

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ  
SETOR DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

**HELENA ODY NEVES**

**PALCO DUETO E CORO: OS PARÂMETROS QUE VIABILIZAM O  
CORTEJO DOS TANGARÁS (*Chiroxiphia caudata*)**

**CURITIBA**

**2023**

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ  
SETOR DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

**HELENA ODY NEVES**

**PALCO DUETO E CORO: OS PARÂMETROS QUE VIABILIZAM O CORTEJO  
DOS TANGARÁS (*Chiroxiphia caudata*)**

Trabalho apresentado à disciplina de ESTÁGIO SUPERVISIONADO EM BIOLOGIA I e II (BIO026 e BIO027), sob orientação da Professora Dra. Lilian Tonelli Manica

Orientador(a): Prof(a). Dr(a) Lilian Tonelli Manica

**CURITIBA**

**2023**

## AGRADECIMENTOS

Sempre fui apaixonada por animais. Desde criança dizia para todos que seria bióloga quando crescesse. E cá estou, finalizando um curso de 5 anos com o mesmo brilho nos olhos e com o mesmo entusiasmo, se não dizer, ainda mais. Quando ingressei na universidade não fazia a menor a ideia com o que eu iria trabalhar, mas uma coisa era certa: seria na área da Zoologia. Tive muitas experiências pessoais ao longo dos meus 24 anos e dentro do curso que me guiaram para onde estou hoje, elas definitivamente me direcionaram para esse ramo incrível da Ornitologia e do Comportamento Animal. As aves me acompanham muito antes de um dia imaginar estuda-las, eu realmente não imaginava, e hoje posso dizer que sou completamente feliz e realizada com o que faço.

Certamente uma pessoa teve grande influência nisso, minha mãe. Ela sempre viu meu cuidado e amor pelos pequenos passarinhos que trazia enfermos para casa, o meu apego com nossos galos “Ozíris” e “Anubis” e com os filhotes de calopsita que nasceram algumas vezes aqui em casa. São incontáveis os que já passaram pelas minhas mãos e que retornaram para a natureza. Isso sempre foi um gesto genuíno da minha parte, e claro, eu gostava de estudar sobre suas necessidades e sobre suas histórias naturais para melhor compreende-los. Com isso, minha mãe dizia: “tu ainda vais trabalhar com aves”, “filha, já pensou em trabalhar com aves? Tu se dás tão bem com elas”. Eu ouvia estas falas, mas ainda não sabia.

Em 2020 eu estava na metade da graduação quando ocorreu o evento mais marcante da vida de muitas pessoas pelo mundo, a pandemia do COVID-19. O que fazer durante o caos onde todos devem ficar isolados e onde todas as aulas se tornaram on-line? Neste momento eu me vi em um profundo limbo, não tinha mais nenhuma perspectiva para o meu futuro na biologia. Como eu entraria em um laboratório e realizaria atividades em campo, se tudo estava fora de alcance? Eu certamente ainda não sabia com o que trabalhar, mas por um lado a pandemia me serviu para eu descobrir. Encontrei uma câmera antiga do meu pai, então resolvi sair e fotografar tudo que via da natureza pela vizinhança. Fotografava plantas, insetos, paisagens, mas nada era tão emocionante quanto fotografar uma ave. Então se tornou um hobby contempla-las e registrar suas belezas únicas e diversas. E, como sempre fui muito ativa nas redes sociais, comecei a postar as fotos das aves que encontrava e junto eu escrevia legendas falando sobre cada espécie registrada. Aprendi tanto nesse meio tempo sobre suas classificações, hábitos de vida e distribuições que quando percebi era o grupo que mais tinha conhecimento e interesse em estudar.

Ali eu despertei para o começo de um sonho e tracei meu objetivo. Com o fim da pandemia procurei um laboratório que trabalhasse com aves, e aí que entra o Laboratório de Ecologia Comportamental e Ornitologia (LECO) da UFPR. Conversei com a prof.<sup>a</sup> Lilian sobre meu interesse e ela me recebeu de braços abertos num cenário pós-pandêmico. Muito obrigada prof.<sup>a</sup>! Sou imensamente grata por ter ingressado neste laboratório e eternamente grata pela minha professora orientadora. Além do início de uma realização, entrar no LECO permitiu eu conhecer pessoas incríveis, primeiramente o Rafa, meu amigo e “guru” que me acolheu com carinho e com muita paciência, auxiliando em todas as etapas. Agradeço aos antigos integrantes do laboratório pelas coletas de dados realizadas. Ao prof.<sup>o</sup> André, esposo

da prof.<sup>a</sup> Lilian, que acompanhou toda minha trajetória até aqui, e aos meus amigos e colegas Elisa, Carol, Pablo e Ruth! Vocês são demais!

Agradeço a todos que são presentes na minha vida e que de alguma forma participaram dessa trajetória, principalmente minhas amigas maravilhosas, Erica, Maria e Isa, que sem elas eu não sei o que seria de mim nesses 5 anos de curso, cheios de altos e baixos. Vocês são presentes para mim!

Por fim e não menos importante, agradeço à minha família, meus pais e irmãos, que sempre estiveram presentes me apoiando, incentivando e me dando amor. Obrigada pai, por ser um homem trabalhador e persistente que me ensina a nunca desistir dos meus sonhos, não importa o obstáculo que apareça. Obrigada mãe, por ser minha amiga e suporte de toda vida, que me ensina a ser forte e batalhadora. E agradeço do fundo do meu coração, meu amigo e companheiro Jonathan, que me inspira e me motiva todos os dias a ser sempre melhor e a construir um futuro onde o amor pela vida prevaleça!

Além de tantas pessoas queridas, também agradeço ao Instituto Água e Terra do Paraná (IAT) por me conceder a autorização para realizar as coletas dos dados em campo. Agradeço ao Mananciais da Serra por ceder o local para o meu estudo e por me proporcionar a trabalhar em meio à tantas belezas naturais. Agradeço a todos os funcionários e vigias da Sanepar, em especial à Ana e a Claudia. Agradeço ao ICMBio e ao CEMAVE. Agradeço ao professor Dr. Maurício Mora e ao Dr. Paulo Amorim que aceitaram receber e ler este trabalho. E ofereço meus profundos agradecimentos à Universidade Federal do Paraná, ao setor de Ciências Biológicas e ao departamento de Zoologia, assim como para as agências financeiras, em especial ao CNPq.

## RESUMO

Os tangarás (*Chiroxiphia caudata*) são conhecidos por suas exibições cooperativas de cortejo, onde dois ou mais machos se reúnem em poleiros específicos e realizam uma série de movimentos coordenados e vocalizações complexas para impressionar as fêmeas. Este trabalho teve por objetivo, responder quais características dos poleiros podem ser mais atrativas na escolha para a realização das danças e visitação da fêmea para as exibições, e compreender as diferenças nos padrões acústicos dos coros emitidos antes das exibições. Analisamos nove poleiros de seis cortes diferentes e suas respectivas características físicas (altura, angulação, comprimento e espessura) relacionando-os com as taxas de display completo, incompleto, display solo, treinos e visitação de fêmeas. Também analisamos os caracteres acústicos de banda de frequência 90%, frequência de pico, intervalo entre coordenações vocais, taxa de emissão de coordenações vocais e o intervalo entre o final do coro e o início da atividade de 40 áudios contendo registros de coros que antecedem exibições de treino entre machos e displays para as fêmeas. Encontramos que as taxas de displays, treinos e visitação de fêmeas não possuem relação com a altura, o ângulo e com o comprimento dos galhos utilizados para as exibições. Contudo, observamos que as taxas de displays são negativamente relacionadas a espessura dos galhos. Também encontramos que a banda de frequência, a frequência de pico e intervalo entre coordenações vocais não diferem de acordo com o tipo de exibição, entretanto, a taxa de coordenações vocais e o intervalo entre final de um coro e o começo de uma exibição são maiores em coros que antecedem displays do que em coros que antecedem treinos. Nossos resultados demonstram que tangarás preferem galhos com espessuras menores para realizarem suas exibições, possivelmente por estímulos de sinais vibracionais e pela anatomia de seus pés, e que existem diferenças na estrutura dos coros de acordo com o tipo de exibição, sendo estas, possíveis formas de sinalização para os receptores sobre a intenção dos chamados.

Palavras-chave: Aves Neotropicais, Bioacústica de Aves, Comportamento Reprodutivo, Lek.

