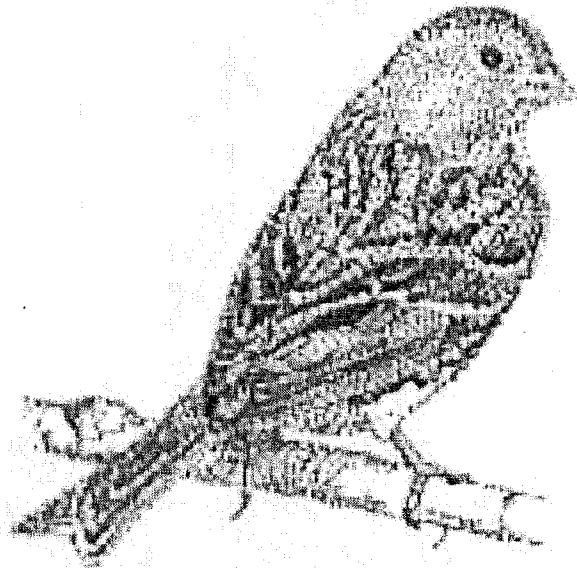


1120

DM
MAME. 1

VARIAÇÃO INTRA-INDIVIDUAL DO CANTO DE SERINO


(*Serinus serinus*)



Instituto Superior de Psicologia Aplicada

Lisboa

2003

	C
ISPA Instituto Superior de Psicologia Aplicada	
Centro de Documentação	
Registo: 15706	
Data: 7/9/05	
Tel.: 21 821 17 50 • bibispa@ispa.pt	

Ana Teresa Mamede

VARIAÇÃO INTRA-INDIVIDUAL DO CANTO DE SERINO
(*Serinus serinus*)

Dissertação de Mestrado em Etologia, apresentada ao Instituto
Superior de Psicologia Aplicada

Instituto Superior de Psicologia Aplicada

Lisboa

2003

ÍNDICE

Abstract	5
Resumo.....	6
Capítulo 1 – Introdução geral	
1 Introdução.....	7
1.1 Função do canto.....	7
1.2 Produção	8
1.2.1 Siringe	9
1.2.2 Canto no cérebro.....	9
2 O serino	11
3 Objectivos	13
4 Metodologia geral	13
Capítulo 2 – Variação intra-individual do canto	
1 Função, evolução e aprendizagem.....	15
1.2. Ontogenia.....	16
2 Metodologia	18
3 Resultados.....	21
4 Discussão	27
Capítulo 3 - O valor da informação	
1 O que comunicar	30
2 Metodologia	33
3 Resultados.....	34
4 Discussão	37
Agradecimentos.....	39

Bibliografia	40
Apêndices	45

ABSTRACT

Breeding is one of the main functions of bird song (Searcy & Anderson, 1986; McGregor, 1991; Catchpole & Slater, 1995).

There are many ways in song learning process, such as in the duration of that period. Nevertheless, we can categorize this variability in two extreme situations: (1) “age-limited learners” – birds are able to learn to produce new songs in adulthood (Marler & Peters, 1981; Slater et al., 1993); (2) “open-ended learners” – learners can only acquire songs during their first year of life (Nottebohm & Nottebohm, 1978; Eén et al., 1992).

In the present study, we determine, in adult males, the existence of song structure variations over time and also the relation between song complexity and male quality. The results were based on the analysis of wild males songs recordings, obtained on a predominantly rural area, during the 2002 and 2003 breeding seasons. Songs were digitalized and analysed with the AvisoftSASLab software.

Song comparison on the two breeding seasons shows small changes. Spectrogram analysis revealed structural differences between songs of 2002 and 2003, not also because of the introduction of new elements, but by the fusion of already existing ones. Also recorded was the delectation of some syllables and/or small sequences. Albeit, song variation was limited, showing most basic part of its structure.

Song variables analysis reveals a positive correlation between tarsus’s length, singing rate and number of syllables, indicating that vocal ability depends, partially, on male quality.

RESUMO

Uma das principais funções do canto das aves está relacionada com a reprodução (Searcy & Anderson, 1986; McGregor, 1991; Catchpole e Slater, 1995).

Existe uma grande diversidade na forma de aprendizagem do canto, nomeadamente na duração desse período. No entanto, podemos categorizar essa variabilidade em duas situações extremas: (1) “age-limited learners” – aves cuja aprendizagem se efectua durante os primeiros meses de vida (Marler e Peters, 1998; Slater et al., 1993); (2) “open-ended learners” – aves que modificam o canto depois da fase juvenil (Nottebohm e Nottebohm, 1978; Eén et al., 1992).

O principal objectivo deste estudo, foi determinar a existência de variações na estrutura do canto, ao longo do tempo, em machos de serino adultos. Uma reformulação posterior dos objectivos, levou-nos a tentar determinar a relação entre a complexidade do canto e a qualidade dos machos. Os resultados basearam-se na análise de gravações de serinos selvagens, numa zona predominantemente agrícola, durante as épocas reprodutivas de 2002 e 2003. As canções foram digitalizadas e analisadas com o programa AvisoftSALab.

A comparação do canto nas duas épocas reprodutivas revelou o aparecimento de pequenas alterações. Da análise dos espectrogramas verificou-se existirem diferenças estruturais entre o canto de 2002 e 2003, quer pelo aparecimento de novos elementos, quer pela fusão de elementos já existentes. Verificou-se também o desaparecimento de alguma sílabas e/ou pequenas sequências. A variação foi contudo limitada, mantendo as canções grande parte da sua estrutura base.

A análise das variáveis do canto revela uma correlação positiva entre o tamanho do tarso, a taxa de canto e o número médio de sílabas, indicando que a capacidade vocal depende parcialmente da qualidade dos machos.

Capítulo 1

INTRODUÇÃO GERAL

1. INTRODUÇÃO

A comunicação entre os seres vivos é indiscutivelmente muito importante para a sua sobrevivência. No mundo animal desenvolveram-se várias formas de comunicação, podendo-se definir globalmente como a tentativa por parte do emissor de modificação ou condicionamento do comportamento do(s) receptor(es) (Krebs e Davies, 1993).

Uma das formas de comunicação mais complexa e também mais eficaz é a comunicação vocal. Esta capacidade é um comportamento aprendido numa grande variedade de espécies, incluindo aves (Kroodsma, e Miller, 1996; Slater, 1989), cetáceos (Boran, e Heimlich, 1999), primatas não-humanos (Savage-Rumbaugh et al, 1985b) e humanos (Pinker, 1984; Chomsky, 1957).

O canto das aves proporciona um modelo único para estudar não só a função, evolução e ontogenia, como também o controlo neuronal de padrões comportamentais (Kroodsma, 1996). Tem servido como modelo por uma série de motivos, entre os quais processos de desenvolvimento e variações culturais semelhantes aos que ocorrem na espécie humana (Kroodsma, 1996), aspectos funcionais chave que afectam a aptidão em condições críticas relativas a interacções intra e inter-sexuais (Lampe e Espmark, 1994; Griesmann e Naguib, 2002), e estruturas e processos neurológicos que se relacionam com comportamentos complexos (Konishi, 1965) .

1.1 FUNÇÃO DO CANTO

O canto das aves, exclusivo dos passeriformes e mais complexo na sub-ordem dos oscíneos, tem como propósito imediato a comunicação entre indivíduos, sendo utilizado para transmitir a potenciais pares, juvenis, rivais ou predadores as mais diversas informações (Kroodsma e Miller, 1996).

A função e evolução desta capacidade nos oscíneos têm suscitado diversos estudos na área da eto-fisiologia . Foi demonstrado que a actividade de construção do ninho, pela fêmea, depende da estimulação pelo canto do macho de *Serinus canaria*, (Hinde e Seel, 1976, 1978). Também a complexidade do canto pode influenciar a actividade de construção das fêmeas de canário (Kroodsma, 1976). O canto pode ainda funcionar como estímulo de solicitação de cópulas pelas fêmeas (Searcy e Marler, 1981; Catchpole, 1987; Eens et al., 1983) ou como estratégia de guarda do par, havendo várias evidências comportamentais nesse sentido (Mota, 1995; Birkhead e Moller, 1992). Molles e Vehrencamp (2001) sugeriram que a aprendizagem vocal pode ser adaptativa porque permite aos indivíduos partilharem vocalizações com determinado grupo de conspecíficos.

O canto dos machos é o meio perfeito para comunicar a longas distâncias ou quando é difícil o contacto visual, quer pela quantidade de luz quer pela densidade do coberto vegetal (Brown et al, 2000; Gish et al, 1981 e Klump et al 1996). Na maioria das espécies, os machos necessitam de um território para atrair uma fêmea e se reproduzirem com sucesso. É através do canto, geralmente canções simples e curtas, que os machos defendem o seu território. Este sinal pode ser ouvido a longas distâncias, transportando informações como a localização e individualidade do emissor (Catchpole 1982; Smith 1991). As aves conseguem distinguir vizinhos de estranhos através de diferenças individuais do canto (Molles e Vehrencamp 2001, Pacheco 2002).

Para atrair uma fêmea, o macho emite canções mais complexas, com maiores repertórios, que são as mais atractivas, pois parecem estar relacionados com uma maior capacidade de sucesso reprodutivo (Catchpole 1987, Searcy & Andersson 1986 Krebs e Davies 1993 Falls & d'Agincourt 1982, Lambrechts & Dhondt 1990).

Para compreender completamente a função destes aspectos é importante perceber quando é que a aprendizagem ocorre ao longo da vida de um indivíduo (Nordby et al., 2002) e os possíveis sinais utilizados para a avaliação da aptidão dos machos.

1.2 PRODUÇÃO

1.2.1 Siringe

Existem aves com repertórios na ordem das 2000 canções (*Toxostoma rufum*) ou, como o canário (*Serinus canaria*), que pode fazer 30 mini-inspirações por segundo (Kroodsma e Miller, 1996). A extraordinária capacidade vocal das aves deve-se, em parte, à estrutura do seu equipamento vocal.

