS.....	4
3. RESULTADOS.....	8
4. DISCUSSÃO.....	17
5. CONCLUSÃO.....	20
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	21

1. INTRODUÇÃO

Diversos mecanismos evolutivos são responsáveis pelo surgimento de traços chamativos, como colorações aposemáticas e exibições de corte, mas somente um está intimamente ligado à reprodução, a seleção sexual. Tal mecanismo atua diretamente sobre o sucesso reprodutivo do indivíduo, de forma que o insucesso não causa necessariamente a morte, mas sim a produção de poucos ou nenhum descendente (Darwin, 1871). A seleção sexual favorece a evolução de ornamentos que aumentam a eficácia da competição entre machos e conquista de fêmeas (Andersson, 1994). Estes ornamentos, por sua vez, podem ser custosos para serem mantidos e desvantajosos para a sobrevivência do indivíduo. Assim, a seleção sexual pode ser vista como uma força evolutiva oposta à seleção natural (Andersson, 1994).

Diversas hipóteses foram propostas para explicar as razões pelas quais as fêmeas demonstram preferência por ornamentos e comportamentos específicos dos machos, como o canto das aves. Os primeiros estudos sobre seleção sexual a tratam como um processo que seleciona características esteticamente agradáveis (Darwin, 1871; Fisher, 1915, 1930). Com o passar do tempo, surge a visão de que as características selecionadas são indicadores de qualidade que evidenciam a aptidão do indivíduo por meio de sinais honestos (Zahavi, 1975, 1977). O sinal pode indicar qualidade genética hereditária, por meio de combate a parasitas, aparência das penas e pele, desempenho em interações sociais (Hamilton & Zuk, 1982; Zuk *et al*, 1989), taxa de crescimento e fecundidade (Møller & Alatalo, 1999) e/ou qualidade parental não-hereditária, por meio do cuidado com a prole (Hoelzer, 1989).

A seleção sexual pode modificar, com diferentes intensidades, diversos tipos de sistemas reprodutivos. Ainda que ela exerça pressão sobre espécies com sexos monomórficos, é comum que a atuação da seleção sexual em um grupo resulte em uma diferenciação morfológica e funcional entre os sexos (Snow, 1976). Um dos sistemas onde observamos tal variação é a poliginia, em que um macho se acasala com várias fêmeas e pode defender um tipo de recurso específico (e.g. território ou alimento) (Emlen & Oring, 1977). No caso específico da poliginia de *lek*, não há defesa de recurso, mas sim agregações de machos em uma área (o *lek*) com uma ou mais arenas de exibição. São nestas arenas, procuradas e visitadas pelas fêmeas, que os machos expõem seus ornamentos, solitariamente ou em grupo (Payne, 1984; Andersson, 1994). É típico desse sistema que os machos não contribuam com nenhum tipo de recurso e não participem da

nidificação e cuidado parental (Payne, 1984). A fêmea, encarregada pelo cuidado da prole, é geralmente mais críptica, enquanto os machos são mais conspícuos (Payne, 1984, Snow, 1976). Em sistemas de poliginia de *lek*, o critério para escolha de parceiros pela fêmea é provavelmente a aptidão do macho, sinalizada pela qualidade de seus ornamentos (Payne, 1984).

Dentre as aves, a família Pipridae é conhecida pela grande variedade de ornamentos e de danças de acasalamento típicas da poliginia em *lek* (Sick, 1997). Em diversos piprídeos, machos solitários ou em grupos fazem uma exibição acrobática de voo, vocalizações e sons mecânicos com o intuito de conquistar fêmeas para a cópula (Prum, 1990). O tangará (*Chiroxiphia caudata*) é um piprídeo endêmico da Floresta Atlântica que apresenta exibições (ou *displays*) cooperativas. Os *displays* para fêmeas são realizados por pelo menos dois machos (ou apenas um macho, em caso de treino) em arenas explosivas, ou seja, arenas localizadas distantes o suficiente para que não sejam vistos, mas que possam ser ouvidos entre si (Gilliard, 1963; Foster, 1981). Os machos emitem vocalizações sincronizadas, o coro, ao redor do poleiro do *lek* anteriormente à inicialização do *display*, provavelmente com a intenção de atrair fêmeas (Foster, 1981). Quando uma fêmea se apresenta no poleiro, os machos iniciam o *display* deslizando no galho, em fila, de modo que cada um faça uma acrobacia de voo voltada para a fêmea e retorne, no fim, para a porção mais afastada do galho (Ihering, 1936; Foster, 1981). Este processo repete-se durante vários minutos até que o macho dominante (alfa) finaliza a dança, voando em frente à fêmea e produzindo uma vocalização estridente (Ihering, 1936; Foster, 1981). Após o fim da dança, esta pode se reiniciar ou culminar na dispersão dos subordinados e início do *display* solo do alfa direcionado à fêmea. Nesta etapa do *display*, o macho voa ao redor do poleiro, erguendo a cauda e abaixando a cabeça para a fêmea. Se bem sucedido, existe a possibilidade de o evento terminar em cópula (Foster, 1981).

Apenas alguns indivíduos (geralmente, os machos alfa) beneficiam-se e conquistam o maior número de cópulas, enquanto os subordinados contribuem durante o *display* sem receber um retorno imediato (Foster, 1981). No entanto, é possível que ao treinarem ao lado de machos mais experientes os subordinados possam se beneficiar. Por exemplo, ao longo do tempo, machos subordinados podem aprimorar o modo como fazem sua dança e herdar o território do macho alfa em caso de morte do mesmo (Foster, 1981; McDonald & Potts, 1994; Trainer *et al*, 2002). No passado, demonstrou-se que as fêmeas de congêneres da espécie possuem maior preferência por certos elementos vocais e pela consistência e coordenação do canto dos machos em *display* (McDonald, 1989; Trainer &

McDonald, 1995; Trainer *et al*, 2002). Contudo, estudos comportamentais com o tangará ainda são escassos.

O papel da comunicação acústica é, portanto, intrigante nos tangarás. O canto emitido para atrair fêmeas e machos, o coro, pode propagar-se por grandes distâncias e por ambientes fechados (Bradbury & Vehrencamp, 2011), como a densa vegetação da Floresta Atlântica, carregando informações que facilmente seriam perdidas se transmitidas de outro modo. Durante o *display*, os sons sinalizam uma mensagem que é captada pelas fêmeas, as receptoras do sinal, e que pode influenciar a conquista da cópula (Marler, 1967; Bradbury & Vehrencamp, 2011). Embora os sinais nos tangarás possam ser transmitidos por outros meios também, como os visuais contemplados nas exibições motoras, a vocalização pode carregar informações importantes assim como ocorre em outros piprídeos.

Dessa forma, nossos objetivos com este trabalho são i) descrever o repertório acústico do tangará identificando todos os sons produzidos pelos machos e fêmeas e ii) associar sons vocais e mecânicos a categorias de comportamentos específicos. Esperamos que vocalizações acusticamente mais complexas estejam mais associadas ao comportamento de *display* do que a outros comportamentos, uma vez que podem ser indicativas de aptidão devido ao alto custo de produção envolvido (Zahavi, 1975). Finalmente, nosso objetivo é também iii) testar se parâmetros acústicos da vocalização produzida durante o *display* (nota J, ver resultados) varia ao longo da exibição e com a idade do indivíduo.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

Local de estudo

Realizamos o estudo nos Mananciais da Serra, área pertencente ao Parque Estadual Pico do Marumbi, incluso na Área de Proteção Ambiental (APA) de Piraquara. A área se localiza no Estado do Paraná na região do Primeiro Planalto Paranaense. É caracterizada por apresentar clima do tipo Cfa, subtropical úmido com verões quentes, de acordo com a classificação de Köppen e vegetação de Floresta Ombrófila Mista (Maack, 1968). A coleta de dados ocorreu em uma área de aproximadamente 80 ha nos arredores do Reservatório do Carvalho (25°29'47.33"S, 48°58'52.28"O).