## ABSTRACT

Swallow-tailed Manakins (*Chiroxiphia caudata*) are known for their cooperative courtship displays, where two or more males gather on specific perches and perform a series of coordinated movements and complex vocalizations to impress females. The aim of this study was to find out which characteristics of the perches might be most attractive when it comes to choosing them for dances and visiting females for the displays, and to understand the differences in the acoustic patterns of the choruses emitted before the displays. We analyzed nine perches of six different courts and their respective physical characteristics (height, angulation, length and thickness), relating them to the rates of complete display, incomplete display, solo display, training and female visitation. We also analyzed the acoustic parameters of 90% frequency bandwidth, peak frequency, mean between-coordinations interval, note coordination emission rate and the interval between the end of the chorus and the beginning of the activity of 40 audios containing recordings of choruses that precede training displays between males and displays for females. We found that the rates of displays, training and female visitation were not related to the height, angle and length of the branches used for the displays. However, we observed that display rates are negatively related to branch thickness. We also found that the frequency band, peak frequency and interval between vocal coordination did not differ according to the type of display, however, the rate of vocal coordination and the interval between the end of a chorus and the beginning of a display were greater in choruses preceding displays than in choruses preceding training. Our results show that tangarás prefer branches with smaller thicknesses to perform their displays, possibly due to the stimuli of vibrational signals and the anatomy of their feet, and that there are differences in the structure of the choruses according to the type of display, which are possible ways of signaling the receivers about the intention of the calls.

Keywords: Bird Bioacustics, Neotropical Birds, Reproductive Behaviour, Lek

## **LISTA DE FIGURAS**

Figura 1 - Fotografias dos poleiros encontrados nas estações reprodutivas de 2022 e 2023. As iniciais “P” representam os poleiros e as iniciais “C” representam suas respectivas cortes. ....	15
Figura 2 - Localidade das seis cortes (cores) e dos nove poleiros (pontos enumerados) encontrados no Parque Estadual Pico do Marumbi - Mananciais da Serra, Piraquara, Paraná. ....	16
Figura 3 - Gráfico das taxas de displays completos e incompletos em relação ao segundo componente (PC2) da análise de componentes principais que resume os parâmetros físicos dos poleiros. Os gráficos indicam que quanto maior PC2 (menores espessuras de poleiro) maior a quantidade de exibições de displays completos e incompletos. As cores indicam a identidade de cada poleiro.....	19
Figura 4 - Resultados da comparação dos parâmetros acústicos do coro de <i>Chiroxiphia caudata</i> antecedendo atividades de treino e display. As siglas BF, FP, IC, TCV e ICA representam a banda de frequência, a frequência de pico, o intervalo médio entre coordenações vocais, a taxa de coordenações por minuto e o intervalo entre o final do coro e início de uma atividade (display e treino), respectivamente. O asterisco indica diferença significativa entre as atividades. ....	21

## **LISTA DE TABELAS**

Tabela 1 - Valores mínimos, máximos e médias dos parâmetros físicos dos poleiros e seus valores de correlação com os dois primeiros componentes da Análise de Componentes Principais.....	18
Tabela 2 - Coeficientes de PC1 e PC2 em relação às taxas de display completo, display incompleto, display solo, treino e visitação de fêmea. ....	18
Tabela 3 - Médias $\pm$ desvios padrão, valores mínimos e máximos dos parâmetros do coro analisados nos dois contextos, antes de um treino ou display para fêmea. (n = 10 cortes). ....	19

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO.....</b>	<b>11</b>
<b>2 MATERIAL E MÉTODOS .....</b>	<b>14</b>
<b>2.1 ANÁLISES ESTATÍSTICAS .....</b>	<b>17</b>
<b>3 RESULTADOS .....</b>	<b>18</b>
<b>3.1 PARÂMETROS FÍSICOS DOS POLEIROS .....</b>	<b>18</b>
<b>3.2 PARÂMETROS ACÚSTICOS DO CORO .....</b>	<b>19</b>
<b>4 DISCUSSÃO .....</b>	<b>22</b>
<b>4.1 PARÂMETROS FÍSICOS DO POLEIRO .....</b>	<b>22</b>
<b>4.2 PARÂMETROS ACÚSTICOS DO CORO .....</b>	<b>24</b>
<b>5 CONSIDERAÇÕES FINAIS .....</b>	<b>26</b>
<b>6 REFERÊNCIAS.....</b>	<b>26</b>

## 1 INTRODUÇÃO

O estudo do comportamento de cortejo das aves vem de longa data. Grandes nomes, como Charles Darwin (1888) e Alfred Russel Wallace (1962) detalharam os padrões comportamentais das aves-do-paraíso e das aves arquitetas (*bowerbirds*), conhecidas por suas exuberantes plumagens e comportamentos nupciais intrigantes. A escolha de parceiros não é tarefa fácil para animais que possuem sistema de acasalamento em *lek*. Nestes sistemas, as fêmeas visitam diversos territórios de machos competidores, e selecionam aqueles com as melhores características (Balmford, 1991; Théry, 1992). As fêmeas avaliam a qualidade dos machos e se beneficiam indiretamente pela transmissão de bons genes à sua prole, visto que os machos não contribuem com recursos e nem com cuidado parental (Balmford, 1991). Fêmeas podem selecionar machos em função, também, da qualidade do seu sítio de exibição, como a sua estrutura física e espacial. Fêmeas de *Manacus manacus* acasalam mais frequentemente com machos centrais do que periféricos dentro das arenas (Snow, 1962; Lill, 1974; Shorey, 2002; Cestari & Pizo, 2014), que podem influenciar a comunicação entre indivíduos (Vehrencamp & Théry, 1995; Shorey, 2002). A otimização da comunicação entre os indivíduos favorece a transmissão de informações relacionadas à aptidão dos emissores, (Conerc et al., 2019). Sinais acústicos e visuais desempenham papel crucial no contexto reprodutivo (Andersson, 1994), pois, a depender da sua qualidade, é possível que machos e fêmeas entendam qual é a intenção comportamental.

No Brasil, Helmut Sick (1959) foi um dos pioneiros a realizar um compilado de observações acerca de uma das famílias mais expressivas de aves da nossa fauna, os piprídeos. Com 37 espécies brasileiras abrigadas em 14 gêneros (Pacheco et al., 2021), a família Pipridae se destaca entre os Passeriformes, por suas plumagens ornamentadas e complexo sistema de acasalamento (Sick, 1959; Snow, 1963; Foster, 1981; Payne, 1984). Exclusivamente neotropicais, apesar de assumir-se que fêmeas seriam monogâmicas (e.g., *Manacus* sp., Lill, 1974; *Antilophia galeata*, Marini & Cavalcanti, 1992), a maioria dos piprídeos exibe poliginia e agregações em *lek* distribuídas em arenas, onde os machos se apresentam com movimentos padronizados e manobras acrobáticas para as fêmeas (Snow, 1963, Bradbury, 1981; Payne, 1984; Prum, 1990).

Em Pipridae, os tangará (Chiroxiphia caudata, Passeriformes: Pipridae) apresentam um dos comportamentos reprodutivos mais elaborados dentre todas as aves (Snow, 2004;

Cárdenas-Posada et al., 2018), caracterizado por intensa seleção sexual onde os machos se agrupam de forma cooperativa para cortejar a fêmea (Foster, 1981; Francisco et al., 2009; Zima et al., 2017) e somente o macho dominante tem acesso às cópulas (Foster, 1981; McDonald, 1989). Os machos são poligínicos e não realizam cuidado parental (Foster, 1981; Francisco, Gibbs e Galetti, 2009) sendo a fêmea a única responsável pela construção do ninho e todo cuidado com a prole (Snow, 2004; Zima et al., 2017). A espécie possui distribuição pelas florestas úmidas neotropicais da Argentina, Uruguai, Paraguai, e no Brasil especificamente dentro do ameaçado bioma Mata Atlântica (BirdLife International, 2023). Como a maioria dos piprídeos, os tangarás ocupam principalmente os estratos inferiores e médios da floresta, geralmente próximos aos rios (Ridgely & Tudor, 1997; Snow, 2004; Zima et al., 2017).