A siringe é o órgão produtor de sons das aves e é constituída por membranas que geram ondas sonoras por vibração, quando o ar dos pulmões passa através delas. Localizada na junção dos dois brônquios, tem duas potenciais fontes de som, uma em cada brânquio. As duas membranas têm a capacidade de produzir sons independentes que são depois misturados no tracto vocal superior. Os músculos da siringe controlam os detalhes da produção de sons. Por vezes, parece que as aves cantam longos minutos, sem qualquer interrupção, mas de facto elas fazem-no através de uma série de mini-respirações, sincronizadas com cada sílaba produzida (Nowicki e Capranica, 1986; Suthers, 1990).

1.2.2 Cantar no cérebro

Existem diversos centros cerebrais responsáveis pelo controle da produção, aprendizagem, audição e percepção do canto, nas aves. Esses centros estão interligados, formando um circuito motor, responsável pela produção, e um circuito responsável pela aprendizagem (Catchpole e Slater, 1995).

A aprendizagem do canto, uma capacidade motora sequencial, ocorre em duas fases: (1) período sensorial – aves jovens ouvem e memorizam o canto de um tutor adulto; (2) período sensorial-motor – encaixe gradual do próprio canto com aquele que foi memorizado (figura 1). Este processo é em muitos aspectos semelhante ao da aprendizagem da linguagem nos humanos, particularmente pela grande dependência do processo auditivo.

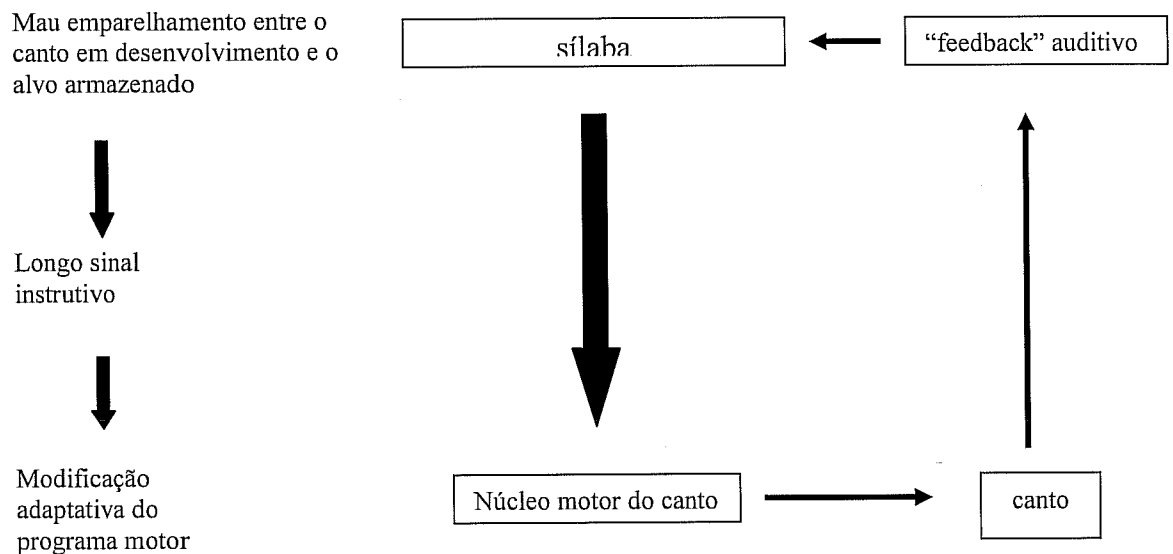


Figura 1 - Diagrama representativo da fase sensorimotor da aprendizagem do canto. Na maioria dos modelos o “feedback” auditivo de um juvenil é comparado com uma canção ou um padrão previamente memorizados (Brainard e Doupe, 2000).

Canções ou vocalizações familiares podem activar determinadas células nervosas. Gentner e Margoliash (2003) demonstraram que, em *Sturnus vulgaris*, há células específicas, localizadas em regiões cerebrais responsáveis pela audição, que registam melodias aprendidas. Este padrão de actividade pode ajudar no reconhecimento de canções familiares. Teorias anteriores sugerem que determinados sons são processados através de uma interacção entre redes de células que respondem especificamente ao som. Os dois cientistas concluem que neurónios simples e pequenas redes de neurónios representam sons aprendidos através da audição e a sua actividade é condicionada pela experiência comportamental do indivíduo.

2. O SERINO

O serino (figura 2), *Serinus serinus*, é um pequeno passeriforme fringílideo da subfamília *Carduelinae*, da qual fazem parte espécies como o verdilhão, *Carduelis chloris*, e o canário, *Serinus canaria*. É uma ave pequena (11,5 cm), de aspecto compacto, com um bico grosso e curto, asas longas e com a cauda bifurcada. A determinação do sexo é fácil devido ao seu dicromatismo evidente. A coloração do macho é muito conspícua, particularmente em voo, devido à extensa mancha amarela que cobre a garganta, peito e parte do abdómen. A fêmea tem uma coloração muito mais pardacenta mas, tal como o macho, apresenta uropígeo amarelo. As restantes partes do corpo são riscadas em tons de castanho, mais escuro nas asas e na parte superior do que no peito (Cramps e Perrins, 1994).



Figura 2- Macho de serino, *Serinus serinus*.

O serino prefere terrenos abertos, com árvores espaçadas e com uma grande variedade de espécies vegetais, sendo comum em olivais, laranjais e áreas de reduzida densidade florestal. Alimenta-se geralmente de sementes e outros materiais vegetais de várias plantas herbáceas e, ocasionalmente, de invertebrados (Cramps e Perrins, 1994). Esta actividade ocorre com maior frequência no solo e é acompanhada de conspécíficos (Mota, 1995).

O elevado grau de interacção entre os indivíduos constitui um traço distintivo do comportamento social desta espécie. O serino é uma espécie socialmente monogâmica, como a maioria das espécies estudadas de fringílideos (Cramps e Perrins, 1994).

Os machos de serinos cantam intensamente ao longo de toda a época reprodutiva. Começam a cantar muito antes da reprodução e do período de

formação do par e continuam até que todas as tentativas de reprodução tenham terminado. O canto é tão importante nesta espécie que é o grande responsável pela sua enorme conspicuidade (Mota, 1995).

Apesar de haver uma longa lista de estudos realizados sobre a fisiologia, neurobiologia e desenvolvimento do canto no canário doméstico (*Serinus canaria*) (Nottebohm, 1993), apenas um número muito limitado de estudos abordou o canto nas populações naturais desta espécie e relacionadas (Guttinger, 1985). O conhecimento das características do canto em populações naturais é de considerável interesse por permitir estabelecer uma relação entre aspectos funcionais e causais do canto.

As canções do Serino são constituídas por sequências de notas/elementos, ordenadas e rápidas, em séries que se repetem. O tamanho dos repertórios varia entre 42 e 66 sílabas (Mota e Cardoso, 2001). Como as possibilidades de combinação desses elementos é muito elevada, o número de diferentes canções que podem ser produzidas é também muito elevado ou quase ilimitado. As vocalizações mais características são as de contacto, que machos e fêmeas adultos emitem com grande frequência e que desempenham funções de coordenação de movimentos dos membros do par ou de sinalização de presença (Pacheco, 2002). Os machos emitem frequentemente estas vocalizações em voo, quando procuram a fêmea do seu par, na sequência de uma perda de contacto temporário. As vocalizações têm geralmente um elemento inicial distinto, seguido por um número variável de elementos idênticos (Mota e Cardoso, 2001).

3. OBJECTIVOS

Os principais objectivos deste estudo, foram:

- determinar, em machos adultos, a existência de variações na estrutura do canto, ao longo do tempo e a sua importância relativa na estruturação das sequências de elementos e no padrão de transição entre sequências;

- determinar a relação da complexidade do canto na qualidade dos machos, através da análise de variáveis morfométricas e do canto.

Os resultados basearam-se na análise de gravações de serinos selvagens, numa zona predominantemente agrícola, durante as épocas reprodutivas de 2002 e 2003.

4. METODOLOGIA

A área de estudo situa-se a cerca de 14 km de Coimbra, próxima do Paúl de Arzila e tem aproximadamente uma área de 50 hectares. Este local reúne algumas condições favoráveis à reprodução dos serinos e de outras espécies que ali nidificam entre os meses de Março e Julho: (1) campo aberto ocupado por pequenos terrenos de cultivo (culturas anuais) que são utilizados pelos serinos como zonas de alimentação; (2) áreas de reduzida densidade florestal, com alguns pinheiros (*Pinus* sp), oliveiras (*Olea europaea*) e carvalhos (*Quercus* sp.) que constituem bons locais para a nidificação de várias espécies de aves.

Utilizaram-se gravações de 14 serinos macho, adultos, obtidas em dois anos consecutivos, 2002 e 2003. Cada ave estava anilhada com uma combinação única de cores que permitia a sua identificação individual com recurso a uns binóculos (Nikon Action, 8x40) e a um telescópio (Swarovsky AT 80 HD 20x-60x). A anilhagem foi efectuada em 2002 por Mota, Vicente e Depraz.

Registaram-se diariamente canções, entre as 7:00h e as 13:00h, de Março a Junho de 2003, utilizando um microfone ultra direccional Sennheiser MKH70 com uma protecção contra o vento, e um gravador de cassetes Marantz CP230.

Foram analisadas 448 canções, num total de 69 registos de canto. Considerou-se um registo, uma produção sucessiva de canções, usualmente separadas por pausas de 1-10s, e um novo registo quando o macho permanecia em silêncio mais de um minuto. As gravações foram feitas maioritariamente em dois contextos: perto do

ninho e em zonas de alimentação. Contudo, este aspecto não foi tido em consideração para os resultados apresentados.