Obtenção dos dados

Localizamos os indivíduos de tangará por meio de busca ativa em toda a área de estudo e os identificamos por meio da vocalização entre os meses de setembro de 2015 e janeiro de 2016. Realizamos capturas com rede de neblina nos arredores dos poleiros de exibição. Marcamos os indivíduos capturados com anilhas coloridas e anilha metálica do CEMAVE/ICMBio para posterior identificação. Fizemos gravações das vocalizações de três a cinco vezes por semana, entre as 06 e 12h da manhã, utilizando um gravador digital Marantz PMD 661 MKII e microfone Sennheiser ME 67. Utilizamos a taxa de amostragem e resolução em 44,1kHz e 24 bits, respectivamente, armazenando as gravações em formato WAV. Neste mesmo período, realizamos observações comportamentais *ad libitum* de modo a identificar o contexto comportamental em que as vocalizações foram exibidas. A cada manhã monitoramos um poleiro diferente. Para análises específicas como descrição dos elementos vocais, usamos também gravações feitas previamente ao presente trabalho, entre outubro e dezembro de 2014. Estas gravações foram feitas utilizando os mesmos métodos de amostragem e equipamentos apresentados acima e encontram-se depositadas no Laboratório de Ecologia Comportamental e Ornitologia da UFPR.

Identificamos o sexo e a idade dos indivíduos de acordo com a plumagem e comportamento. Consideramos como machos jovens aqueles que apresentaram plumagem predominantemente verde e sem traços de preto e azul, como é característico de indivíduos com até dois anos (Mallet-Rodrigues & Dutra, 2012). Machos com plumagem preta na cabeça e azul no corpo foram considerados adultos, ainda que possuíssem manchas verdes. Alguns machos jovens com plumagem totalmente

esverdeada podem ser confundidos com fêmeas, assim como reportado em outras espécies (Foster, 1987; Doucet *et al*, 2007; Mallet-Rodrigues & Dutra, 2012). Portanto, consideramos que indivíduos com plumagem semelhante à da fêmea, mas com traços de plumagem alaranjada na coroa que participaram no *display* e que vocalizavam com alta frequência no poleiro, eram machos. Não houve participação de indivíduos completamente verdes nos *displays*. Na ocorrência de cópulas entre um macho adulto e outro indivíduo esverdeado, este foi considerado fêmea. Cada poleiro de exibição encontra-se dentro de um *lek*, local que define um conjunto de poleiros defendido por um macho alfa.

Para as análises das vocalizações e do *display* monitoramos três *leks*, dois destes contendo apenas um poleiro e outro contendo três. Para as análises das vocalizações durante o coro (ver categorias comportamentais abaixo) utilizamos dados de uma gravação digital e de áudios extraídos de duas filmagens com uma mini câmera digital Sony HDR-CX290, provenientes de três *leks*. As gravações dos coros duraram em média $18 \pm 2,81$ (desvio padrão) minutos e nos permitiram identificar o início e o fim do coro. Para todas as observações registramos a idade e número de indivíduos, assim como a presença ou ausência de fêmeas.

Categorias comportamentais

Enquadramos todos os comportamentos registrados de acordo com as categorias descritas abaixo.

Display: momento em que os machos fazem as acrobacias aéreas em roda, em um poleiro específico para este fim. Forma-se uma fila em que o primeiro desliza pelo galho, voa em direção a fêmea e em seguida retorna para o final (Foster, 1981). O comportamento se repete diversas vezes para todos os machos (Foster, 1981), que assumem uma postura de reverência (cauda levantada e cabeça abaixada, assim como em contexto de dominância) ao deslizar pelo poleiro (Lukianchuk & Doucet, 2014). Na finalização do *display*, um dos machos paira no ar por alguns segundos e realiza uma vocalização estridente, com o dorso voltado para a fêmea (Foster, 1981). No caso de não haver fêmea, o *display* é considerado um treino e os comportamentos são voltados para os outros participantes.

Coro: emissão de vocalização sincronizada, envolvendo dois ou mais machos. Antecede o *display* em roda e têm finalidade de atrair fêmeas e/ou outros machos para a dança. Durante esse comportamento, os machos não se encontram empoleirados no

poleiro em que ocorre o *display*, mas sim dispersos ao redor dele. Pode ser visto como uma variação do dueto produzido por congêneres (Trainer & McDonald, 1993; DuVal, 2007).

Período excitatório: momento em que machos não envolvidos no coro ou no *display* movimentam-se e vocalizam ativamente ao redor do poleiro de dança.

Dominância: interação em que dois ou mais machos fazem a postura de reverência um para o outro. É considerado como dominância quando ocorre fora do contexto de *display*. Os machos podem saltar entre galhos distintos (Foster, 1981) ou deslizar em um único poleiro. Normalmente, ao deslizarem, encontram-se em poleiros distintos, mas voltados face a face. No entanto podem estar no mesmo poleiro, virados de lado um para o outro.

Interações agonísticas: confronto direto entre indivíduos envolvendo contato corporal.

Atração de fêmeas e machos: quando na ausência de *display*, o indivíduo no poleiro em que ocorre a dança ou em poleiros adjacentes vocaliza constantemente, anunciando sua presença para observadores. Este comportamento também pode ser encarado como outro tipo de dominância, visto que a vocalização pode ter a função de reafirmar sua posição hierárquica (Foster, 1981). Assim, estas hipóteses não são mutuamente exclusivas.

Forrageamento: ato de bicar repetidamente a folhagem e galhos na tentativa de colher frutos e/ou invertebrados para alimentação.

Limpeza de penas: quando empoleirado, o indivíduo arruma as penas do corpo com o bico.

Casual: Quando o canto não é claramente direcionado a outros indivíduos ou não faz partes de contextos comportamentais evidentes (DuVal, 2007). Pode se encontrar tanto dentro quanto fora dos limites do *lek*.

Análises das vocalizações

Para classificar as vocalizações produzimos espectrogramas no software Raven Pro 1.4 (Bioacoustics Research Program, 2011) e identificamos todas as notas, i.e. sons vocais contínuos. Neste software, também editamos e extraímos todos os parâmetros acústicos das amostras das notas. Configuramos os espectrogramas com tipo de janela de Hann, DFT e *window size* de 512 e sobreposição de 50%. Para visualizar sons pulsados utilizamos DFT e *window size* de 256 e 152, respectivamente. Avaliamos cada vocalização em relação ao seu formato e as agrupamos em categorias de acordo com suas semelhanças. Para cada tipo de nota criamos diversas amostras do maior número

de indivíduos diferentes possível. Normalizamos a amplitude das amostras multiplicando-as por um fator de 0,01 e extraímos os seguintes parâmetros: duração, frequência 5%, frequência 95% e pico de frequência. Estas medições correspondem à frequência fundamental da nota, sendo que todos os harmônicos foram excluídos das análises.