O *lek* dos tangarás é do tipo explodido, cujas arenas de exibição abrigam várias cortes de machos, definidas como grupos de indivíduos que se reúnem para a dança de acasalamento e que competem por cópulas (Foster, 1981; Snow, 2004; Doucet et al., 2007; Brodt et al., 2011). Este sistema de acasalamento resulta em uma elevada variação no sucesso de cópula entre machos dominantes, devido à escolha por parte das fêmeas, o que intensifica a seleção sexual (McDonald, 1989; Balmford, 1991; Shorey, 2002; Doucet et al., 2007). As cortes estão localizadas distantes entre si (em média, 250m, Della Flora, 2010) sendo que indivíduos de cortes diferentes podem se escutar sem contato visual (Gilliard, 1963; Foster, 1981). Os machos tendem a se exibir nas mesmas cortes e muitas vezes nos mesmos poleiros (McDonald, 1989; Théry, 1992; Doucet et al., 2007; DuVal, 2007; Zima et al., 2017), assim como em outras espécies do gênero (Trainer & McDonald 1995; DuVal, 2007; Villegas et al., 2018; Cárdenas-Posada et al., 2018), e acabam escolhendo aqueles com características físicas semelhantes (ex: espessura e altura, Ribeiro et al. 2019). Possivelmente, as fêmeas utilizam características relacionadas ao microhabitat para avaliar a qualidade das cortes, e escolher permanecer ou não nos poleiros durante as exibições (Ribeiro et al. 2019), uma vez que podem otimizar a qualidade visual e acústica da dança.

As exibições combinam componentes acústicos, motores e visuais e, geralmente, começam com o macho dominante ou um sentinel emitindo fortes chamados para o recrutamento de outros indivíduos para a dança e para a atração das fêmeas (Foster, 1981; Ribeiro et al., 2019). No gênero *Chiroxiphia*, os machos comumente performam em dupla para as fêmeas e vocalizam em duetos (Trainer & McDonald 1993, DuVal, 2007). *C. linearis*, *C. lanceolata*, *C. boliviiana* e *C. pareola* vocalizam em dueto antes e durante as exibições

(Trainer & McDonald 1995; DuVal, 2007; Villegas et al., 2018; Cárdenas-Posada et al., 2018). Entretanto, em *C. caudata*, muitas vezes estas vocalizações são emitidas por mais de um macho, caracterizando o “coro”, um tipo de vocalização onde vários machos realizam coordenações vocais (vocalização de notas emitidas simultaneamente por dois ou mais indivíduos) sobrepostas ou antifonais, cujas notas possuem modulações de frequência ascendente e descendente e são de curta duração (Schaedler et al., 2019). O coro é emitido nos estratos superiores da mata, servindo de alerta para os machos se reunirem nas cortes (Foster, 1981; Schaedler et al., 2019) e também pode ser estimulado com a chegada da fêmea no poleiro (Foster, 1981). Esta vocalização, geralmente antecede um treino entre os machos, performado na ausência da fêmea, ou uma exibição (“display”) para a fêmea (Schaedler et al., 2019). O display cooperativo deve contar com a participação de, pelo menos, dois machos (um dominante e um ou mais subordinados) organizados em fileira, e estes irão realizar uma série de movimentos repetitivos e coordenados, entre eles “limpando o bico”, “reverência” e “voo sequencial em roda”, emitindo simultaneamente vocalizações tipo “wah” (Foster, 1981; Ribeiro et al., 2019; Schaedler et al., 2019). A exibição cooperativa finaliza com o macho dominante realizando um voo com fortes e rápidas batidas de asas, seguido por uma vocalização estridente de “kikiki” (Ribeiro et al., 2019; Schaedler et al., 2019). Por fim, uma exibição solo é feita pelo macho dominante à fêmea, onde em 67% das vezes há ocorrência de cópula (Foster, 1981; Ribeiro, 2017).

Ainda existem muitas lacunas no conhecimento a respeito do comportamento reprodutivo dos tangarás (Foster, 1981; Brodt & Della-Flora, 2014, Ribeiro, 2017). Pouco se sabe sobre quais características do ambiente são mais atrativas para os machos realizarem suas exibições. Em *Manacus vitellinus*, experimentos feitos nas arenas de exibição demonstraram o quanto importante é a disposição dos galhos no ambiente para os machos desempenharem corretamente seus saltos (Janisch, Perinot & Fusani, 2020). Já em *Manacus manacus*, experimentos incluindo locais alternativos de exibição dentro das cortes, demonstraram que o uso de arenas auxiliares pode ser uma estratégia adotada principalmente por machos periféricos para atrair fêmeas que visitam machos mais bem-sucedidos com territórios centrais no *lek*, assim como a limpeza das cortes está diretamente relacionada à visitação de fêmeas (Cestari & Pizo, 2012; Cestari & Pizo, 2014). Também, são escassos os estudos sobre como as características acústicas do coro mediam a comunicação entre machos e fêmeas. Dessa forma, com este trabalho pretendemos compreender e responder de forma mais detalhada esses dois aspectos considerando o fato de *C. caudata* ser o único membro do gênero a

vocalizar e realizar displays em grupo, incluindo uma série de movimentos estereotipados, sons mecânicos e repertório vocal complexo (Trainer & McDonald 1993, DuVal, 2007 e Schaedler et al, 2019). Mais especificamente, aqui testamos a relação entre as características físicas dos poleiros com as ocorrências de exibições dos machos e visitações de fêmea no poleiro. Partimos do pressuposto que maiores comprimentos e espessura de galhos, assim como maiores ângulos e menores alturas, são características que podem ser atrativas para realização de cortejos atraentes para as fêmeas, pois galhos mais compridos podem comportar mais machos durante as exibições, assim como galhos mais espessos, suportar o peso de todos os machos e da fêmea. Galhos mais baixos e próximos ao solo estariam menos cobertos pela densidade da vegetação, e ângulos maiores facilitariam a disposição de todos os machos da dança, para que a fêmea pudesse acompanhá-los simultaneamente durante os movimentos de roda. Testamos também a diferença entre os sinais acústicos que precedem diferentes atividades no poleiro de exibição (treino ou display para a fêmea) podendo, assim, entender quais pistas eles utilizam para sinalizar a intenção dos chamados entre os indivíduos.

## 2 MATERIAIS E MÉTODOS

Realizamos a pesquisa no Parque Estadual Pico do Marumbi - Mananciais da Serra (Latitude: -25.4924806° Sul, Longitude: -48.9942823° Oeste), situado no município de Piraquara, PR. O local contempla um dos últimos remanescentes de floresta Atlântica preservada da região, formada por transições de Floresta Ombrófila Densa Montana com Floresta Ombrófila Mista (Reginato & Goldenberg, 2007). Os dados deste trabalho provêm de coletas passadas feitas por integrantes do Laboratório de Ecologia Comportamental e Ornitologia da UFPR ao longo das estações reprodutivas da espécie (setembro-março) entre os anos de 2014-2019, e de novas coletas em 12 expedições de campo em 2022 e 2023.

Inicialmente, encontramos as cortes dos tangarás por meio de busca visual e auditiva de indivíduos vocalizando ou realizando exibições (conforme Ribeiro et al. 2019), ao longo das trilhas do Carvalho e do Ipiranga. Nos anos de 2022 e 2023, encontramos e marcamos seis cortes, registrando suas respectivas coordenadas utilizando o Google GPS. No local de registro das cortes, buscamos por poleiros de exibição permanecendo em silêncio, aguardando a ocorrência de exibições durante o período da manhã (06-12h). Dentro das seis cortes, encontramos nove poleiros (Figura 1) e medimos com uma trena seus comprimentos e alturas

em relação ao solo e, com um paquímetro, medimos suas espessuras calculando a média entre as espessuras da base do galho, do meio e da ponta. Medimos a angulação da base dos poleiros em relação ao tronco principal com auxílio de um nível acoplado a um feixe de madeira, que possibilitou abrir e fechar o instrumento de acordo com a abertura do galho. Com um transferidor, obtivemos o valor exato do ângulo, posicionando-o por cima do instrumento adaptado. Também registramos as coordenadas do local exato de cada poleiro utilizando o Google GPS (Figura 2).



Figura 1 - Fotografias dos poleiros encontrados nas estações reprodutivas de 2022 e 2023. As iniciais “P” representam os poleiros e as iniciais “C” representam suas respectivas cortes.



Figura 2 – **Pontos** das cortes (cores) e dos nove poleiros (pontos enumerados) encontrados no Parque Estadual Pico do Marumbi - Mananciais da Serra, Piraquara, Paraná.