O som foi digitalizado, inicialmente sem qualquer filtragem, e os espectrogramas foram produzidos com o programa Avisoft SASLab Pro (FFT=256, frame=100%, bandwidth=112Hz, time resolution = 1.45ms). Sempre que se considerou necessário foi usado um filtro IIR (Time domain filter), tipos high e low pass, para eliminar os ruídos que pudessem interferir na análise espectral do canto do serino.

Os espectrogramas foram feitos com uma resolução mínima de 1,45 ms por 86 Hz e as análises e medições com uma escala de 50ms/cm por 2,86 KHz/cm.

Todas as canções foram analisadas tendo em conta o seguinte: o tempo da canção é o total e o número de sílabas é o n.º de sílabas completas.

Capítulo 2

VARIAÇÃO INTRA-INDIVIDUAL DO CANTO

1. FUNÇÃO, EVOLUÇÃO E APRENDIZAGEM

O canto das aves terá evoluído através de selecção sexual e são-lhe atribuídas duas funções principais: a defesa de recursos, como o território, e a atracção/estimulação de fêmeas durante a época reprodutiva (Catchpole 1982; Catchpole e Slater, 1995). No entanto, a função do canto pode ser muito variada, desde identificação (da espécie, do sexo e da identidade individual do cantor), motivação e aptidão, coordenação de actividades, afastamento de potenciais predadores, obtenção de cópulas extra par, à guarda do par (Becker, 1982; Kroodsma e Miller, 1996).

O canto das aves pode ser herdado, aprendido ou inventado. Nalgumas espécies os machos desenvolvem canções normais mesmo quando criados em condições de isolamento acústico. No entanto, para a maioria das espécies de aves canoras, pelo menos alguns aspectos do comportamento de canto são aprendidos. Esta aprendizagem depende contudo de mecanismos próprios (Kroodsma e Miller, 1996).

Funções tão importantes como as referidas acima indicam que o canto de indivíduos pertencentes a uma população deve ser idêntico. Quando os indivíduos de uma espécie estão isolados, há oportunidade para o desenvolvimento de novas canções, quer pela diferente estrutura no habitat, quer pelos erros cometidos durante a aprendizagem. Um outro factor que pode condicionar o desenvolvimento do canto é a preferência diferencial entre populações.

Os dialectos, isto é, as variações locais do canto, foram descritos para diversas espécies, tendo sido propostas várias hipóteses para o seu aparecimento, como a variação geográfica resultante do processo de aprendizagem (Gill 1995), preferência das fêmeas por certos dialectos e a adaptação social (Payne 1982). Em muitas espécies, os machos possuem repertórios constituídos por vários tipos de canções.

Estes repertórios podem ser de apenas uma ou duas canções até um número aparentemente infinito (e. g., *Luscinia megarhynchos*, Hultsch e Todt, 1996; e.g., *Acrocephalus schoenobaenus*, Catchpole 1976; e. g., *Passerina cyanea*, Payne et al. 1988)

1.2. Ontogenia

A aprendizagem vocal ocorre geralmente quando a ave é jovem e envolve memorização e reprodução de sons produzidos por conspecíficos, havendo uma relação entre o repertório e o tamanho das regiões do cérebro responsáveis por esta função, (HVC e RA) (Ward et al, 1998).

Durante o desenvolvimento do canto, as aves transformam sons não estruturados em estruturas de vários tipos. Gradualmente, a sequência dos sons torna-se estereotipada. Também a aprendizagem da linguagem humana envolve processos semelhantes, existindo etapas comuns a todas as crianças normais (Pinker, 1984.)

A cristalização do canto ocorre quando se verifica uma transição na produção de elementos vocais variados, para padrões de canto típicos de indivíduos adultos. Durante esta fase as aves têm uma plasticidade vocal elevada, passando finalmente para uma fase em que se verifica uma marcada perda dessa plasticidade. A consequência deste processo é a cristalização dos padrões de canto em repertórios estereotipados (Kroodsma, 1996).

Esta forma clássica de aprendizagem foi testada principalmente com aves criadas em cativeiro. No entanto, alguns estudos laboratoriais revelaram também a aquisição de novos padrões após a fase de cristalização (Whaling et al. 1998). Estes resultados são muito relevantes na interpretação das alterações verificadas no canto de aves territoriais vizinhas (Baptista 1996). Por exemplo, em *Passerina cyanea*, jovens machos que imitem o canto de conspecíficos vizinhos têm um sucesso reprodutivo maior (Payne 1982).

A capacidade de aprendizagem do canto pode também condicionar a resposta da fêmea, como ficou demonstrado em *Melospiza melodia*. Nowicki e colaboradores (2002) testaram esta resposta utilizando machos criados em cativeiro, tendo

verificado que as fêmeas preferem cantos que se aproximavam mais do canto de indivíduos selvagens. Segundo Nowicki, as fêmeas apreciam o canto dos machos como um indicador de qualidade.

Cantar torna-se dispendioso de duas maneiras: (1) atracção que exerce sobre predadores (Ryan et al. 1986, Yasukawa 1989); (2) gastos energéticos (Slater, 1989; Kroodsma e Miller, 1996). Canções mais longas e mais complexas envolvem custos energéticos maiores do que as mais curtas e simples (Vehrencamp et al., 1989). Os machos cantam muitas vezes em sítios onde são facilmente visíveis (Endler, 1983, 1987). Uma vez que envolve tantos riscos e é uma actividade com um elevado grau de custos energéticos, o canto poderia evoluir para formas muito mais simples. No entanto, existe uma enorme variedade de cantos entre diferentes espécies (Catchpole e Slater 1995) que vão desde tipos de canções com pouca variação, até sequências quase ilimitadas devido ao elevado número de elementos e à sua combinação (Catchpole 1976, Eens et al. 1992). Por esta razão, é mais simples comparar o canto de espécies filogeneticamente mais próximas. O parente mais próximo do serino é o canário (*Serinus canaria*), uma espécie largamente estudada, dada a facilidade com que é possível de manter e reproduzir em cativeiro. Nottebohm e Nottebohm (1978) demonstraram que o canário adulto mantém alguma plasticidade nos padrões neuronais responsáveis pela aprendizagem do canto.

O tamanho dos repertórios do serino, varia entre 42 e 66 sílabas e a sua partilha de sílabas com aves vizinhas é significativamente superior àquela verificada para aves geograficamente distantes, o que é um indicador da existência de aprendizagem vocal nesta espécie (Mota e Cardoso 2001).

2. METODOLOGIA

Uma das formas de testar a hipótese de que determinada espécie é “open-ended-learner” é através da análise do canto de diferentes anos, pela comparação de canções produzidas em cada ano.

As aves utilizadas neste estudo (Tabela 1) foram marcadas individualmente com uma combinação única de 4 anilhas coloridas, duas em cada tarso. As cores utilizadas

foram: vermelho (V), amarelo (A), verde (D), azul claro (Z) e azul escuro (E). A representação indicada neste trabalho para referir cada ave indica as cores pela seguinte ordem: de cima para baixo, da esquerda para a direita.

Todas as gravações foram feitas a aves adultas, durante as épocas reprodutivas de 2002 e 2003 entre os meses de Março e Junho. O canto era espontâneo e foi gravado sem ter em conta o contexto em que se realizou

De acordo com Mota e Cardoso (2001), consideramos dois modos diferentes de produção sintáctica (figura 3): (1) Modo repetitivo – consiste em elementos repetidos (ou grupos pequenos de elementos) que formam trilos. Este modo é típico no início das canções, embora também seja executado no meio e no final, mas com menor variedade e menos repetições dentro de cada trilo; (2) Modo sequencial – é o mais longo na maioria das canções e o mais perceptível ao ouvido humano. Consiste numa sucessão de sílabas, morfológicamente distintas e geralmente não repetidas, executadas em sequências muito ordenadas. Isto dá a impressão de ser um canto desordenado e rápido.

Tabela 1 – aves identificadas pela combinação de anilhas coloridas e respectivas idade e ano de captura.

COMBINACAO	IDADE	ANO
DAVE	A	2002
DADA	A	2002
DAVZ	A	2002

Os espectrogramas de cada canção foram impressos e a cada sílaba foi atribuído um símbolo alfabético de maneira a que cada canção fosse representada por uma sequência de letras. As canções de cada ave foram comparadas, para identificação de elementos semelhantes e diferentes durante os dois anos considerados.

As sílabas estão organizadas em longas sequências cíclicas, de uma forma muito estereotipada. Para representar este padrão foram feitos diagramas lineares

representando as seqüências de sílabas. Seguindo a metodologia de Mota e Cardoso (2001), foram excluídas as seguintes exceções: (1) transições entre sílabas que ocorriam menos de 15% do total de vezes que a ave cantou essa seqüência; (2) sílabas com uma freqüência inferior a 10% das canções utilizadas, até um limite máximo de 10 canções.

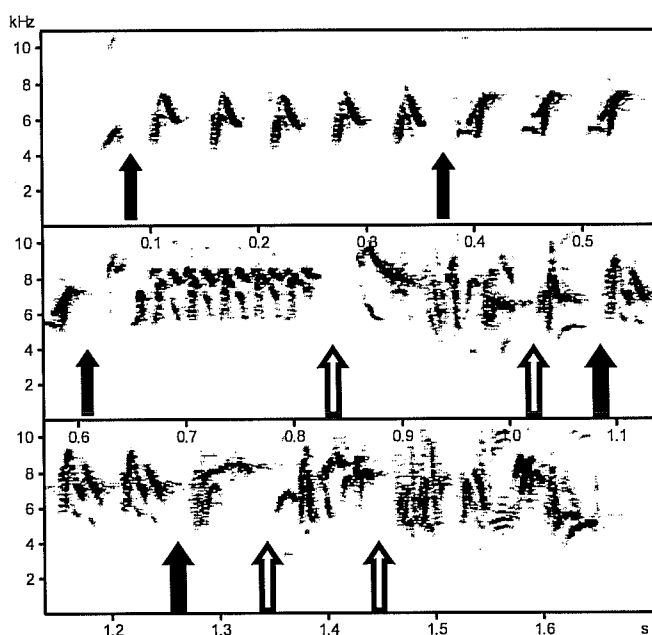


Figura 3 – Sonograma representativo de uma canção de serino. As setas representam a separação de sílabas; as mais escuras delimitam o modo de produção repetitivo e as mais claras a produção sequencial.