Durante o coro, duas ou mais notas são produzidas repetidamente em sincronia e em curtos intervalos de tempo, ou turnos (*bouts*), intercalados com períodos de silêncio e pouca atividade. Consideramos que duas notas são produzidas em sincronia quando o intervalo de tempo entre elas é de, no máximo, 0,4 s e consideramos um turno como sendo sequência de notas produzidas entre, no máximo, 9 segundos de intervalo. Portanto, quando o período de silêncio entre as notas era maior do que 9 segundos, consideramos que outro turno havia iniciado. Calculamos a porcentagem de tempo que os machos vocalizam durante toda a duração do coro pela razão entre o tempo total de duração das notas (i.e. o somatório das durações de cada nota em um coro) dividido pelo tempo total de duração do coro. Ainda, catalogamos quais as notas mais produzidas durante um sincronismo e em qual categoria de sincronia estas se encaixam. As categorias definidas são: sequência, quando não havia sobreposição entre nenhuma nota do som; sobreposto, quando todas as notas se encontravam sobrepostas; ou misto, quando havia tanto sequência como sobreposição.

Por fim, em uma prévia análise, detectamos uma vocalização produzida em pulsos (nota K) e que possui alta modulação na amplitude. Por ocorrer durante quase todo o *display* e potencialmente exigir muita energia, esta vocalização pode variar entre indivíduos e estar sujeita à avaliação das fêmeas. Assim, para cada *display*, amostramos o intervalo entre 20 pulsos por porção, e testamos a existência de variação no tamanho do intervalo entre porções. As porções foram categorizadas em inicial, média e final, e as delimitamos dividindo por três o tempo total de vocalização do *display* em roda (i.e. desde o início da emissão da nota K até a finalização do *display*, excluindo o momento em que são produzidos os sons mecânicos e as notas H, I e J). Em cada porção medimos a banda e pico de frequência, frequência central, 5% e 95%, assim como a duração do intervalo entre os pulsos (até 19 amostras para cada sequência de pulsos). Quando não era possível, como no caso de haver sobreposição com outras notas, retiramos o maior número possível de medidas de intervalo.

Análises estatísticas

Realizamos todas as análises estatísticas no *software* R versão 3.1.2 (R Core Team, 2014). Para a descrição dos sons extraímos medidas de tendência central (média e desvio padrão). Para relacionar os parâmetros acústicos da principal vocalização do *display* (nota J, ver resultados) com as porções do *display* e a idade do indivíduo finalizante utilizamos um modelo linear misto generalizado (GLMM, pacote *lme4*). Consideramos como variável resposta o intervalo de tempo entre os pulsos e como variáveis preditoras, as porções do *display* (inicial, média e final), a duração do *display* e a idade do indivíduo. Incluímos também a variável preditora pico de frequência, pois em inspeções visuais prévias do espectrograma identificamos uma notável variação na frequência com maior concentração de energia ao longo do *display*. Usamos transformações logarítmicas e em raiz quadrada para ajustar os dados à distribuição Gaussiana, quando necessário. Os efeitos aleatórios controlados foram identidade do *display* aninhado em identidade do *lek* ou apenas identidade do *display*, uma vez que utilizamos amostras de um mesmo *display* e de um mesmo *lek*, repetidamente. Selecionamos o melhor modelo utilizando o critério de informação de Akaike (AIC), considerando que modelos com $\Delta AIC < 2$ e altos valores de pesos de Akaike (w , pacote *MuMIn*) fornecem maior suporte para os dados, e o comparamos a um modelo nulo. Este retira o efeito das variáveis preditoras, controlando a variável resposta apenas em função da variável aleatória. Ainda, utilizamos uma correção de Bonferroni (pacote *multcomp*) nas comparações múltiplas *post hoc* para ajustar os valores de p , diminuindo a ocorrência de erros de tipo I.

3. RESULTADOS

Repertório acústico

Entre 2015 e 2016 coletamos um total de 64 gravações (aproximadamente 305 minutos). Ao considerar as gravações feitas previamente em 2014, reunimos uma base de dados com 100 gravações de *C. caudata*, somando-se 435 minutos. Nestas gravações analisamos 23 *displays*, dos quais seis foram feitos na presença de fêmeas e dezessete na ausência. A partir desta base de dados identificamos onze notas (Tabela 1, Figuras 1 a 3), sendo uma delas composta por sons pulsados com alta modulação na amplitude (Tabela 2, Figura 2). Também identificamos a presença de um som mecânico produzido

pelas asas, nunca descrito para esta espécie e pouco conhecido no gênero (Figura 3). As vocalizações identificadas são as seguintes:

Nota A. Vocalização produzida por machos e fêmeas de todas as idades (Figura 1). Machos jovens e adultos utilizam o chamado casualmente, durante o forrageamento, limpeza de penas e principalmente nos arredores dos poleiros durante os coros, emitindo-as em sincronia com as notas A, E e F. Em uma única ocasião, uma fêmea emitiu a vocalização no poleiro de dança, após a cópula.

Nota B: Emitida por machos jovens e adultos nos arredores do poleiro de exibição (Figura 1). Possui a forma de um breve traço vertical. Normalmente é produzida diversas vezes e então seguida por uma ou duas notas C (Figura 1). Este canto é produzido por um único indivíduo.

Nota C. Vocalização emitida por machos jovens e adultos nos arredores do poleiro de exibição (Figura 1). Possui o formato da letra “L” e pode ser produzida tanto solitariamente quanto como parte de um canto em composição com a nota B.

Nota D. Vocalização emitida por machos jovens e adultos. Assim, como as notas E e F, é rapidamente modulada na frequência, apresenta picos e depressões durante toda a vocalização (Figura 1). É produzida ocasionalmente em períodos excitatórios e durante o coro, mas com menor frequência em comparação à A, E e F.

Notas E e F. São emitidas por machos jovens e adultos. São mais facilmente reconhecidas como diferentes estágios de uma mesma vocalização (Figura 1). Apresentam muitas semelhanças na modulação e no som que produzem. Na porção inicial possuem rápidas modulações, como a nota D. A nota F, em distinção da nota E, apresenta duas ascensões principais. Ambas são utilizadas com frequência durante o coro e período excitatório, sendo emitidas de poleiros próximos ao poleiro em que ocorre o *display*.

Nota G. Emitida por machos jovens e adultos. É a nota de menor tamanho e pode apresentar certa variação inter e intraindividual, principalmente na modulação da banda de frequência (Figura 1). Aparece normalmente em períodos excitatórios, sendo produzida por machos que não participam ativamente do coro.

Notas H e I. Emitidas por machos jovens e adultos no treino e por alfas em *displays* com fêmeas, no poleiro de exibição. Aparecem somente na finalização do *display*. Sempre se encontram associadas a um som mecânico realizado por batidas de asa (Figura 3). A nota H sempre é feita antes da nota I e ambas só são emitidas uma única

vez por finalização. Em alguns displays a nota I está ausente. Aparentemente apresenta variação no formato de acordo com a idade do indivíduo finalizante.

Nota J. Emitida por machos jovens e adultos no treino e por alfas em *displays* com fêmeas, no poleiro de exibição. Nota de alta frequência, com um som agudo, específica da finalização do *display*. Sempre aparece sincronizada com o som mecânico e normalmente se repete em torno de 10 vezes (Figura 3). Foneticamente semelhante a um “*kee*”, é comum ver essa vocalização sendo feita ao mesmo tempo em que as notas H e I, mas em uma frequência superior. Os únicos *displays* em que ela não é emitida foram feitos por machos jovens.

Nota K ou pulsos. Emitidos por machos jovens e adultos (Figura 2). Foneticamente parecidos com um “*wee*”, são realizados principalmente durante a fase de *display* em roda, apenas no poleiro de exibição. No entanto, também pode ocorrer durante interações agonísticas nos arredores dos poleiros. No espectrograma e oscilograma apresentam-se como curtos traços verticais, caracterizando pulsos.