Para registrar as exibições nestes nove poleiros, utilizamos câmeras filmadoras posicionadas a pelo menos 5 metros de distância de cada poleiro de exibição. Filmamos a atividade dos tangarás nos poleiros das 6h às 12h, de duas a três vezes por semana. Foram registradas 17h e 23min de atividade no total. Contabilizamos a quantidade de vezes que os machos realizaram exibições de display completo (dança cooperativa com finalização "kikiki" para a fêmea), incompleto (dança cooperativa sem finalização para a fêmea), treino (dança performada pelos machos na ausência da fêmea) e display solo (dança performada pelo macho dominante), assim como a quantidade de vezes que as fêmeas pousaram no poleiro e o número de cópulas ocorridas em cada poleiro. Com estes registros, obtivemos a taxa de ocorrência de cada atividade (taxa de displays completos, taxa de displays incompletos, taxa de treinos, taxa de displays solos e taxa de visitação de fêmeas) dividindo pelo tempo total de filmagem em cada poleiro.

A partir dos registros de atividades em quatro cortes e dez poleiros obtidos nos anos de 2014-2019, e com os novos registros das seis cortes amostradas em 2022 e 2023, medimos os caracteres acústicos dos coros que antecedem treinos e displays (completo e incompleto) para as fêmeas. Extraímos os áudios dos vídeos e os transformamos em formato WAV utilizando o software *Audacity* e medimos os parâmetros de 40 coros, somando os registros de

todas as cortes amostradas (15h e 46min de coros analisados das coletas de 2014-2019 e 17h e 23 min de coros das coletas de 2022 e 2023, totalizando 33h e 15min de coros analisados). Para delimitar o começo e o fim de um coro, nos baseamos pelo intervalo máximo de  $\leq 0.4\text{s}$  entre coordenações vocais, seguindo Schaedler et al. (2019), e estabelecemos um tempo máximo de 5min de duração de todas as coordenações emitidas antes das exibições para a análise. Medimos os seguintes caracteres acústicos: banda de frequência 90% calculada pela diferença entre a frequência de 5% e de 95% (segundo Schaedler et al., 2019), a frequência de pico, caracterizada pela frequência da nota com maior energia, a taxa de emissão de coordenações vocais por minuto, o intervalo médio entre coordenações em segundos e intervalo de tempo entre o final do coro e início da atividade (display ou treino) utilizando o software *Raven Pro v. 1.6.5*.

## 2.1 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Todas as análises estatísticas descritas a seguir foram realizadas no *R v. 4.1.1* (R Core Team 2021). Realizamos uma Análise de Componentes Principais (*Principal Component Analysis*, PCA) incluindo as variáveis comprimento, altura, espessura e ângulo para reduzir a dimensionalidade dos dados e controlar correlações entre essas características. A partir desta análise utilizamos os componentes principais (*principal component*, PC) que somaram, pelo menos, 70% da variação dos dados. Consideramos estes componentes como variáveis preditoras em regressões lineares incluindo cada uma das taxas (displays completos, displays incompletos, treinos, displays solos e visitação de fêmeas) como variáveis resposta. Verificamos a normalidade de cada variável utilizando o teste de *Shapiro-Wilk* e realizamos transformações (conforme apresentado nos resultados) em casos de desvios. Validamos os modelos em gráficos diagnósticos analisando a distribuição e normalidade dos resíduos. Todas as funções são do pacote base “stats” (R Core Team, 2021).

Utilizamos o teste de *Shapiro-Wilk* para verificar a normalidade dos dados de cada parâmetro acústico (banda de frequência, frequência de pico, intervalo entre coordenações vocais, taxa de emissão de coordenações vocais e intervalo entre o final do coro e início da atividade). Criamos um Modelo Linear Misto Generalizado para cada parâmetro acústico, utilizando os pacotes *Lme4* (Bates et al., 2015) e *lmerTest* (Kuznetsova, Brockhoff & Christensen, 2017), considerando o tipo de atividade que o coro está precedendo (treino ou display para fêmea) como fator fixo e a identidade da corte como fator aleatório.

### 3 RESULTADOS

#### 3.1 PARÂMETROS FÍSICOS DOS POLEIROS

Cada poleiro apresentou diferentes valores de altura, ângulo, comprimento e espessura (Tabela 1). Na análise de PCA, utilizamos os dois primeiros componentes (PC1 e PC2), pois juntos somaram 92,84% na proporção de variância. As variáveis que apresentaram maior peso em PC1 foram ângulo e altura, relacionados positivamente, enquanto que espessura teve um maior peso em PC2, relacionados negativamente (Tabela 1).

Tabela 1 - Valores mínimos, máximos e médias dos parâmetros físicos dos poleiros e seus valores de correlação com os dois primeiros componentes da Análise de Componentes Principais.

	<b>Valor mínimo</b>	<b>Valor máximo</b>	<b>Média</b>	<b>PC1</b>	<b>PC2</b>
<b>Altura (m)</b>	0,82	2,18	$1,52 \pm 0,47$	0,69	-0,008
<b>Ângulo (°)</b>	23	46	$35,4 \pm 7,16$	0,97	0,23
<b>Comprimento (m)</b>	0,48	1,5	$0,70 \pm 0,32$	0,43	-0,15
<b>Espessura (mm)</b>	7,56	17,2	$11,7 \pm 2,98$	0,49	-0,86

Nenhuma das taxas de display, treino e visitação de fêmeas se relacionou com PC1 (Tabela 2). Entretanto, as taxas de display completo e incompleto foram relacionadas com PC2. Esse resultado indica que quanto menor a espessura do poleiro, mais exibições de display completo e incompleto ocorrem no poleiro, visto que PC2 se relacionou negativamente à espessura dos poleiros (Figura 3).

Tabela 2 - Coeficientes de PC1 e PC2 em relação às taxas de display completo, display incompleto, display solo, treino e visitação de fêmea.

		<b><math>\beta \pm EP</math></b>	<b>t</b>	<b>gl</b>	<b>p</b>
<b>Display completo</b>	PC1	$-0.30 \pm 0.37$	-0.81	6	0.45
	PC2	$1.51 \pm 0.58$	2.57	6	0.04
<b>Display incompleto</b>	PC1	$-0.46 \pm 0.80$	-0.57	6	0.58
	PC2	$3.44 \pm 1.28$	2.67	6	0.03
<b>Display solo</b>	PC1	$-0.25 \pm 0.57$	-0.44	6	0.67
	PC2	$-0.35 \pm 0.91$	-0.38	6	0.72
<b>Treino</b>	PC1	$0.89 \pm 0.87$	01.02	6	0.35
	PC2	$1.30 \pm 1.38$	0.94	6	0.38
<b>Visitação de fêmea</b>	PC1	$0.18 \pm 0.45$	0.39	6	0.70
	PC2	$-0.15 \pm 0.73$	-0.20	6	0.84

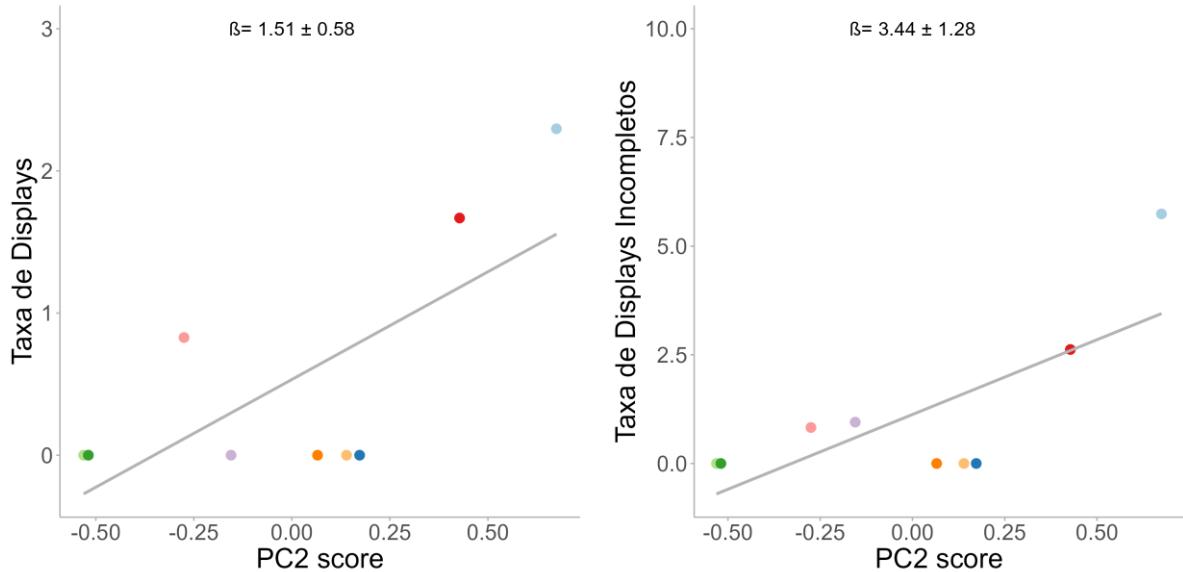


Figura 3 - Gráfico das taxas de displays completos e incompletos em relação ao segundo componente (PC2) da análise de componentes principais que resume os parâmetros físicos dos poleiros. Os gráficos indicam que quanto maior PC2 (menores espessuras de poleiro) maior a quantidade de exibições de displays completos e incompletos. As cores indicam a identidade de cada poleiro.