Para cada canção foi contabilizado o número total de sílabas, o número de sílabas diferentes, a duração, a freqüência de amplitude máxima (FAM), intervalo de freqüência para 24 dB abaixo da FAM, freqüência mínima e freqüência máxima. Para vários registros foi também calculada a duração do tempo de canto.

Considerou-se sílaba, cada elemento ou seqüência do modo repetitivo separada de outra por intervalos superiores a 10ms (Mota e Cardoso, 2001) (Figura 3).

3. RESULTADOS

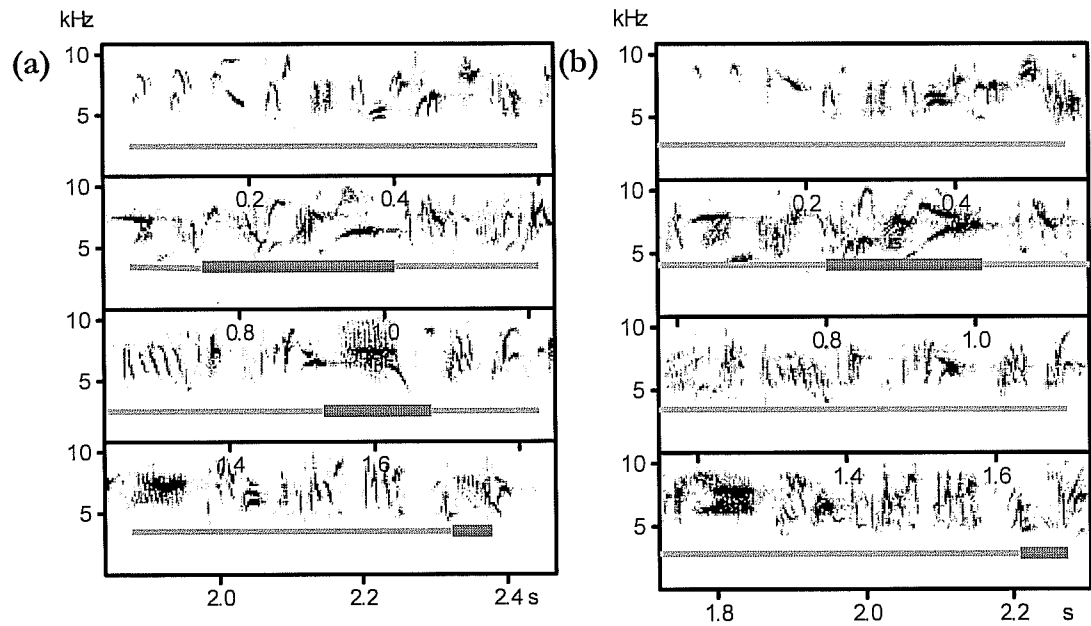
Em 2002 foram gravados 9 machos adultos, mas apenas foram regravados no ano seguinte 3 desses machos. No total, foram analisadas 208 canções, correspondendo a 28 registros (Tab.2).

Do total de canções analisadas, verificou-se um aumento do repertório de 2002 para 2003, de 16 sílabas, o que corresponde a cerca de 10,46%. O número de sílabas varia entre 46 e 61, sendo a média dos repertórios de 53,67 ($X \pm SD = 53,67 \pm 4,885$).

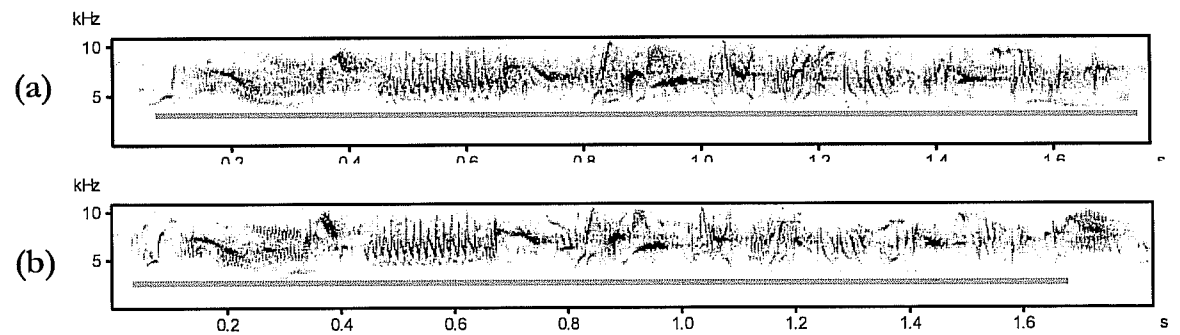
Tabela 2 – Números de registros, canções e repertório, para as três aves durante os dois anos considerados. O repertório é o número de sílabas diferentes executadas por cada macho.

Ave	Nº de registros	Nº de canções	Repertório
DADA2002	7	60	46
DAVZ2002	3	29	52
DAVE2002	5	19	55
Total2002	15	108	153
DADA2003	2	27	55
DAVZ2003	9	43	53
DAVE2003	2	30	61
Total2003	13	100	169

DAVZ



DADA



DAVE

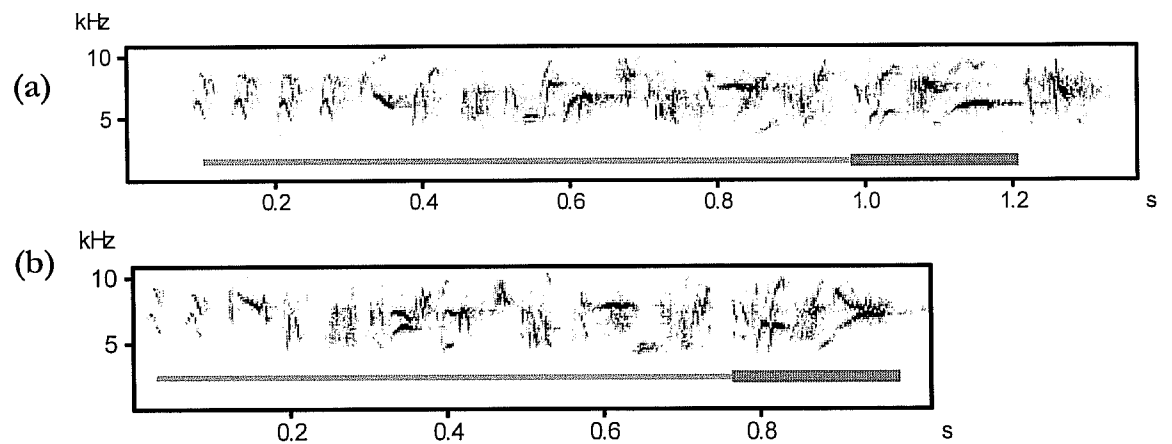


Figura 4 – Exemplos de espectrogramas de canções de (a) 2002 e (b) 2003, para cada um dos machos, representados pela combinação única de anilhas coloridas com que foram marcados. O traço fino mostra as sequências de sílabas iguais nos dois anos considerados; o traço mais cheio delimita as sequências que sofreram alteração de 2002 para 2003.

Tabela 3 – Alterações verificadas nas canções em 2003, relativamente às canções da mesma ave no ano anterior. Nas células sombreadas estão representadas as alterações depois de retiradas as excepções, como se refere na metodologia.

	DADA		DAVE		DAVZ		TOTAL	
Nº sílabas novas	1	0	2	1	0	0	3	1
Nº trilos novos	7	2	3	1	4	1	14	4
Nº sílabas semelhantes	3	1	6	0	3	3	12	4
Nº sílabas 2002 fundidas	1	1	1	0	1	1	3	3
Nº sílabas 2002 fundidas+novo	2	2	2	2	2	2	6	6

Os espectrogramas das canções de cada ave, mostram uma similaridade bastante elevada nos dois anos considerados, como se exemplifica na figura 4. No entanto registaram-se algumas alterações, não só no número de sílabas, mas também em arranjos de sintaxe: adição de sílabas novas, desaparecimento de sílabas ou pequenas sequências e fusão de sílabas (figura 5). Contudo, estas alterações foram em número muito reduzido, como se pode ver pela tabela 3.

Contabilizando as alterações totais, de 153 sílabas identificadas nos dois anos, apenas 3 (1,03%) são completamente novas. É ao nível dos trilos que se verificam as maiores alterações (4,35%), tendo-se registado 14 trilos novos em 2003. O número de sílabas semelhantes também é dos mais elevados, considerando todas as alterações (3,73%). A fusão de sílabas registada nos dois anos é baixa, não ultrapassando os 2,8%.