Tabela 1. Notas emitidas pelos tangarás e a média dos parâmetros acústicos seguida pelo desvio padrão. Calculamos o número mínimo de indivíduos amostrados pois não foi possível distinguir entre indivíduos não anilhados presentes em gravações de um mesmo *lek*. A duração e o número mínimo de indivíduos da nota J não puderam ser medidos, respectivamente, pois os pulsos são modulados muito rapidamente e diversos machos os produzem ao mesmo tempo, durante o *display* em roda.

Nota	Duração da nota (s)	Frequência 5% (Hz)	Frequência 95% (Hz)	Frequência de pico (Hz)	Contexto geral	Número de notas	Número de <i>leks</i>	Número mínimo de indivíduos
A	0,14 ± 0,024	1531,7 ± 201	2605,3 ± 267	2370,8 ± 219	Coro, atração de fêmeas e machos e/ou dominância, forrageamento, limpeza de penas, casual	51	2	5
B	0,03 ± 0,018	1499,7 ± 181	2335,4 ± 245	2125,4 ± 189	Período excitatório, casual	23	2	3
C	0,09 ± 0,025	1262,4 ± 68	2541,8 ± 328	1930 ± 376	Período excitatório, casual	18	2	3
D	0,07 ± 0,028	1679,8 ± 131	2750 ± 129	2319,8 ± 146	Período excitatório	63	3	4
E	0,27 ± 0,057	1406,9 ± 80	2423,1 ± 128	2159,8 ± 96	Coro	51	2	4
F	0,22 ± 0,033	1724,5 ± 219	2613 ± 110	2373,1 ± 124	Coro	43	2	4
G	0,02 ± 0,005	1564,2 ± 194	2333,2 ± 229	2095,9 ± 207	Período excitatório, casual	57	3	3
H	0,04 ± 0,012	3627,7 ± 482	4356,7 ± 876	4018 ± 648	Finalização do <i>display</i>	27	4	5
I	0,03 ± 0,011	3324,6 ± 290	3793,4 ± 450	3659,9 ± 431	Finalização do <i>display</i>	17	4	5
J	0,01 ± 0,012	4354,8 ± 180	5410 ± 207	4963 ± 240	Finalização do <i>display</i>	97	3	3
K	-	1265,1 ± 210	3131,3 ± 499	2160,4 ± 462	<i>Display</i> em roda	69	3	-

Tabela 2. Pulsos (nota K) emitidos pelos tangarás em diferentes porções do *display* e as médias dos parâmetros acústicos seguida pelo desvio padrão.

Porção do <i>display</i>	Frequência 5% (Hz)	Frequência 95% (Hz)	Frequência de pico (Hz)	Banda de frequência (Hz)	Frequência central (Hz)	Intervalo entre pulsos (s)	Tamanho amostral
Início	1232 ± 166,1	2812,4 ± 365,2	1948,2 ± 138	3999,4 ± 1559,5	1966 ± 87,6	3,18 ± 2,5x10 ⁻⁴	23
Meio	1205,8 ± 201,5	3100,7 ± 483,9	2007,2 ± 218,7	4156 ± 1552,6	2050,3 ± 204,7	3,24 ± 2,2 x10 ⁻⁴	23
Fim	1357,5 ± 235,8	3480,8 ± 410,7	2525,9 ± 618	4595,7 ± 2000,5	2426,7 ± 418,2	3,11 ± 1,8 x10 ⁻⁴	23

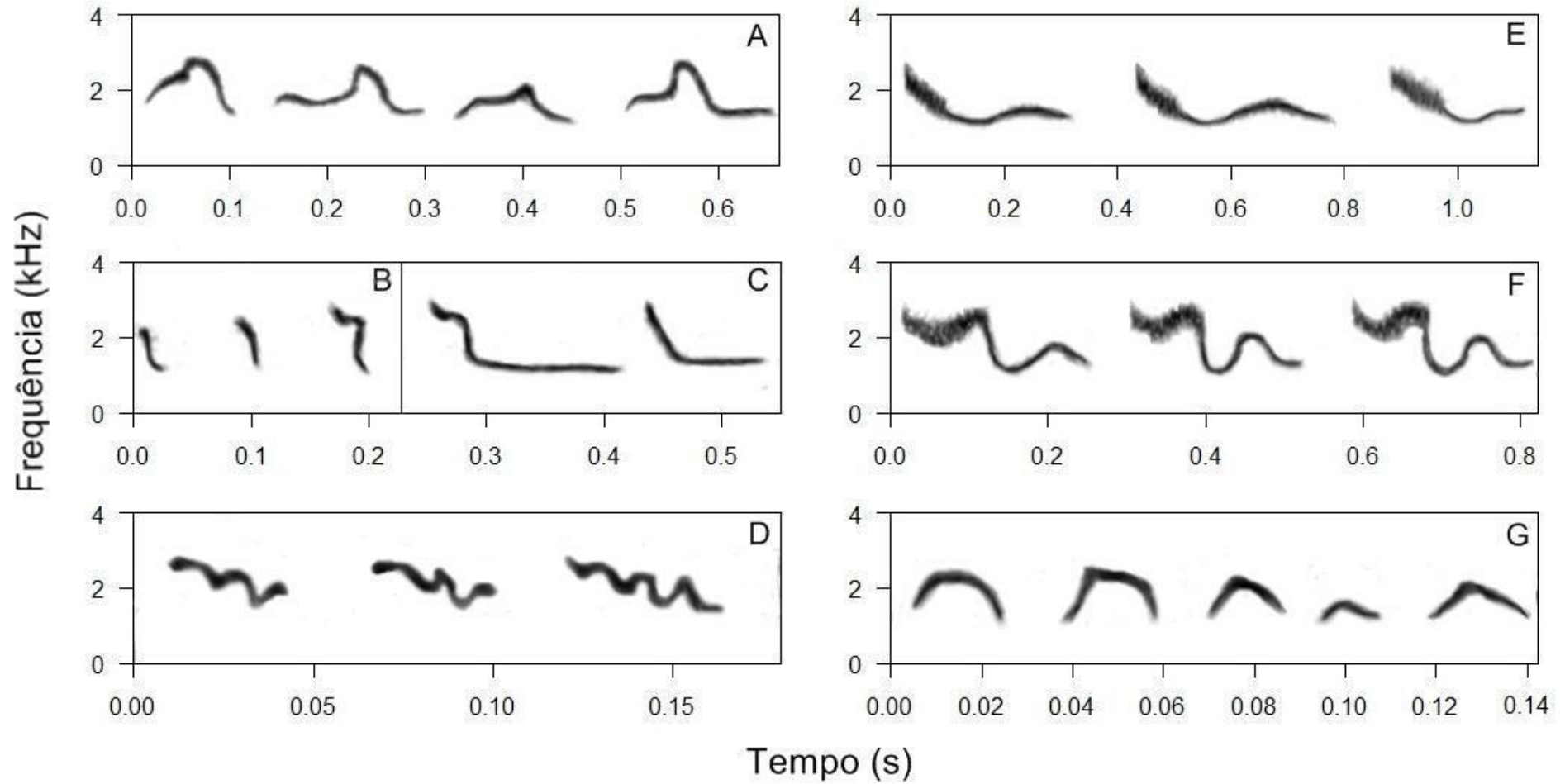


Figura 1. Notas de A a G, emitidas por diferentes indivíduos de tangará, representando o grau de variação individual.