### 3.2 PARÂMETROS ACÚSTICOS DO CORO

Para a análise dos parâmetros acústicos do coro, agrupamos os dados de 4 cortes encontradas nas coletas de 2022 e 2023, com os dados de mais 4 cortes amostradas em 2014-2019. Analisamos 40 coros, destes, 28 foram registrados nas coletas dos anos anteriores e 12 nas coletas atuais (Tabela 3). Estabelecemos o máximo de até 5 min de coro para a análise, incluindo até a última coordenação vocal que antecede a exibição.

Tabela 3 - Médias  $\pm$  desvios padrão, valores mínimos e máximos dos parâmetros do coro analisados nos dois contextos, antes de um treino ou display para fêmea ( $n = 10$  cortes).

	Coro Pré-Treino	Coro Pré-Display
<b>Número de coros amostrados</b>	24	16
<b>Duração média (min)</b>	$3,42 \pm 1,71$	$4,13 \pm 1,65$
<b>Banda de frequência (Hz)</b>	$1292,9 \pm 153,8;$ 1125,0 - 1687,5	$1209,2 \pm 220,4;$ 843,7 - 1500
<b>Frequência de pico (Hz)</b>	$2574,2 \pm 341,9;$ 1500,0 - 3281,2	$2596,4 \pm 316,4;$ 2156,5 - 3468,7
<b>Intervalo entre coordenações vocais (s)</b>	$3,06 \pm 1,34;$ 1,66 - 5,90	$3,92 \pm 3,41;$ 0,68 - 15,26

<b>Taxa de coordenações vocais (coordenações/min)</b>	$13,8 \pm 5,75;$ 1,04 - 21,90	$24,1 \pm 17,2;$ 8,80 - 62,0
<b>Intervalo entre final do coro e atividade (s)</b>	$12,6 \pm 25,1;$ 0,10 - 104,50	$24,8 \pm 40,9;$ 1,23 - 171,1

Ao comparar os parâmetros acústicos dos coros que precedem atividades pré-treino ou pré-display, não observamos diferenças na banda de frequência, frequência de pico e intervalo entre coordenações vocais ( $t = -1,245$  e  $p = 0,213$ ;  $t = 0,345$  e  $p = 0,73$ ;  $t = 1,26$  e  $p = 0,21$ ), contudo, a taxa de emissão de coordenações vocais, e do intervalo entre o final do coro e o início da atividade são maiores em coros que antecedem displays ( $t = 2,68$  e  $p = 0,007$ ;  $t = -2,45$  e  $p = 0,01$ , Figura 4). Esse resultado indica que os machos emitem mais coordenações vocais antes de realizarem um display para a fêmea e fazem uma pausa mais longa entre a emissão da última coordenação vocal e o início desse display, quando comparado com o contexto no qual a atividade subsequente ao coro é um treino.

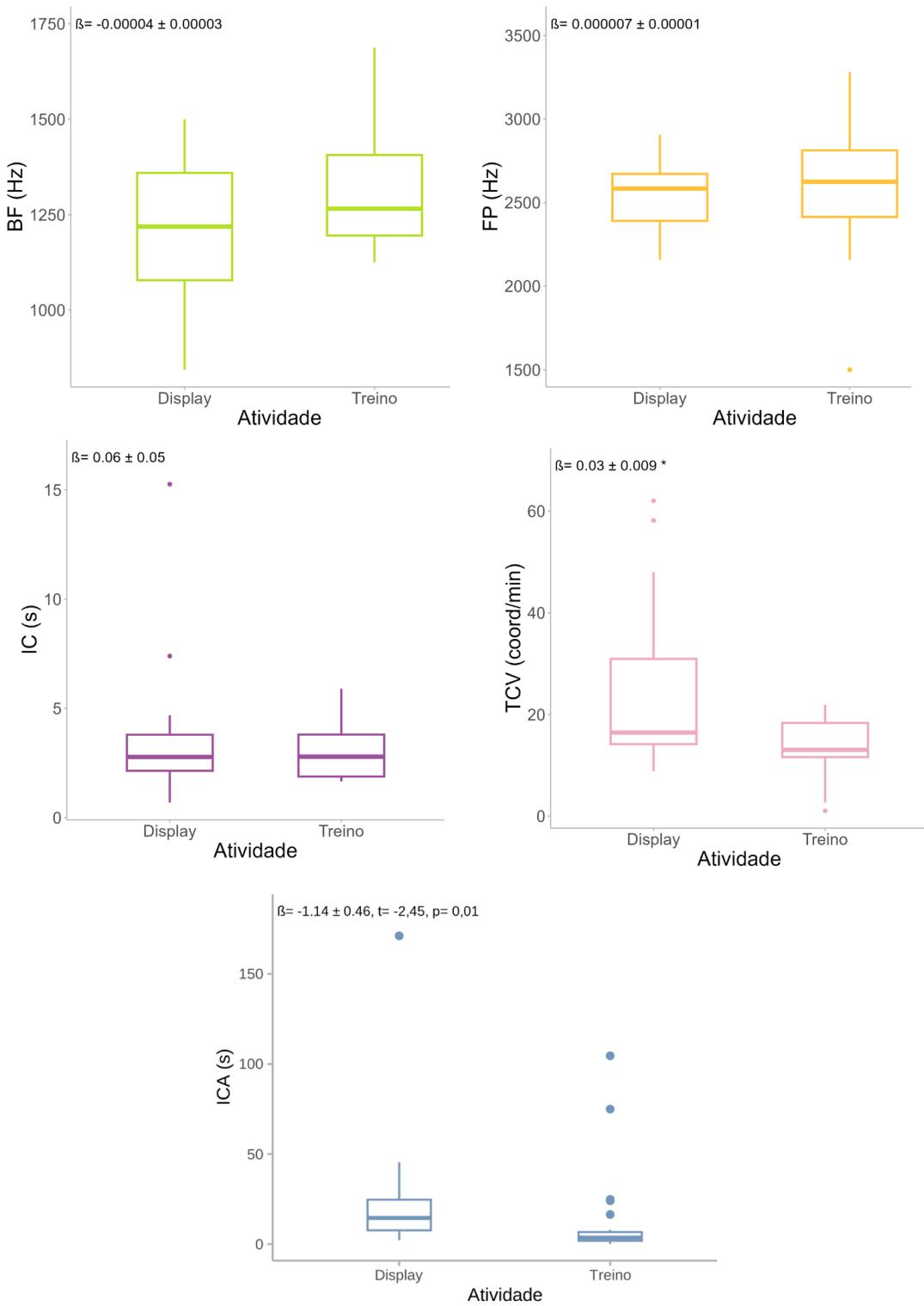


Figura 4 - Resultados da comparação dos parâmetros acústicos do coro de *Chiroxiphia caudata* antecedendo atividades de treino e display. As siglas BF, FP, IC, TCV e ICA representam a banda de frequência, a frequência de pico, o intervalo médio entre coordenações vocais, a taxa de coordenações por minuto e o intervalo entre o final do coro e início de uma atividade (display e treino), respectivamente. O asterisco indica diferença significativa entre as atividades.

## 4 DISCUSSÃO

Neste estudo, buscamos entender a relação entre as características físicas dos poleiros de exibição e dos parâmetros acústicos do coro na ocorrência de cortejo de machos de tangará. Observamos que os machos preferem realizar suas exibições em poleiros de menor espessura, contradizendo nossa hipótese inicial de que poleiros mais espessos seriam mais utilizados para exibições pois poderiam suportar melhor o peso dos machos e da fêmea. Também encontramos que os machos de tangarás possuem diferentes performances na produção do coro dependendo do contexto, realizando coordenações vocais em maior frequência, além de uma pausa mais longa antes do início de um display para a fêmea.