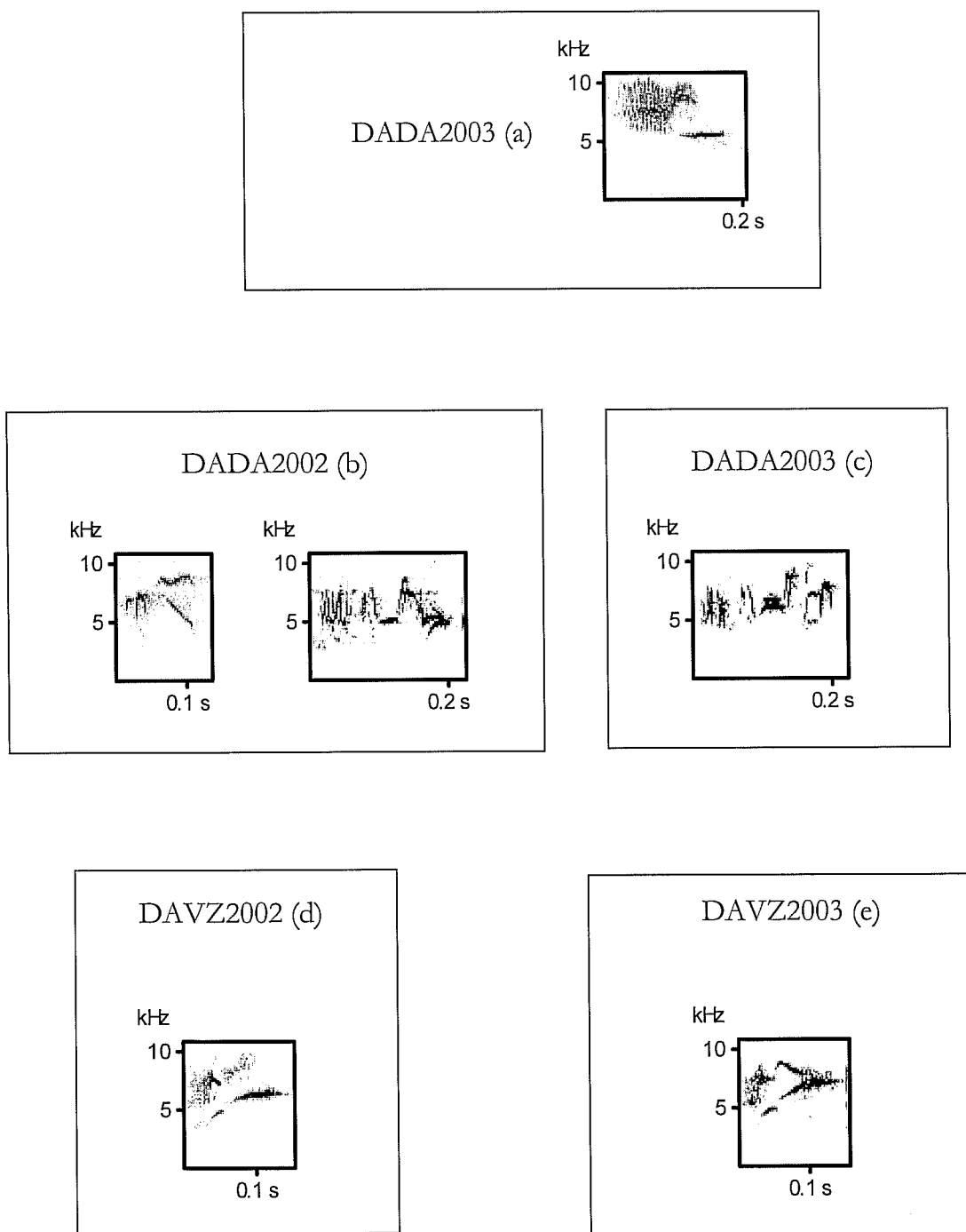


Figura 5 – Exemplos de alterações observadas ao nível da produção silábica: (a) sílaba nova, (c) sílaba resultante da fusão de partes de duas sílabas já existentes (b), (d) sílaba de 2002 e (e) respectiva alteração em 2003.

Dos diagramas de fluxo apresentados no apêndice 1 foram construídas as estruturas da figura 6 para cada ave, nos dois anos. Os traços verticais representam o início das canções e as linhas fechadas circulam no sentido contrário ao dos ponteiros do relógio. O comprimento do traço não é proporcional à duração das canções.

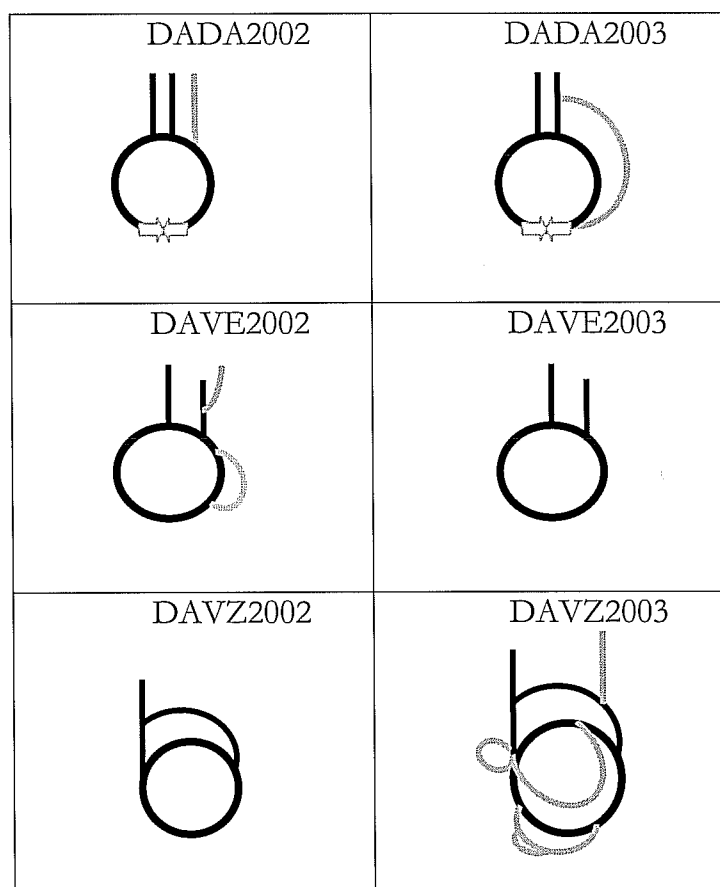


Figura 6 – Representação da estrutura das canções de 3 aves em dois anos diferentes. Cada extremidade representa um início de canção e a leitura é feita no sentido contrário ao dos ponteiros do relógio (inverso). A preto estão as sequências de sílabas que se mantiveram de uma ano para o outro e a cinzento as que sofreram alteração.

Para a ave DADA, em 2002, devido à homogeneidade das canções e apesar do tamanho da amostra ser grande, não existe propriamente um ciclo, retiradas as exceções definidas na metodologia. Contudo, é possível comparar os diagramas dos dois anos (fig. 6). As setas nas representações do canto da ave DADA nos dois anos

(figura 6), indicam um local onde a maioria das canções termina. Em 2003 já é possível a representação de um ciclo mas manteve-se o mesmo esquema para facilitar a comparação.

As canções da ave DADA não sofreram grandes alterações de sintaxe nos dois anos, tendo-se verificado apenas a perda do um início de canção e o ganho de um ciclo diferente.

Para a ave DAVE, ouve uma simplificação do tipo de sequências silábicas, enquanto que a ave DAVZ apresenta uma evidente alteração. No entanto, para as três aves, há estruturas que não se alteram (representadas a preto, figura 6)

Da análise das frequências de sílabas (apêndice 2), verifica-se uma alteração de 2002 para 2003 na sua maioria. Algumas das sílabas com frequências muito baixas em 2002 passam a ser produzidas com uma frequência superior em 2003. Verifica-se também o desaparecimento de sílabas e pequenas sequências em 2003, sendo a ave DADA a que regista um maior número deste tipo de alteração.

4. DISCUSSÃO

A comparação do canto nas duas épocas reprodutivas revelou o aparecimento de pequenas alterações. Da análise dos espectrogramas verificou-se existirem diferenças estruturais entre o canto de 2002 e 2003, quer pelo aparecimento de novos elementos, quer pela fusão de elementos já existentes. Verificou-se também o desaparecimento de alguma sílabas e/ou pequenas sequências. A variação foi contudo limitada, mantendo as canções grande parte da sua estrutura base.

Ao contrário do que era esperado, dada a grande proximidade filogenética entre o canário (um open-ended-learner) e o serino, não se verificaram grandes alterações no canto ao longo dos dois anos. No entanto os resultados obtidos não são conclusivos relativamente ao tipo de aprendizagem no serino, pelo reduzido número de indivíduos.

Esta espécie apresenta uma elevada fidelidade local dos machos (filopatria), embora a sua esperança média de vida seja baixa (1,85 anos). Este facto indica que a maioria dos machos se reproduz nos mesmos locais ao longo dos anos, o que poderá ser determinante para as reduzidas alterações verificadas, uma vez que a aprendizagem é feita a través da audição de conspécíficos.

Outro aspecto fundamental para os resultados obtidos é o facto de este estudo se ter realizado utilizando apenas duas épocas reprodutivas, que podem estar associadas a condições especiais.

Sabe-se, nesta espécie, que existe um forte reconhecimento vocal entre aves acasaladas (Pacheco, 2002) e também que aves vizinhas partilham uma enorme quantidade de sílabas do seu repertório (Mota e Cardoso, 2001). O facto de aves vizinhas se reconhecerem através de vocalizações semelhantes do seu repertório, pode ser um factor determinante na quantidade de interacções agonísticas. Em *Thryothorus pleurostictus*, (Molles e Vehrencamp 2001) os machos respondem de uma forma não agressiva ao canto de aves vizinhas mas são agressivos a sons não familiares. Pode dizer-se então que é mais vantajoso para um indivíduo partilhar grande parte do repertório com os seus conspécíficos.

Até à data, foram realizados poucos estudos que relacionem a proporção de partilha de sílabas e sucesso reprodutivo (Payne et al. 1988). Os resultados obtidos

neste estudo levantam uma questão fundamental: haverá algum benefício para o serino em partilhar o repertório com conspecíficos vizinhos? Serão necessários estudos mais prolongados, que relacionem aves vizinhas e não-vizinhas com variados aspectos do sucesso reprodutivo.

As alterações verificadas ao nível dos diagramas de fluxo, embora algumas sejam aparentemente grandes, não representam inovações, como se constata pela análise da tabela 3. O que acontece é que algumas excepções de 2002 passaram a ser mais comuns em 2003, não se eliminando como excepções durante a construção da representação estrutural das canções, em 2003 (figura 6).