Sons mecânicos. Produzidos por machos jovens e adultos durante o treino, e por machos alfa adultos em *displays* com fêmea (Figura 3). É possível ouvir e identificar batidas de asa no espectrograma enquanto os machos voam nos arredores do poleiro de dança, mas com menor intensidade. Assim, classificamos como sons mecânicos os emitidos com maior intensidade apenas no momento de finalização do *display*. O macho alfa voa e volta o dorso em direção à fêmea, inclinando sua cabeça para frente e para trás e batendo as asas freneticamente. O som produzido é sincronizado com a nota H. Normalmente se repete cerca de onze vezes.

Coro. Os machos jovens e adultos emitem as vocalizações nos arredores do poleiro principal (Figura 4). Normalmente encontram-se empoleirados em galhos distintos separados por menos de 1 metro de distância, em torno de 2 a 3 metros de altura. Também se movimentam rapidamente entre galhos, vocalizando constantemente. Na presença de fêmea interrompem a atividade e iniciam o *display* em roda. No entanto, em alguns *displays* é possível ouvir machos não envolvidos na dança realizarem o coro nas proximidades do poleiro.

As notas utilizadas em coros que antecedem *displays* com fêmeas são A, E e F, sendo produzidas 31%, 62% e 7% das vezes ($n = 468$), respectivamente. Podem estar combinadas de diferentes formas entre si, variando não somente no tipo de nota utilizado, mas também no modo com que se sincronizam (Figura 4). Do total de sincronizações, 52% foram sequenciais, 19% sobrepostas e 29% mistas ($n = 141$). Além disso, o número de notas sincronizadas variou de dois a treze ($3,3 \pm 1,84$, $n = 141$), sendo que este número variou aleatoriamente ao longo do coro. Em geral, os machos vocalizam durante 18,5% do coro, cuja duração média foi de $3,98 \pm 1,59$ minutos ($n = 3$).

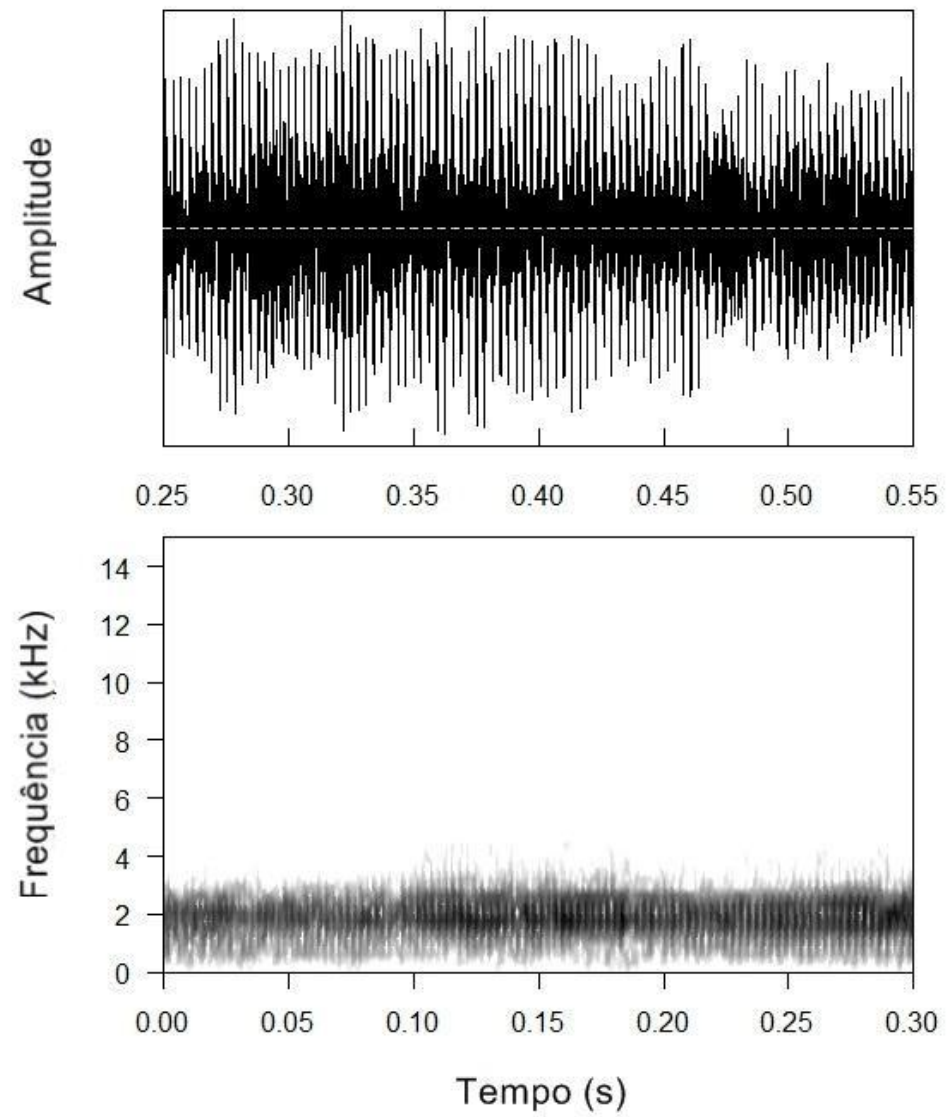


Figura 2. Oscilograma e espectrograma evidenciando a nota K, pulsos produzidos pelos machos durante o *display*.

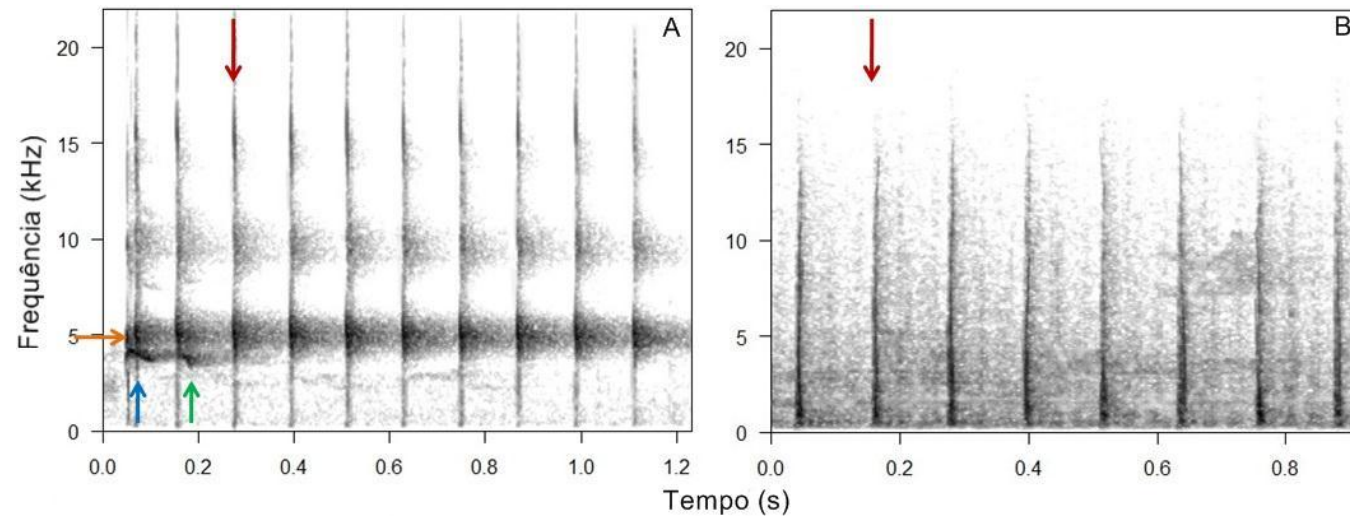


Figura 3. Exemplos de finalização de *display* em roda. A) Finalização de *display* por um macho adulto. As setas azul, verde e laranja em a indicam a posição das notas H, I e J respectivamente, em composição com os sons mecânicos gerados pelas batidas das asas, indicado pelas setas vermelhas em A e B. B) Finalização de *display* por um macho jovem que produz apenas o som mecânico.