### 4.1 PARÂMETROS FÍSICOS DO POLEIRO

Estudos de aves com sistema em *lek* demonstram que a qualidade da corte e dos poleiros de exibição são primordiais para o estabelecimento de territórios de machos e para a visitação das fêmeas (Snow, 1962; Lill, 1974; Balmford, 1991; Shorey, 2002; Cestari & Pizo, 2014; Ribeiro et al., 2019). Aqui, encontramos potenciais características que indicam a qualidade dos poleiros de exibição de tangarás e que podem influenciar na escolha de locais de exibição. Com base em nossos resultados, podemos inferir que os tangarás preferem realizar seus displays em poleiros com espessuras menores, o que contradiz nossa hipótese inicial. Ribeiro (2021) encontrou que os tangarás preferem poleiros com diâmetros semelhantes, assim como em estudos feitos com o piprídeo *P. rubrocápilla*, apontam existir uma preferência da espécie por poleiros com diâmetros semelhantes, variando entre 5mm e 15mm (Xavier, 2003). Tal característica pode ser essencial para a fêmea durante as exibições dos machos, visto que quanto mais indivíduos dançam em um galho fino, mais esse galho tenderá a balançar. O balançar pode servir como uma forma de sinal vibracional em exibições multimodais que combinam vocalização e movimentos corporais para comunicação com outros indivíduos (Ota & Soma, 2022). Os estudos que visam compreender os estímulos vibracionais em aves são escassos. Por exemplo, *Uraeginthus cyanocephalus* (Aves, Passeriformes: Estrildidae) é uma espécie nativa do continente Africano que não realiza *lek* mas possui um display singular: machos e fêmeas performam uma dança de cortejo envolvendo um “sapateado”, cujo som das vibrações no poleiro aparecem como um único pulso no espectrograma (Ota & Soma, 2022). Este é um caminho a ser explorado em Pipridae,

especificamente nos tangarás, levando em consideração o complexo sistema de cortejo destas aves.

Podemos inferir a existência de um estímulo vibracional para a fêmea. Nas exibições dos tangarás, dois a seis machos se posicionam em fileira e, durante o voo sequencial em roda, se aproximam a uma distância média de  $6.4 \pm 3.6$  cm da fêmea (Ribeiro et al., 2019). Em outras espécies, potenciais parceiros reprodutivos que permanecem próximos dos emissores de sinal são motivados sexualmente e refletem respostas específicas para a exibição, como movimentos de limpeza de bico, agitação da cauda e inclinação (Goodwin, 1982; Ota, Gahr & Soma., 2018; Ota & Soma, 2022). No caso das fêmeas de tangará, observamos movimentos sutis e aparentes nos registros de filmagem durante as exibições (Ody & Manica, dados não publicados), o que também já foi relatado por Ribeiro et al. (2019) em situações pós-display cooperativo e solo, indicando uma possível resposta comportamental da fêmea aos estímulos multimodais. A uma distância tão próxima, como a que os machos de tangará ficam da fêmea, os sinais vibratórios no poleiro podem ser eficazes para expressar a motivação do sinal e desencadear respostas da parceira (Ota & Soma, 2022).

Uma explicação alternativa para a preferência por poleiros mais finos é que estes auxiliam os movimentos de salto dos machos durante o voo sequencial em roda, servindo como uma espécie de “trampolim” ao balançar com o peso dos indivíduos, e ajudando no impulso do salto. Tal característica, pode favorecer a eficiência da exibição. Outra possibilidade seria a própria anatomia dos pés da espécie. Diferentes tipos de pés de aves resultam de diferentes adaptações evolutivas para caminhar, correr, saltar, escalar, ou empoleirar (Beecher, 1953; Höfling & Abourachid, 2021). Os tangarás são pássaros anisodáctilos, com 3 dedos voltados para frente e o hálux para trás, característico de todas as aves empoleiradoras (Abourachid et al., 2017; Höfling & Abourachid, 2020), neste caso, os pés funcionam como uma pinça para agarrar a superfície (Höfling & Abourachid, 2020). Sendo assim, é necessário que o galho possa comportar a anatomia dos pés dos tangarás, para conferir uma boa aderência segura (Abourachid et al., 2017; Ribeiro, 2021) e estabilidade dos movimentos do display.

Nossos resultados não indicaram relação entre altura, angulação e comprimento dos poleiros e as taxas de display, treino e visitação de fêmeas, contrariando a nossa hipótese inicial. A altura de poleiros comumente está relacionada à propagação de sinais acústicos, em alguns casos ela pode auxiliar na reverberação do som (Seddon, 2005; Villegas et al., 2018).

Estudos apontam que *C. pareola* utiliza poleiros mais altos para vocalizar em duetos, possivelmente para otimizar a transmissão do som (DuVal, 2007; Villegas et al., 2018). No caso dos tangarás, aparentemente eles escolham poleiros com espessuras que lhes confirmam melhor estabilidade, independente da sua altura. Para o parâmetro de angulação, Xavier (2003) mediu em sua dissertação a inclinação dos poleiros de *Pipra rubrocapilla* e encontrou que este parâmetro pouco varia entre os poleiros. O ângulo dos poleiros não demonstrou ser um fator importante para os tangarás realizarem suas exibições. Por fim, o parâmetro de comprimento não aparenta ser importante na escolha de poleiros pelos machos, sendo este outro fator independente, quando o foco aparenta ser apenas a espessura. Contudo, o baixo número amostral pode afetar estes resultados, sendo necessárias mais coletas.

## 4.2 PARÂMETROS ACÚSTICOS DO CORO

Os cantos e chamados possuem importante papel na comunicação das aves, podendo desempenhar sinalizações territoriais, sociais e reprodutivas (Bradberry et al., 1998; Schaedler et al., 2019). Nossos resultados apontam diferenças significativas na taxa de emissão de coordenações vocais de acordo com o tipo de atividade (treino ou display). Coros com maiores taxas de coordenações vocais estão atrelados à ocorrência de displays para as fêmeas, onde os machos emitem chamados mais frequentes e repetitivos, conferindo um coro mais “frenético” do que em coros que antecedem treinos. Estudos anteriores encontraram que, para *C. linearis*, o número de chamados e a correspondência da frequência de duetos dos machos influenciam na taxa de visitação de fêmeas nos poleiros de exibição (McDonald, 1989; Trainer & McDonald, 1995). Em *C. pareola*, chamados de recrutamento emitidos por dois ou mais machos são tão sincronizados a ponto de parecerem somente um macho vocalizando (Cárdenas-Posada et al. 2018). O comportamento de coro pode ter sido favorecido ao longo da evolução por resultar em uma redução do esforço individual e maximização da transmissão do sinal para as fêmeas através de um chamado mais intenso (Díaz-Muñoz et al., 2014; Shogren & Boyle, 2021). Chamados mais sincronizados de *C. pareola*, por exemplo, aumentam a probabilidade de ocorrência de exibições para as fêmeas. Os machos de aves que realizam cortejo, em geral tendem a aumentar o investimento energético quando existe oportunidade de acasalamento ou se as fêmeas estiverem por perto (Vehrencamp, Bradbury & Gibson, 1989; Kim & Velando, 2014; Shogren & Boyle, 2021). Tais características, corroboram com a nossa hipótese de que coros que antecedem displays possuem parâmetros acústicos diferentes daqueles que antecedem treinos.

O intervalo de tempo entre o final de um coro e o início da exibição também se relacionou com o tipo de atividade que precederam. Um treino entre machos é diferente de um display para a fêmea, apesar de conterem os mesmos elementos de um display (Ribeiro et al., 2019). Treinos geralmente são mais curtos, performados por machos de todas as idades e com menor grau de coordenação (Cárdenas-Posada et al., 2018; Schaedler, Ribeiro & Manica, 2021). Por outro lado, displays para as fêmeas são performados somente por machos com plumagem definitiva ( $\geq 4$  anos de idade), o que sugere a necessidade de maior eficiência e experiência dos machos durante as exibições (Schaedler, Ribeiro & Manica, 2021). As fêmeas de espécies que realizam *lek* escolhem um parceiro entre muitos machos presumivelmente através de indicadores de qualidade, sendo estes muito custosos para os machos, o que intensifica a seleção sexual (Barske, Fusani & Wikelski et al., 2014; Schaedler, Ribeiro & Manica, 2021). As exibições certamente demandam muito fisicamente dos machos, exigindo elevados custos energéticos para impressionar as fêmeas (Andersson, 1994; Mappes et al., 1996; Clark, 2012; Silva, 2020). Estudos com o piprídeo *M. vitellinus* demonstram um considerável aumento dos batimentos cardíacos dos machos enquanto se exibem para as fêmeas (Barske, Fusani & Wikelski et al., 2014). Desta forma, uma pausa maior entre o final do coro e o início da exibição possivelmente deve compensar os gastos energéticos durante as vocalizações e garantir uma boa apresentação para as fêmeas.