A maior percentagem de variação do repertório verifica-se ao nível dos trilos e das sílabas semelhantes. No modo de reprodução sequencial, os trilos são muito semelhantes aos que se encontram nos vários tipos de vocalizações de contacto, sendo por esta razão uma medida enviesada, já que não foi feita qualquer análise dessas vocalizações.

As alterações encontradas nas sílabas são uma forma de ajuste, comum entre várias espécies de passeriformes, não representando nenhuma inovação ou qualquer outra forma que envolva mecanismos complexos do nível da aprendizagem desta forma de comunicação.

Determinar se uma espécie é “open-ended” ou “age-limited-learner” poderá tornar-se bastante difícil, uma vez que não se sabe com exactidão quando foi aprendido determinado elemento “novo”.

Vários estudos mostraram que as fêmeas acasalam preferencialmente com machos que possuem grandes repertórios e também com os mais velhos, mais experientes (Nottebohm & Nottebohm 1978; Eens et al. 1992). O que permanece pouco claro é a razão pela qual determinados sinais funcionam melhor como atracção, para a escolha do par. Provavelmente, as fêmeas beneficiam em acasalar com machos cujos cantos têm características particulares. Mas quais são esses benefícios e quais as características? A hipótese do stress nutricional proposta por Nowicki e colaboradores (2000), refere que aspectos do comportamento de canto, tais como complexidade do repertório, fornecem à fêmea indicações sobre a qualidade do macho, baseadas na relação entre stress nutricional, desenvolvimento cerebral e aprendizagem do canto (Nowicki et al., 2000).

São necessários outros trabalhos sobre as preferências das fêmeas e de como é que estas preferências existem nas populações naturais, bem como sobre os mecanismos subjacentes ao aparecimento de novas canções, para se compreender completamente quais os elementos mais atractivos para as fêmeas e a sua relação com potenciais benefícios no sucesso reprodutivo.

A análise da variação do canto, embora não seja conclusiva, permite constatar a variação ao longo do tempo da frequência de produção de sílabas. Uma análise posterior será a relação desta variação com o período fértil da fêmea.

Capítulo 3

O VALOR DA INFORMAÇÃO

1. O QUE COMUNICAR

A selecção intra sexual, através das interacções entre machos pela defesa de diversos recursos, foi posta em evidência em várias espécies, bem como a selecção inter sexual, protagonizada pela preferência das fêmeas por machos com determinadas características (Catchpole, 1987). A evolução dos caracteres sexuais explicada pela teoria dos “bons genes” (Fisher, 1930), sugere que o canto varia entre machos, reflectindo a sua qualidade, incluindo a capacidade de acesso a determinados recursos, como por exemplo o território. Esta teoria tem sido demonstrada para determinados aspectos do canto das aves, como a taxa de canto, a frequência (Searcy, 1992), a duração (Catchpole, 1976; Mota, 1995), o repertório (Catchpole 1980; Buchanan & Catchpole 1997), entre outros. A taxa elevada de canto, reflecte custos energéticos elevados, estando limitada aos recursos disponíveis, o que pode constituir um sinal honesto para a fêmea, dando-lhe indicação da capacidade do macho em obter esses recursos, especialmente se estes estiverem associados ao sucesso reprodutor.

Na comunicação animal, “sinais honestos” são aqueles que fornecem informação precisa aos receptores, quer acerca da qualidade ou propriedades do emissor, quer acerca de algum acontecimento no meio ambiente. Neste sentido, o grau de honestidade tem sido largamente discutido. Estudos etológicos focaram o seu interesse primeiramente na história evolutiva de manifestações particulares da comunicação, sem prestar muita atenção à honestidade ou falta dela, na informação veiculada (Hinde e Steel 1978).

A única forma através da qual a comunicação honesta de sinais poderia ser mantida foi proposta inicialmente por Zahavi (1975). O “princípio da desvantagem” prevê que apenas os sinais herdáveis que suportam um elevado custo (a desvantagem), reduzindo a aptidão do seu portador, podem ser solidamente honestos. Mais recentemente, Siller (1998) demonstrou que não há garantia da existência de apenas uma estratégia evolutivamente estável, abrindo a possibilidade de haver várias. Assim, se há mecanismos que permitem que haja comunicação honesta sem desvantagem, estas alternativas menos dispendiosas seriam favorecidas

relativamente aos sinais desvantajosos, que podem trazer elevados custos aos indivíduos que os apresentam.

A possibilidade do canto poder ser um indicador de qualidade do macho foi anteriormente sugerida e testada em várias espécies (Catchpole, 1980). O canto poderá conter informação sobre aptidão se os seus atributos estiverem correlacionados com o tamanho, idade (Nottebohm e Nottebohm, 1978; Eens et al., 1983) ou estatuto de dominância (Kroodsma e Miller, 1996). No chapim azul (*Parus caeruleus*), por exemplo, foi possível mostrar que certas características do canto estão correlacionadas com medidas de aptidão (McGregor et al., 1992; Lambrechts e Dhondt, 1990).

Comparações interespecíficas de um grande número de aves revelaram a existência de diferentes padrões na variação do canto. Por exemplo, foi encontrada uma correlação negativa entre a massa corporal e a frequência acústica, em diversas espécies (Bertellie e Tubaro 2002). Adicionalmente, espécies típicas de habitats fechados produzem canções com frequências mais baixas, notas com modulação mais lenta e maiores intervalos entre notas, do que espécies características de habitats abertos (Ryan e Brenowitz, 1985; Wiley, 1991). A relação canto/habitat foi explicada em termos da sua vantagem em comunicações a longa distância. Sinais com elevada taxa de repetição tendem a ser mais favoráveis em habitats abertos (Wiley e Richards, 1978; Brown e Handford, 2000).

A causa da relação massa corporal/frequência acústica, foi relacionada quer com factores anatómicos quer com factores fisiológicos, como o tamanho da siringe, o comprimento da traqueia, e ressonância no tracto vocal, que covariam com o tamanho e peso do corpo (Baptista, 1996; Lambrechts, 1996). Características morfológicas, como o tamanho do bico, parecem não só influenciar as frequências acústicas (Westneat *et al.*, 1993; Podos et al., 1995), como também alguns aspectos temporais do canto das aves (Podos, 2001).

Uma das funções do canto, associada à atracção de par, é a vantagem das fêmeas em aceder a machos mais qualificados, uma vez que o canto pode funcionar como um indicador (McGregor et al. 1992; Eens et al. 1992). O canto pode ser direccionado a fêmeas, particularmente durante o período fértil, podendo haver um ajuste de algumas características do canto que estão associadas com a qualidade dos

machos, tais como taxa de canto. Se os machos podem optar por ajustar o nível de complexidade do canto, podem beneficiar, minimizando o risco de serem detectados, ao mesmo tempo que maximizam a possibilidade de obter cópulas, cantando canções mais complexas durante o período fértil (Eens et al. 1992).

Não foram encontradas diferenças na complexidade vocal de *Guiraca caerulea*, medida pela variação do número de elementos do canto, relativamente aos períodos fértil e não fértil da fêmea (Ballentine et al., 2003). No entanto, quando são analisadas outras ordens de complexidade vocal (proporção de elementos distintos, versatilidade e consistência sintáctica), verificou-se que os machos exibem diferentes níveis de complexidade que correspondem aos ciclos reprodutivos das fêmeas do seu par. Os machos cantam canções mais variadas durante o período fértil da fêmea e também mais versáteis (Ballentine, et al., 2003).

A coloração dos machos e a complexidade do seu canto são dois dos traços mais conhecidos de selecção sexual. Embora numerosos estudos tenham investigado a preferência das fêmeas por determinadas características do canto e coloração dos machos, a interacção entre estes dois traços não está ainda esclarecida. Teoricamente, a selecção sexual de traços que indiquem directamente benefícios fenotípicos, deve favorecer os que forem mais conspícuos ou os que tenham maior relevância dentro de certas condições ambientais (Price et al., 1993). Alterações ambientais que conduzam a alterações na detectabilidade ou no custo de determinada característica, podem influenciar fortemente a preferência quer por esse traço quer pela complexidade do próprio traço (Endler 1992), favorecendo a preferência por um traço novo, mais informativo ou que implique menores custos (Endler, 1992; Price et al., 1998).

A relação entre a coloração e a complexidade do canto em *Carduelíneos* foi constatada em diversos estudos. Badyaev et al. (2002) examinaram a relação entre a coloração das penas e o canto, em 41 espécies de *Carduelíneos*, incluindo o serino. Tanto a plumagem como a complexidade do canto variam muito entre estas espécies. A maioria é não territorial e o canto é principalmente usado para atrair e estimular a fêmea e não para a competição intra-sexual. Concluíram que existe uma forte correlação negativa entre a complexidade do canto e a coloração das penas devida aos carotenóides.

Também foi demonstrado (Nottebohm e Nottebohm 1978; Hill 1991; Nowicki et al. 2000) que a selecção sexual favorece canções mais longas, com mais sílabas e mais diversas, frequências mais amplas e repertórios maiores. Estas preferências resultam em canções mais complexas em espécies com uma selecção sexual mais intensa (Searcy e Yasukawa 1996).

A escolha da fêmea é favorecida pela complexidade do canto, sendo os melhores os repertórios maiores (Searcy and Yasukawa 1996). Se os custos associados ao canto estão distribuídos de forma desigual pelos machos, esta poderá ser uma forma das fêmeas obterem informação sobre certas qualidades dos machos, associadas ao sucesso reprodutor.

Neste capítulo foi feita uma análise das variáveis do canto e da sua correlação com algumas medidas morfológicas dos machos. O objectivo foi determinar a existência de indicadores no canto da condição física dos indivíduos.

2. METODOLOGIA

Foram analisadas 266 canções pertencentes a 8 aves cujos dados morfológicos foram obtidos no mesmo ano das gravações consideradas (tabela 4).