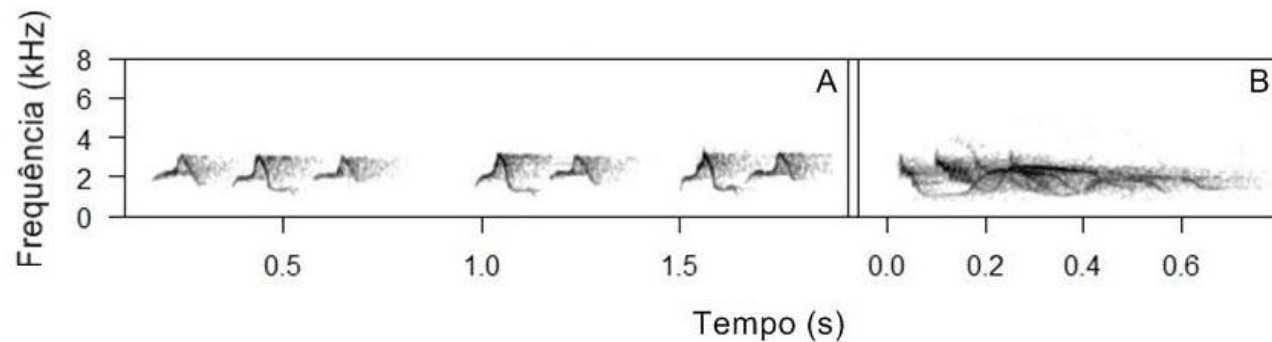


Figura 4. Exemplos de variações na produção do coro. A) Coro em sequência composto por notas A. B) Coro em sobreposição composto por notas E.

Características da vocalização do *display* em roda

O melhor modelo de GLMM selecionado indica que a porção do *display* é o único parâmetro influenciando a duração dos intervalos entre pulsos (Tabela 3). A duração média do intervalo no início do *display* não difere em relação ao meio e ao fim ($z=1,43$, $gl=64$, $p=0,46$ e $z=-1,52$, $gl=64$, $p=0,38$, respectivamente), mas diminui do meio para o fim ($z=-2,94$, $gl=64$, $p=0,009$, Tabela 2, Figura 5). Ainda, nota-se que a porção inicial do *display* possui maior variação referente ao tamanho do intervalo do que as demais (Figura 5). As variáveis duração do *display*, pico de frequência e idade do indivíduo foram incluídas apenas no segundo melhor modelo, que apresenta menor suporte para explicar a variação dos dados (Tabela 2).

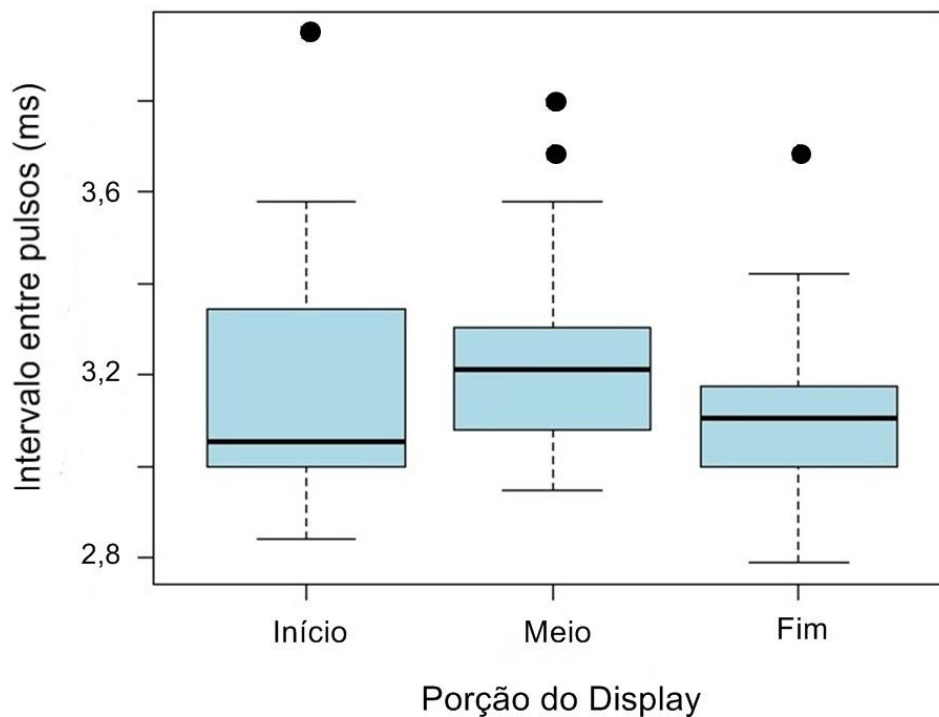


Figura 5. Boxplot do intervalo entre pulsos (s) para as porções de início, meio e fim do *display*. Os círculos representam valores extremos, a faixa central representa a mediana das amostras e os limites da caixa os intervalos de 25% a 75% das observações.

Tabela 3. Resultado da seleção de modelos da duração dos intervalos entre pulsos da vocalização produzida durante o *display* dos tangarás em função da porção do *display* (início, meio e fim), duração do *display* (s), pico de frequência (kHz) e idade do indivíduo (jovem ou adulto). As variáveis identidade do display e identidade do lek foram incluídas como variáveis aleatórias. O melhor modelo encontrado está em negrito.

Modelo	Variável resposta	Variáveis preditoras	Variáveis aleatórias	Distribuição	AIC	Δ AIC	W
glmm1	Intervalo*	Porção	<i>Display</i>	Normal	-424.7	-	0,600
glmm2	Intervalo*	Porção+duração**+pico de frequência*+idade do indivíduo	<i>Display</i>	Normal	-423.4	1,3	0,313
glmm Nulo	Intervalo*	1	<i>Display</i>	Normal	-420.8	3,9	0,085
glmm3	Intervalo*	Porção+duração**+pico de frequência*+idade do indivíduo	<i>Lek/Display</i>	Normal	188.7	613,4	3,8e-134

W. Peso do modelo, AIC. Critério de Informação de Akaike, Δ AIC. Diferença entre o AIC do melhor modelo e outros valores de AIC, Porção. Divisão do *display* em início, meio e fim, Duração. Duração do *display* em segundos, Pico de frequência. Valor de frequência em Hz que possui o maior nível de energia da seleção, Idade do indivíduo. Indivíduo que finaliza o *display*, jovem ou adulto, *Display*. Identificação do *display* analisado, *Lek*. Identificação do *lek* em que foi feito o *display*. * transformada em escala logarítmica de base 10, ** transformada em escala de raiz quadrada

4. DISCUSSÃO

Descrição das vocalizações

O tangará produz onze elementos acústicos distintos, se apresentando dentro do esperado para a média do tamanho do repertório acústico do gênero, com base em outros estudos (Trainer & McDonald, 1993; DuVal, 2007). Dentre os elementos produzidos, quatro são estritamente relacionados ao *display* (notas H, I, J e som mecânico) e um ainda não havia sido descrito (som mecânico) para a espécie.