Não encontramos diferenças nos demais parâmetros acústicos analisados ao comparar coros pré-treino e pré-display. Poderíamos esperar diferenças nas bandas de frequência, nas frequências de pico e nos intervalos médios entre coordenações entre os dois contextos, pois são sinais que estão sob possível demanda conflitante energética para sua produção (Podos, 1997, Podos & Patek, 2015, Fratoni & Manica, 2023) e poderiam indicar a qualidade dos machos aumentando seu sucesso reprodutivo (Phillips & Derryberry, 2017). Em outras palavras, vocalizações mais atraentes e difíceis de serem produzidas poderiam maximizar a performance de coros pré-display e garantir maior visitação de fêmeas. Porém, a ausência de relação nos nossos resultados pode derivar do baixo *n* amostral ou mesmo indicar que não há necessariamente um custo elevado na produção desses sinais quando sincronizados e, portanto, não existe pressão de seleção para que difiram entre os dois contextos.

## 5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Ao longo deste trabalho, discutimos resultados inovadores e esclarecedores acerca do comportamento reprodutivo dos tangarás. Mostramos que a estrutura dos poleiros e as características acústicas do coro são boas preditoras da ocorrência de displays cooperativos. A preferência por poleiros de menor espessura para a realização de displays indica uma possível relação com sinais vibracionais para estimular a fêmea, e com a anatomia dos seus pés. Também encontramos que os coros dos tangarás possuem diferentes taxas de coordenações vocais dependendo do contexto, além de uma pausa mais longa entre o final de um coro e o início de um display para a fêmea. Esse resultado indica que o coro sinaliza a intenção dos chamados aos receptores, assim como que pode estar sob uma pressão de seleção favorecendo machos mais ativos, gerada pela escolha da fêmea no coro pré-display.

É importante que demais trabalhos deem ênfase no comportamento das fêmeas diante das exibições dos machos, visto que há indícios de sinalizações motoras realizadas por elas em situações pós-displays cooperativos e durante os displays solos. Apontamos a necessidade de explorar a relação dos sinais vibracionais nos poleiros gerados durante as exibições, que possam desencadear uma resposta física e possivelmente hormonal nas fêmeas para ficarem receptivas às cópulas.

## 6 REFERÊNCIAS

- ABOURACHID, A.; FABRE, A.; CORNETTE, R.; HÖFLING, E. Foot shape in arboreal birds: two morphological patterns for the same pincer-like tool. **Journal of Anatomy**, v. 231, n. 1, p. 1–11, 2017.
- ANDERSSON, M. Sexual Selection. **Princeton University Press**, 1994.
- BALMFORD, A. Mate choice on leks. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 6, n. 3, p. 87–92, 1991.
- BARSKE, J.; FUSANI, L.; WIKELSKI, M.; et al. Energetics of the acrobatic courtship in male golden-collared manakins (*Manacus vitellinus*). **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 281, n. 1776, p. 20132482, 2014.
- BATES, D.; MÄCHLER, M.; BOLKER, B.; WALKER, S. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using **lme4**. **Journal of Statistical Software**, v. 67, n. 1, 2015.
- BEECHER, W. J. Feeding adaptations and systematics in the avian order Piciformes. **Journal of the Washington Academy of Sciences**, v. 43, n. 9, p. 293–299, 1953.

BirdLife International (2023) Species factsheet: *Chiroxiphia caudata*. Downloaded from <http://datazone.birdlife.org/species/factsheet/blue-manakin-chiroxiphia-caudata> on 15/11/2023.

BRADBURY, J. W. The evolution of leks. **Natural Selection And Social Behavior**: Chiron Press, New York, p. 138-169, 1981.

BRADBURY, Jack W; VEHRENCAMP, Sandra. Principles of animal communication. Sunderland, MA: **Sinauer Associates**, 1998.

BRODT, Michele Santa Catarina. Análise do desenvolvimento das interações sociais do Tangará *Chiroxiphia caudata* (aves, Pipridae. 2011. 45 f. Dissertação (Mestrado) - Curso de Biodiversidade Animal, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, 2011.

BRODT, M. S. C.; DELLA-FLORA, F.; CÁCERES, N. Non-linear ascension in a reproductive hierarchy of the Blue Manakin (*Chiroxiphia caudata*). **acta ethologica**, v. 17, n. 3, p. 181–185, 2014.

CÁRDENAS-POSADA, G.; CADENA, C. D.; BLAKE, J. G.; LOISELLE, B. A. Display behaviour, social organization and vocal repertoire of Blue-backed Manakin *Chiroxiphia pareola napensis* in northwest Amazonia. **Ibis**, v. 160, n. 2, p. 269–282, 2018.

CESTARI, C.; PIZO, M. A. The use of auxiliary courts by the lek-forming White-bearded Manakin *Manacus manacus* (Aves, Pipridae). **acta ethologica**, v. 15, n. 1, p. 73–79, 2012.

CESTARI, C.; PIZO, M. A. Court cleaning behavior of the White-Bearded Manakin (*Manacus manacus*) and a test of the anti-predation hypothesis. **The Wilson Journal of Ornithology**, v. 126, n. 1, p. 98–104, 2014.

CLARK, C. J. The role of power versus energy in courtship: what is the ‘energetic cost’ of a courtship display? **Animal Behaviour**, v. 84, n. 1, p. 269–277, 2012.

CORNEC, C.; ROBERT, A.; RYBAK, F.; HINGRAT, Y. Male vocalizations convey information on kinship and inbreeding in a lekking bird. **Ecology and Evolution**, v. 9, n. 8, p. 4421–4430, 2019.

DARWIN, Charles. The descent of man: and selection in relation to sex. John Murray, Albemarle Street., 1888.

DELLA FLORA, Franchesco. Ecologia comportamental do Tangará *Chiroxiphia caudata* (Aves, Pipridae) no extremo sul da Floresta Atlântica. 2010. 96 f. Dissertação (Mestrado) - Curso de Biodiversidade Animal, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, 2010.

DIAS, Alexandre Ferreira de Souza. Comparação e descrição de parâmetros acústicos do canto de *Volatinia jacarina* (Aves: Emberezidae) no contexto de seleção sexual. 2009. 70 f. Dissertação (Mestrado) - Curso de Biologia Animal, Universidade de Brasília, Brasília, 2009.

DÍAZ-MUÑOZ, S. L.; DUVAL, E. H.; KRAKAUER, A. H.; LACEY, E. A. Cooperating to compete: altruism, sexual selection and causes of male reproductive cooperation. **Animal Behaviour**, v. 88, p. 67–78, 2014.

DOUCET, Stéphanie M. et al. The evolution of signal design in manakin plumage ornaments. **the american naturalist**, v. 169, n. S1, p. S62-S80, 2007.

DUVAL, E. H. Cooperative Display and Lekking Behavior of the Lance-Tailed Manakin (*Chiroxiphia Lanceolata*). (D. B. McDonald, Org.) **The Auk**, v. 124, n. 4, p. 1168–1185, 2007.

FOSTER, Mercedes S. Cooperative behavior and social organization of the Swallow-tailed Manakin (*Chiroxiphia caudata*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 9, n. 3, p. 167-177, 1981.

FRANCISCO, Mercival R.; GIBBS, H. Lisle; GALETTI JR, Pedro M. Patterns of individual relatedness at blue manakin (*Chiroxiphia caudata*) leks. **The Auk**, v. 126, n. 1, p. 47-53, 2009.

FRATONI, R. D. O.; MANICA, L. T. Song of the Riverbank Warbler *Myiothlypis rivularis*: Male Constraints and Female Territorial Signaling. **Acta Ornithologica**, v. 58, n. 1, 2023.

GILLIARD, E. Thomas. The evolution of bowerbirds. **Scientific American**, v. 209, n. 2, p. 38-47, 1963.