Para cada canção foram medidas as seguintes variáveis: duração, número total de sílabas, número de sílabas diferentes, frequência máxima e mínima, intervalo de frequência e frequência de amplitude máxima, como proposto por Purvis e Rambaut (1995). Foi também calculado o tempo de canto e a duração total de vários registos de canto, para o cálculo da taxa de canto. Todos os dados morfológicos utilizados foram obtidos em 2002 e 2003 por Paulo Mota, Luís Vicente e Violaine Dapraz, e foram os seguintes: peso, tamanho do tarso e coloração amarela das penas.

Tabela 4 – Números de registos, canções e repertório de cada ave.

Ave	N.º de registos	N.º de canções	Repertório
DADA2002	7	60	50
DAVZ2002	3	29	58
DVAA2002	8	33	48
DZZE2002	6	36	55
DAVE2002	2	17	55
EDVD2002	1	40	43
Total2002	27	215	
DADA2003	2	27	50
DZAE2003	2	24	54
Total2003	4	51	

3. RESULTADOS

Os resultados obtidos estão expressos na tabela 5. Para a ave DAVE2002 não são apresentados valores de frequência, amplitude e intervalo de frequência, pelo facto das gravações correspondentes a esta ave terem muito ruído, o que desvia consideravelmente os resultados obtidos.

A frequência de amplitude máxima apresenta uma variação inter-individual bastante pronunciada (tabela 5), estando correlacionada positivamente com a taxa de canto ($P=0,824$, $p=0,042$, $n=8$).

A frequência de amplitude máxima apresenta uma variação inter-individual bastante pronunciada (tabela 5), estando correlacionada positivamente com a taxa de canto ($P=0,824$, $p=0,042$, $n=8$).

A duração média das canções varia entre os 2,52s e 3,31 ($X \pm SD = 2,7 \pm 0,4$).

Tabela 5 – Valores médios, obtidos para 8 aves, de repertório (Rep), intervalo de frequência (Int.Freq.), tempo médio total das canções (Tempot), número total de sílabas (Síl_t), número de sílabas diferentes (Síl_d), frequência de amplitude máxima (Freamp_m) e taxa de canto (Taxa).

Combinação	Ano	Rep.	Int.Freq.	Tempot (s)	Síl_t	Síl_d	Freamp_m (Hz)	Taxa
DADA	2003	50	7637,95	2,52	18,05	18,05	6853,02	0,61
DZAE	2003	54	9865,32	2,84	23,95	23,50	6913,85	0,66
DAVE	2002	55	-	3,99	33,88	30,29	-	0,75
EDVD	2002	43	7637,09	3,31	23,55	21,58	7113,53	0,64
DADA	2002	50	7695,08	2,03	12,49	12,46	6674,02	0,55
DAVZ	2002	58	8106,56	3,97	32,25	27,94	7041,31	0,69
DVAA	2002	48	10932,94	3,02	24,09	24,07	6725,77	0,60
DZZE	2002	55	8453,58	2,82	20,85	20,85	6809,15	0,54

Foi feita uma correlação entre algumas variáveis morfológicas (tabela 6) e variáveis do canto, para averiguar o grau de associação entre elas. Para isso utilizou-se uma correlação de Pearson (tabela 7), que revela algumas correlações positivas.

Tabela 6 – Valores médios do tamanho do tarso, cor e peso, para cada uma das aves.

AVE	TARSO (mm)	COR	PESO (gr)
DAVE 2002	15,7	3	11,5
EDVD 2002	16,0	5	11,5
DADA 2002	16,0	3	10,2
DAVZ 2002	15,7	4	11,3
DVAA 2002	16,4	1	10,5
DZZE 2002	15,7	4	11,2
DADA 2003	16,0	4	11,2
DZAE 2003	15,9	3	11,

Como era de esperar, os machos que apresentam uma duração maior das canções, são também aqueles que apresentam maior número de sílabas e com uma maior variabilidade, por canção (tabela 7). Da mesma forma previsível, é a correlação entre a taxa de canto e a duração das canções.

Das variáveis morfológicas analisadas, apenas o tamanho do tarso apresenta correlações significativas com alguns dos valores obtidos para as canções, como o número de sílabas totais e diferentes, e a taxa de canto. Curiosamente, a duração das canções não está correlacionada com aquela variável.

Tabela 7 – Correlações de Pearson para as variáveis peso, tarso, amarelo, repertório (REPERT), tempo total (TEMPOT - tempo médio das canções), sílabas totais (SÍL_T – número médio de sílabas das canções), sílabas diferentes (SÍL_D - número médio de sílabas diferentes, das canções), frequência de amplitude máxima (FREAMP_M) e taxa de canto (TAXA). O tamanho da amostra está indicado (N), bem como o grau de significância (Sig.).

		PESO	TARSO	AMARELO	REPERT	TEMPOT	SÍL_T	SÍL_D	FREAMP_M	TAXA
PESO	Pearson Correlation	1								
	Sig. (2-tailed)	,								
	N	8								
TARSO	Pearson Correlation	-,563	1							
	Sig. (2-tailed)	,146	,							
	N	8	8							
AMARELO	Pearson Correlation	,528	-,595	1						
	Sig. (2-tailed)	,178	,120	,						
	N	8	8	8						
REPERT	Pearson Correlation	,240	,397	-,022	1					
	Sig. (2-tailed)	,567	,330	,959	,					
	N	8	8	8	8					
TEMPOT	Pearson Correlation	-,316	,624	-,105	,357	1				
	Sig. (2-tailed)	,445	,098	,805	,385	,				
	N	8	8	8	8	8				
SÍL_T	Pearson Correlation	-,333	,711 *	-,202	,455	,977 **	1			
	Sig. (2-tailed)	,420	,048	,632	,257	,000	,			
	N	8	8	8	8	8	8			
SÍL_D	Pearson Correlation	-,405	,723 *	-,244	,443	,937 **	,985 **	1		
	Sig. (2-tailed)	,319	,042	,561	,272	,001	,000	,		
	N	8	8	8	8	8	8	8		
FREAMP_M	Pearson Correlation	,323	,037	,661	-,046	,758 *	,669	,571	1	
	Sig. (2-tailed)	,480	,937	,106	,922	,048	,101	,181	,	
	N	7	7	7	7	7	7	7	7	
TAXA	Pearson Correlation	-,225	,794 *	-,392	,280	,824 *	,855 **	,811 *	,771 *	1
	Sig. (2-tailed)	,592	,019	,337	,502	,012	,007	,015	,042	,
	N	8	8	8	8	8	8	8	7	8

* - Correlação significativa a um nível de 0,05 (duas caudas)

** - Correlação significativa a um nível de 0,01 (duas caudas)

Para verificar a existência de uma relação entre o tarso e o peso, foi realizada uma regressão, em que o peso era a variável dependente e o tamanho do tarso a variável independente. Não existe uma correlação positiva entre as duas variáveis ($F = 2,783$; $p = 0,146$; $\beta = -0,563$). A análise entre os valores residuais desta regressão e as variáveis do canto não mostra qualquer correlação significativa.

4. DISCUSSÃO

Uma das principais funções do canto dos machos é a atracção/estimulação de fêmeas (Kroodsma 1996; Catchpole e Slater, 1995). Este resultado foi obtido através da utilização de “playbacks”, usados para medir a resposta das fêmeas a diferentes estímulos sonoros. Mas quais são as características do canto que servem de sinal para as fêmeas?

Neste estudo, a análise das variáveis do canto revela uma correlação positiva entre o tamanho do tarso, e o número de sílabas e a taxa de canto. Uma vez que esta medida morfológica é das mais robustas relativamente à avaliação da estatura dos machos, podemos explicar esta correlação pelo facto de machos maiores conseguirem cantar durante mais tempo e produzirem um número de sílabas maior e mais variado, uma vez que a produção de mais sílabas em menos tempo deverá exigir um dispêndio energético maior. Como a duração das canções não está correlacionada com o tamanho do tarso, então podemos supor que para os serinos é mais vantajoso cantar mais e produzir um número de sílabas maior e mais variadas, independentemente do tamanho das canções.

É a fêmea que, muito frequentemente, investe mais tempo e energia na criação dos juvenis. Isto não se passa com o serino. O macho tem também um investimento parental muito grande, alimentando a fêmea no período de incubação e os juvenis no ninho. Mesmo depois dos juvenis abandonarem o ninho, é o macho que os alimenta durante algum tempo, não havendo nesta fase a colaboração da fêmea. Deverá então ser muito importante para a fêmea, nesta espécie, escolher um macho capaz de aumentar o seu sucesso reprodutor, mais do que noutras em que o investimento do macho não seja tão grande.

Neste estudo foram utilizadas aves que se reproduziram na mesma área, devendo a partilha de sílabas ser grande, como foi referido por Mota e Cardoso (2001). Esta é mais uma indicação de que a capacidade para produzir determinadas frequências deve ser uma característica individual e deve reflectir a qualidade dos machos.

Os resultados obtidos da correlação entre os valores residuais da regressão peso-tarso e as variáveis do canto, revelam não existir associação entre a condição

física dos machos, avaliada por aqueles valores residuais, e as características do canto analisadas. Isto pode dever-se ao facto do número de indivíduos ser reduzido, uma vez que não houve concordância temporal entre a obtenção dos dados morfológicos e das gravações duma parte significativa da amostra, pelo que esses dados tiveram de ser excluídos.

Um estudo efectuado por Nowicki (2000) demonstra que a selecção sexual pode não actuar directamente sobre a expressão fenotípica, mas sim sobre o mecanismo subjacente à expressão dessa característica. No caso do canto das aves, o canto pode reflectir a história de desenvolvimento da ave, e a sua expressão é apenas o traço sobre o qual a fêmea consegue aceder para obter informação.

O próximo passo será investigar como é que as fêmeas aprendem a julgar a qualidade do canto. Para isso é necessário avaliar rigorosamente as suas características e relacioná-las com outras morfo-fisiológicas, dos machos, que estejam directamente ligadas à sua aptidão. Posteriormente serão necessários trabalhos que revelem se a capacidade das fêmeas para distinguir cantos reflecte a aptidão dos machos e influencia a evolução do canto.