Os pulsos aparentemente estão presentes em todas as espécies do gênero. Estes foram previamente identificados e descritos de acordo com sua fonética como: “wah” ou “waan^h”, quando feitos fora do comportamento do *display* (*Chiroxiphia lanceolata*, DuVal, 2007; *Chiroxiphia linearis*, Trainer & McDonald, 1993) e como “nrawnrawnraw”, “nyanyown^h”, “miaow raow” ou “whee”, quando no contexto do *display* (*Chiroxiphia lanceolata*, DuVal, 2007; *Chiroxiphia linearis*, Trainer & McDonald, 1993; Slud, 1957; Foster, 1977; *Chiroxiphia pareola*, Gilliard, 1959). No entanto, pela primeira vez para o gênero foi possível identificar que a natureza desta vocalização é completamente distinta das demais. Diferentemente do esperado, este som contínuo sofre rápidas modulações na onda de amplitude, gerando uma série sucessiva de pulsos sinusoidais. No espectrograma, esse evento pode gerar um artefato representado por uma frequência principal com diversas bandas laterais (Vielliard, 1993). A presença do artefato pode levar a uma interpretação errônea da natureza do som, sendo necessário alterar o parâmetro espectrográfico de *window size* para visualizá-lo corretamente. Ainda, é possível confirmar pelas bandas laterais que se trata de um fenômeno de pulsos por meio de uma fórmula simples (Rossing, 1990). As bandas são separadas por uma frequência correspondente a um dividido pelo período de modulação entre dois pulsos, seguindo o descrito na fórmula

$$F = 1/T .$$

Os mesmos pulsos são emitidos em interações agonísticas ou em eventos de provável estabelecimento de dominância entre machos. Quando nestes contextos, estão quase sempre associados a comportamentos que evidenciem características marcantes da espécie. É comum vê-los levantar a cauda e abaixar a cabeça na postura de reverência, evidenciando as rectrizes centrais alongadas e a coroa avermelhada. Diversas vezes este comportamento culminou em ataques agressivos (expulsar outro macho do poleiro e/ou voar para cima e bicá-lo, caindo no chão o indivíduo agredido ou ambos).

Em relação às outras vocalizações descritas, verificamos a existência de notas foneticamente parecidas em outras espécies do gênero (comparação com dados não publicados disponíveis na Macaulay Library, Cornell Lab of Ornithology), e eventualmente semelhanças com espectrogramas publicados (Trainer & McDonald, 1993; Trainer & McDonald, 1995; Trainer & Parsons, 2001; Pacheco & Laverde, 2004; DuVal, 2007). É visível que diversas notas podem estar presentes em um mesmo contexto comportamental e diversos contextos podem ser designados para uma única nota, de maneira que não haja uma distinção completa. Vários sons apresentam elementos em comum. Assim, representam gradações em um espectro, explicando a semelhança de suas funções.

Sons mecânicos

Os sons mecânicos são amplamente distribuídos na família Pipridae (Prum, 1998). Contudo, considerando o gênero *Chiroxiphia*, até o momento só conhecia-se a presença destes em uma espécie (*C. lanceolata*, DuVal, 2007). Com base nos resultados obtidos pelas amostras coletadas por nosso estudo fica evidente que o som também é produzido pelo tangará, aumentando as chances de encontrá-lo nas outras três espécies do gênero. No entanto, a maneira com que é produzido ainda não é totalmente clara, visto que o movimento das asas é muito rápido para ser identificado a olho nu. DuVal (2007) sugere que este pode ser produzido pela batida de duas raques da mesma asa, porém o mecanismo ainda é desconhecido.

Coro

A produção de cantos sincronizados em *C. caudata* é diferente da de seus congêneres em diversos aspectos. Denominamos o canto sincronizado de “coro”, pois não há um número fixo de indivíduos que participam desta atividade. Em outras espécies de *Chiroxiphia* a sincronia de cantos para atração de fêmeas é composta invariavelmente por dois indivíduos e, portanto, configura-se em dueto. Os machos formam duplas fixas ao longo do tempo e não há envolvimento de outros indivíduos. Nestas espécies cada macho produz uma única nota, que é sobreposta com a do outro participante (*C. linearis*, Trainer & McDonald, 1993; *C. lanceolata*, Duval, 2007). Não se encontra muita variação no tipo e quantidade de notas produzidas (Trainer & McDonald, 1993; Duval, 2007). Estudos com a espécie *C. linearis* demonstraram que os machos coordenam suas vocalizações com

seus pares de dueto, tornando-as mais consistentes de acordo com a idade do indivíduo, o que se relaciona positivamente com a taxa de visitação das fêmeas (Trainer *et al.* 2002).

Em *C. caudata* observa-se muita variação nesta atividade. Diferentes notas podem ser produzidas em ordens, tipo de sincronização e em quantidades distintas. Apesar de a nota E ter sido a mais utilizada em sincronizações sequenciais de duas notas, este não é o padrão para todos os poleiros, que podem apresentar pequenas variações em relação ao tipo de nota e de sincronia. O número variável de indivíduos que participam das atividades nos poleiros pode dificultar o aprimoramento da consistência do coro. A julgar pelo número de notas emitidas por sincronia e o número de machos presentes nos arredores do poleiro, é possível que os indivíduos vocalizem mais de uma vez em uma mesma sincronização. Dessa forma, é possível que outras características que não o grau de sincronia estejam envolvidas na sinalização da qualidade.

Displays

De 23 *displays* analisados, apenas seis foram feitos na presença de fêmea. O maior número de treinos pode estar relacionado à competição pela dominância do *lek* ou ao aprimoramento do *display* de maneira a torná-lo mais atrativo (Foster, 1981; DuVal, 2007). Ainda que estas hipóteses não sejam mutuamente excludentes, as evidências sugerem que o aprimoramento do *display* pode ser mais importante. Diversas vezes os machos foram vistos treinando sozinhos e, tanto em treinos solitários como em grupos, é possível perceber variação entre *displays* de jovens e adultos. A variação mais marcante ocorre nas porções terminais do *display* por meio da completa ausência das notas H, I e J (Figura 3, letra b). Nesses casos, o *display* é finalizado apenas com a produção de sons mecânicos. Os sons mecânicos também aparentam ser produzidos de forma diferente, visto que no espectrograma observa-se uma menor banda de frequência (de 0 Hz a 15 Hz) e a energia concentra-se nas faixas de frequência entre 0 Hz e 5 Hz (Figura 3). A evidência de que as fêmeas de *C. linearis* parecem preferir duetos mais consistentes sugere que qualquer mecanismo que favoreça a similaridade do canto dos machos tende a ser selecionado e pode prevalecer e se desenvolver em mais de uma atividade cooperativa e em mais de uma espécie do gênero (Trainer & McDonald, 1995).

Ainda, a maior variação na porção inicial do *display* indica uma menor consistência na duração do intervalo entre os pulsos da vocalização no começo da atividade. Ao longo do meio e final do *display*, nota-se que a variação do tamanho do intervalo diminui gradualmente. Desta forma, os machos aumentariam a consistência do canto, tornando o

display possivelmente mais elaborado e atrativo para as fêmeas. Os machos de *C. linearis*, cujo dueto aprimorado conquistou maior número de visitas, usualmente realizam as exibições em pares fixos (Foster, 1977; Trainer & McDonald, 1995). Nestes, os parceiros permanecem juntos desde uma estação reprodutiva até longos anos de associação (Foster, 1977; Trainer *et al*, 2002). Em *C. caudata*, que realiza os *displays* em grupos sem um número fixo de indivíduos, é possível que este aprimoramento ocorra também em uma escala de tempo menor, como ao longo da exibição.