GOODWIN, D. Estrildid finches of the world. **Cornell University Press**, Ithaca, NY, 1982.

HÖFLING, E.; ABOURACHID, A. The skin of birds' feet: Morphological adaptations of the plantar surface. **Journal of Morphology**, v. 282, n. 1, p. 88–97, 2021.

JANISCH, J.; PERINOT, E.; FUSANI, L. Behavioural flexibility in the courtship dance of golden-collared manakins, *Manacus vitellinus*. **Animal Behaviour**, v. 166, p. 61–71, 2020.

KUZNETSOVA, A.; BROCKHOFF, P. B.; CHRISTENSEN, R. H. B. lmerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models. **Journal of Statistical Software**, v. 82, p. 1–26, 2017.

LILL, A. Sexual Behavior of the Lek-forming White-bearded Manakin (*Manacus manacus trinitatis* Hartert). **Zeitschrift für Tierpsychologie**, v. 36, n. 1–5, p. 1–36, 1974.

MARINI, M.A.; CAVALCANTI, R.B. Mating system of the Helmeted Manakin (*Antilophia galeata*) in central Brazil. **The Auk**. p. 911-913, 1992.

MAPPES, J., ALATALO, R. V., KOTIAHO, J. S. & Parri, S. Viability costs of conditiondependent sexual male display in a drumming wolf spider. **Proceedings of the Royal Society B**, 263, 785 e 789. 1996.

MCDONALD, D. B. Correlates of male mating success in a lekking bird with male-male cooperation. **Animal Behaviour**, v. 37, p. 1007–1022, 1989.

OTA, N.; GAHR, M.; SOMA, M. Couples showing off: Audience promotes both male and female multimodal courtship display in a songbird. **Science Advances**, v. 4, n. 10, p. eaat4779, 2018.

OTA, N.; SOMA, M. Vibrational Signals in Multimodal Courtship Displays of Birds. In: P. S. M. Hill; V. Mazzoni; N. Stritih-Peljhan; M. Virant-Doberlet; A. Wessel (Orgs.);

**Biotremology: Physiology, Ecology, and Evolution**, Animal Signals and Communication. p.237–259, 2022. Cham: Springer International Publishing.

PACHECO, José Fernando et al. Annotated checklist of the birds of Brazil by the Brazilian Ornithological Records Committee—second edition. **Ornithology Research**, v. 29, n. 2, p. 94-105, 2021.

PAYNE, Robert B. Sexual selection, lek and arena behavior, and sexual size dimorphism in birds. **Ornithological monographs**, n. 33, p. iii-52, 1984.

PODOS, Jeffrey. A performance constraint on the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (Passeriformes: Emberizidae). **Evolution**, v. 51, n. 2, p. 537-551, 1997.

PODOS, J.; PATEK, S. N. Acoustic Signal Evolution: Biomechanics, Size, and Performance. In: D. J. Irschick; M. Briffa; J. Podos (Orgs.); **Animal Signaling and Function**. 1º ed, p.175–203, 2015. Wiley.

PRUM, Richard O. Phylogenetic analysis of the evolution of display behavior in the Neotropical manakins (Aves: Pipridae). **Ethology**, v. 84, n. 3, p. 202-231, 1990.

REGINATO, M.; GOLDENBERG, R. Análise florística, estrutural e fitogeográfica da vegetação em região de transição entre as Florestas Ombrófilas Mista e Densa Montana, Piraquara, Paraná, Brasil. **Hoehnea**, v. 34, n. 3, p. 349–360, 2007.

RIBEIRO, Pedro Henrique Lima. O display do tangará (*Chiroxiphia caudata*) e a relação com o contexto ambiental e social. 2021. 96 f. Tese (Doutorado) - Curso de Ciências Biológicas, Zoologia, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2021. Cap. 1.

RIBEIRO, Pedro HL et al. Variation within and between courts in visual components of Swallow-tailed Manakin (*Chiroxiphia caudata*) display. **Journal of Ornithology**, v. 160, n. 2, p. 485-496, 2019.

REMSEN, J. V. The Birds of South America, Volume II. The Suboscine Passerines Robert S. Ridgely Guy Tudor. **The Auk**, v. 114, n. 1, p. 147–152, 1997.

SCHAEDLER, Laura M. et al. Acoustic signals and repertoire complexity in Swallow-tailed Manakins (*Chiroxiphia caudata*, Aves: Pipridae). **Bioacoustics**, v. 29, n. 2, p. 182-196, 2020.

SCHAEDLER, L. M.; RIBEIRO, P. H. L.; MANICA, L. T. Phenotype networks reveal differences between practice and courtship displays in swallow-tailed manakins. **Animal Behaviour**, v. 171, p. 29–39, 2021.

SEDDON, N. Ecological adaptation and species recognition drives vocal evolution in neotropical suboscine birds. **Evolution**, v. 59, n. 1, p. 200–215, 2005.

SHOGREN, E. H.; BOYLE, W. A. Spread the word: male manakins advertise the presence of display sites with neighbouring competitors. **Animal Behaviour**, v. 177, p. 147–158, 2021.

SHOREY, L. Mating success on white-bearded manakin (*Manacus manacus*) leks: male characteristics and relatedness. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 52, n. 6, p. 451–457, 2002.

- SICK, Helmut. Die Balz der Schmuckvögel (Pipridae). **Journal für Ornithologie**, v. 100, p. 269-302, 1959.
- SICK, H. Ornitologia brasileira. Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro, p. 862, 1997.
- SILVA, Mariana Tolentino Bento da. Determinantes sociais e espaciais da agregação de machos do Dançarino-degarganta-branca (*Corapipo gutturalis*, Aves: Pipridae) em leques na Amazônia Central. 2020. 101 f. Tese (Doutorado) - Curso de Ciências Biológicas, Ecologia, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, 2020. Cap. 2.
- SNOW, David William. A field study of the Golden-headed Manakin, *Pipra erythrocephala*, in Trinidad. **WI Zoologica**, v. 47, p. 183-198, 1962.
- SNOW, D. W. The evolution of manakin displays. Proc. 13th Int. **Ornithol. Congr.**, Pp. 553-561. 1963.
- SNOW, D. W. Family Pipridae (manakins). Pages 110–159 in J. del Hoyo, A. Elliot, and D. A. Christie, eds. **Handbook of the birds of the world**. Vol. 9. Cotingas to pipits and wagtails. Lynx, Barcelona. 2004.
- THÉRY, M. The evolution of leks through female choice: differential clustering and space utilization in six sympatric manakins. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 30, n. 3–4, p. 227–237, 1992.
- TRAINER, J. M.; MCDONALD, D. B. Vocal Repertoire of the Long-Tailed Manakin and Its Relation to Male-Male Cooperation. **The Condor**, v. 95, n. 4, p. 769–781, 1993.
- TRAINER, Jill M.; MCDONALD, David B. Singing performance, frequency matching and courtship success of long-tailed manakins (*Chiroxiphia linearis*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 37, n. 4, p. 249–254, 1995.
- VEHRENCAMP, S. L.; BRADBURY, J. W.; GIBSON, R. M. The energetic cost of display in male sage grouse. **Animal Behaviour**, v. 38, n. 5, p. 885–896, 1989.
- VEHRENCAMP, S. L; THÉRY, M. Light Patterns as Cues for Mate Choice in the Lekking White-Throated Manakin (*Corapipo gutturalis*). **The Auk**, v. 112, n. 1, p. 133–145, 1995.
- VILLEGAS, Mariana et al. Vocal variation in *Chiroxiphia boliviana* (Aves; Pipridae) along an Andean elevational gradient. **Evolutionary Ecology**, v. 32, p. 171-190, 2018.
- WALLACE, Alfred Russel. The Malay Archipelago: the land of the orang-utan and the bird of paradise; a narrative of travel, with studies of man and nature. **Courier Corporation**, 1962.
- XAVIER, Bruno de Freitas. Distribuição espacial e organização social de arenas de *Pipra rubrocápilla* (Passeriformes: Pipridae) em um remanescente de floresta atlântica do nordeste brasileiro AL. 2003. 61 f. Dissertação (Mestrado) - Curso de Ciências Biológicas, Zoologia, Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, 2003.
- ZIMA, Paulo VQ et al. Breeding behavior of the Atlantic forest endemic Blue Manakin (*Chiroxiphia caudata*). **The Wilson Journal of Ornithology**, v. 129, n. 1, p. 53-61, 2017.