Alguns efeitos com possível influência podem ter sido mascarados devido a características dos dados. Por exemplo, o modelo incorporando o efeito aleatório *lek* não foi o melhor ranqueado pelos valores de AIC. No entanto, alguns poleiros possuíam maior número de amostras em relação a outros, refletindo o maior número de atividades em certos locais. Outra variável possivelmente mascarada é a identidade do indivíduo. Visto que muitos machos não foram capturados, é possível que diversos *displays* tenham sido feitos pelos mesmos indivíduos. Dessa forma, não foi possível avaliar a presença de autocorrelação intraindividual em algumas exibições.

5. CONCLUSÃO

O repertório acústico do tangará, como outros da família, é pequeno quando comparado a passeriformes com grande capacidade de aprendizado e desenvolvimento de canto, como os da Subordem Oscines (Catchpole & Slater, 2008). No entanto, a presença de elementos acústicos com ampla modulação, o envolvimento dos indivíduos em exibições cooperativas e passíveis de aprimoramento demonstram adaptações fisiológicas e comportamentais potencialmente complexas nos indivíduos.

A caracterização e o estudo dos sons produzidos pelo *C. caudata* não só nos permite ampliar o conhecimento acerca da espécie de forma descritiva, mas também explorar, através de características atuais, a evolução do grupo direcionada pela seleção sexual. Desta forma, este trabalho representa um dos primeiros passos para o estudo de uma espécie que, embora amplamente distribuída por toda a Mata Atlântica, é pouco conhecida acerca do seu comportamento.

6. REFERÊNCIAS

Andersson, M. 1987. Sexual Selection. Monographs in Behavior and Ecology, Princeton: Princeton University Press.

Bioacoustics Research Program. 2011. Raven Pro: Interactive Sound Analysis Software (Version 1.4). Computer software. Ithaca, NY: The Cornell Lab of Ornithology. Available from <http://www.birds.cornell.edu/raven>.

Bradbury, JW; Vehrencamp, SL. 2011. Principles of Animal Communication. Sinauer, Sunderland, MA, 2^aed.

Catchpole, CK; Slater, PJB. 2008. Bird song: Biological themes and variation. Cambridge: Cambridge University Press, 2^a ed.

Darwin, CR. 1871. The Descent of Man and Selection in Relation to Sex. London: John Murray, 1^a ed.

Doucet, SM; McDonald, DB; Foster, MS; Clay, RP. 2007. Plumage development and molt in long-tailed manakins (*Chiroxiphia linearis*): variation according to sex and age. The Auk, 124:29–43.

DuVal, EH. 2007. Cooperative display and lekking behavior of the lance-tailed manakin (*Chiroxiphia lanceolata*). The Auk, 124:1168-1185.

Emlen, ST; Oring, LW. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. Science, 197:215-223.

Fisher, RA. 1915. The evolution of sexual preference. Eugenics Review, 3:184-192.

Fisher, RA. 1930. The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford: Oxford University Press.

Foster, MS. 1977. Odd couples in manakins: a study of social organization and cooperative breeding in *Chiroxiphia linearis*. *The American Naturalist*, 111:845-853.

Foster, MS. 1981. Cooperative behavior and social organization of the Swallow-Tailed Manakin (*Chiroxiphia caudata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 9:167-177.

Foster, MS. 1987. Delayed maturation, neotony, and social system differences in two manakins of the genus *Chiroxiphia*. *Evolution*, 41:547-558.

Gilliard, ET. 1959. Notes on the courtship behavior of the blue-backed manakin *Chiroxiphia pareola*. *American Museum Novitates*, 1942:1-19.

Gilliard, ET. 1963. The evolution of bowerbirds. *Scientific American*, 209:38-47.

Hamilton, WD; Zuk, M. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science*, 218:384-386.

Hoelzer, GA. 1989. The good parent process of sexual selection. *Animal Behaviour*, 38:1067-1078.

Ihering, von R. 1936. El Tangara o "Bailarín", *Chiroxiphia caudata*. *Hornero*, 006:311-313.

Lukianchuk, KC; Doucet, SM. 2014. Cooperative courtship display in long-tailed manakins *Chiroxiphia linearis*: predictors of courtship success revealed through full characterization of display. *Journal of Ornithology*, 155:729-743.

Maack, R; 1968. *Geografia Física do Estado do Paraná*. Curitiba: Banco de Desenvolvimento do Paraná, Universidade Federal do Paraná, Instituto de Biologia e Pesquisa Tecnológica.

Mallet-Rodrigues, F; Dutra, R. 2012. Acquisition of definitive adult plumage in male blue manakins *Chiroxiphia caudata*. *Cotinga*, 34: 24-27.

Marler, P. 1967. Animal communication signals. *Science*, 157:769-74.

McDonald, DB. 1989. Correlates of male mating success in a lekking bird with male-male cooperation. *Animal Behavior*, 37:1007-22.

McDonald, DB; Potts, WK. 1994. Cooperative display and relatedness among males in a lek-mating bird. *Science*, 266:1030-1032.

Moller, AP; Alatalo, RV. 1999. Good-genes effects in sexual selection. *Proceedings of the Royal Society of London. Biological Sciences*, 266:85-91.

Pacheco, A; Laverde, O. 2004. Comportamiento reproductivo de *Chiroxiphia lanceolata* (Pipridae: Aves) en un bosque intervenido del Tolima, Colombia. *Acta Biologica Colombiana*, 9:47-54.

Payne, RB. 1984. Sexual Selection, Lek and Arena Behavior, and Sexual Size Dimorphism in Birds. *Ornithological Monographs*, 33:1-52.

Prum, RO. 1990. Phlogenetic analysis of the evolution of display behavior in the Neotropical manakins (Aves: Pipridae). *Ethology*, 84:202-231.

Prum, RO. 1998. Sexual selection and the evolution of mechanical sound production in manakins (Aves:Pipridae). *Animal Behavior*, 55:977–994.

Prum, RO. 2012. Aesthetic evolution by mate choice: Darwin's really dangerous idea. *Philosophical Transactions of the Royal Society. Biological Sciences*, 367, 2253–2265.

R Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.

Rossing, TD. 1990. *The Science of Sound*. Boston: Addison-Wesley Publishing Company, 2a ed.

Sick, H. 1997. *Ornitologia Brasileira*. Rio de Janeiro: Editora Nova Fronteira. 4a ed.

Slud, P. 1957. The song and dance of the long tailed manakin, *Chiroxiphia linearis*. The Auk, 74:333-339.

Snow, D. 1976. The Web of Adaptation. Bird studies in the American tropics. New York: Demeter Press Quadrangle.

Trainer, JM; McDonald, DB. 1993. Vocal repertoire of the long tailed manakin and its relation to male cooperation. The Condor, 95:769-781.

Trainer, JM; McDonald, DB. 1995. Singing performance, frequency matching and courtship success of long-tailed manakins (*Chiroxiphia linearis*). Behavioral Ecology and Sociobiology, 37:249-254.

Trainer, JM; McDonald, DB; Learn, WA. 2002. The development of coordinated singing in cooperatively displaying long-tailed manakins. Behavioral Ecology, 13:65-69.

Trainer, JM; Parsons, RJ. 2001. Uniformity of long tailed manakin songs from three localities in Costa Rica. The Wilson Bulletin, 113:431-434.

Vielliard, J. 1993. 'Side bands' artefact and digital sound processing. Bioacoustics, 5:159-162.

Zahavi, A. 1975. Mate selection: a selection for handicap. Journal of Theoretical Biology, 53:205-214.

Zahavi, A. 1977. The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). Journal of Theoretical Biology 67:603-605.

Zuk, M; Johnson, K; Thornhill, R; Ligon, JD. 1989. Parasites and male ornaments in free-ranging and captive red jungle fowl. Behavior, 114:1-4.