AGRADECIMENTOS

A todos os que me ensinaram o que sabiam, que me apoiaram, que não me deixaram desistir, lutando comigo contra todas as dificuldades,

ao meu avô Adelino e ao meu tio António

ao meu orientador, Paulo Gama

aos meus amigos e colegas Luís, Gonçalo, Violaine, Eugénia e Cristina

aos meus sobrinhos Francisco e Zezé

e à minha filha Maria Teresa, pelas horas roubadas.

Bibliografia

- Badyaev, A. V., Hill, G. E., & Weckworth, B. V., 2002. Species divergence in sexually selected traits: increase in song elaboration is related to decrease in plumage ornamentation in finches. *Evolution*, 56(2), 2002, pp. 412–419.
- Ballentine, B., Badyaev, A. & Hill, G. E., 2003. Changes in Song complexity Correspond to Periods of Female Fertility in Blue Grosbeaks (*Guiraca caerulea*) *Ethology* 109,55-66 Blackwell Verlag, Berlin ISSN 0179 .1613.
- Baptista, L. F., 1996. Nature and its nurturing in avian vocal development. In: Kroodsma DE, Miller EH, eds. *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Ithaca: Cornell University Press, 39–60.
- Becker, P.H. 1982. The coding of species-specific characteristics in bird sounds. Pp. 213-252 in *Acoustic Communication in Birds*, vol. 1 (D.E. Kroodsma and E.H. Miller, eds.). Academic Press, New York, NY.
- Bertelli, S. & Tubaro, P., 2002. Body mass and habitat correlates of song structure in a primitive group of birds. *Biological Journal of the Linnean Society*, 77, 423–430.
- Birkhead, T. R. & Moller, A. P., 1992. Number and size of sperm storage tubules and the duration of sperm storage in bird – a comparative study. *Biological Journal of the Linnean Society*. 45, 363-372.
- Boran, J. R. & Heimlich, S. L. 1999. Social learning in cetaceans: Hunting, hearing and hierarchies. In: *Mammalian Social Learning: Comparative and Ecological Perspectives* (Ed. by Box, H. O. & Gibson, K. R.). Cambridge: Cambridge University Press.
- Bradbury, J. W. & Vehrencamp, S. L., 2000. Economic models of animal communication *Anim. Behav*, 59, 259–268.
- Brainard, M.S. and A.J. Doupe. 2000. Auditory feedback in learning and maintenance of vocal behavior. *Nature Reviews Neuroscience* 1:31-40.
- Brown, T. J., and Handford, P., 2000. Sound design for vocalizations: quality in the woods, consistency in the fields. *Condor* 102, 81–92.
- Buchanan, K. L. & Catchpole, C. K. 1997 Female choice in the sedge warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*: multiple cues from song and territory quality. *Proc. R. Soc. Lond. B* 264, 521–526.

- Catchpole, C. K., 1982. The evolution of bird sounds in relation to mating and spacing behavior. In: Kroodsma DE, Miller EH (eds) Acoustic communication in birds, vol 1. Academic Press, New York, pp 297-319.
- Catchpole, C. K., 1976. Temporal and sequential organization of song in the Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*). *Behaviour*, 59, 226-246.
- Catchpole, C. K., 1980 Sexual selection and the evolution of complex songs among European warblers of the genus *Acrocephalus*. *Behaviour* 74, 149-166.
- Catchpole, C. K. 1987: Bird song, sexual selection and female choice. *Trends. Ecol. Evol.* 2:94-97.
- Catchpole, C.K. & Slater, P.J.B., 1995. Bird Song. University Press, Cambridge.
- Chomsky, N. 1957. *Syntactic Structures*. Mouton: The Hague.
- Cramp, S. & Perrins, C. M., 1994. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic. Volume VIII: Crows to Finches*. Oxford University Press, Oxford.
- Earley, R. L., Tinsley, M., Dugatkin, L. A., 2003. To see or not to see: does previewing a future opponent affect the contest behaviour of green swordtail males (*Xiphophorus helleri*)? *Naturwissenschaften* 90, 226-230.
- Eens, M., Pinxten R. & Verheyen R. F., 1992. Song learning in captive European Starlings, *Sturnus vulgaris*. *Anim. Behav.*, 44, 1131-1143.
- Eens, M., Pinxten, R. & Verheyen, R. F., 1983. Function of song and song repertoire in European starling (*Sturnus vulgaris*): an aviary experiment. In *Behaviour*, 125: 51-66.
- Endler, J. A., 1983. Natural and sexual selection on colour patterns in Poecilia fishes. *Env. Biol. Fishes* 9:173-190.
- Endler, J. A., 1987. Predation, light intensity, and courtship behaviour in *Poecilia reticulata*. *Anim. Behav.* 35:1376-1385.
- Endler, J. A.. 1992. Signals, signal conditions, and the direction of evolution. *Am. Nat.* 139:S125-S153.
- Falls, J. B. & d'Agincourt, L. G. 1982: Why do meadowlarks switch song types. *Can. J. Zool.* 60: 3400-3408.
- Falls, J. B., Krebs, J. R. & McGregor, P. 1982. Song matching female choice. *Trends Ecol. Evol.*, 2, 94-97.

- Fisher, R. A., 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford University Press, Oxford.
- Fitch, W. T., Reby, D., 2001. The descended larynx is not uniquely human. *Proceedings of the Royal Society, B*, 268, 1669-1675.
- Gentner, T. Q. & Margoliash, D., 2003. Neuronal population and single cells representing learned auditory objects. *Nature*, 424, 669-674.
- Gill, F.B. 1995. *Ornithology*, 2nd ed. W.H. Freeman and Co., New York, NY.
- Gish, S. L., and Morton, E. S., 1981. Structural adaptations to local habitat acoustics in Carolina wren songs. *Z. Tierpsychol.* 56, 74–84.
- Griesmann, B. & Naguib M., 2002. Song Sharing in Neighboring and Non-Neighboring Thrush Nightingales (*Luscinia luscinia*) and its Implications for Communication. *Ethology*, 108,377-387.
- Guttinger, H. R., 1985. Consequences of domestication on the song structure in the canary. *Behaviour* 94, 254-278.
- Hinde, R. A. & Steel, E., 1976. The effect of male song on an estrogen-dependent behaviour in the female canary, *Serinus canarius*. *Horm. Behav.*, 7, 293-304.
- Hinde, R. A. & Steel, E., 1978. The influence of daylength and male vocalization in the estrogen-dependent behaviour in the female canaries and budgerigars, with discussion of data from other species. *Adv. Study Behav.*, 8,39-73.
- Holland, J., Dabelsteen, T. & Paris, A. L., 2000. Coding in the song of the wren: importance of rhythmicity, syntax and element structure *Animal Behaviour*, 60, 463–470.
- Kahrs, M., Avanzini, F., 2001. Computer synthesis of bird songs and calls. *Proceedings of the cost G-6 Conference on Digital Audio Effects (DAFX-01)*, Limerick, Ireland, December 6-8.
- Klump, G.,1996. Bird communication in the noisy world. in *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*, Cornell U. P., Ithaca, NY, pp. 321–338.
- Konishi, M., 1965. The role of auditory feedback in the control of vocalization in the white-crowned sparrow. *Zeitschrift fu Tierpsychologie*, 22, 770–783.
- Krebs, J. R. & Kroodsma, D. E., 1980. Repertoires and geographical variation in bird song. In: *Adv. Study Behav.* (Ed. by J. S. Rosenblatt, R. A. Hinde, C. Beer & M. C. Busnel), Vol. 11, pp. 143–177. New York:Academic Press.

- Krebs, J. R., Ashcroft, R. & van Orsdol, K., 1981. Song atching in the great tit (*Parus major* L.). *Anim.Behav.*, 29, 918–923.
- Krebs, J. R., Davies, N. B., 1993. An Introduction to Behavioural Ecology. Third Edition, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Kroodsma, D. E. 1996. Ecology of passerine song development. In: *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds* (Ed. By D. E. Kroodsma & E. H. Miller), pp. 3–19. Ithaca, New York: Cornell University Press.
- Kroodsma, D. E., 1976. Reproductive development in a female songbird: differential stimulation by quality of male song. *Science*, 192, 574–575.
- Kroodsma, D. E., 1982. Song repertoires: problems in heir definition and use. In: *Acoustic Communication in Birds*, Vol. 2 (Ed. by D. E. Kroodsma & E. H. Miller), pp. 125–146. New York: Academic Press.
- Kroodsma, E. & Miller, E. H., 1996. *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Comstock, Ithaca, NY.
- Lambrechts, M. & Dhondt, A. A. 1990: A relationship between the composition and size of great tit song repertoires. — *Anim. Behav.* 39: 213–218.
- Lambrechts, M.M., 1996. Organization of birdsong and constraints on performance. In: Kroodsma E, Miller EH, eds. *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Ithaca: Cornell University Press, 305–320.
- Lampe, H. M, Espmark, Y. O., 1994. Song structure reflects male quality in pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*
- Margoliash D. 1997. Functional organization of forebrain pathways for song production and perception. *J Neurobiol* 33: 671–693.
- Marler, P. & Peters, S., 1981. Birdsong and speech: evidence for special processing. In: *Perspectives on the Study of Speech* (Ed. by P. Eimas & J. Miller), pp. 75–112. Hillsdale, New Jersey: Erlbaum.
- Marler, P., Peters, S. & Wingfield, J. C., 1987. *J. Neurobiol.* 18(6), 531-548.
- McGregor P.K., Dabelsteen T., Shepherd M., Pedersen S. B., 1992. The signal value of matched singing in great tits – evidence from interactive playback experiments. *Anim Behav* 43, 987–998.
- McGregor, P. K. 1991. The singer and the song: on the receiving end of bird song. *Biology Review*, 66, 7-81.

- Molles, L. E. & Vehrencamp, S. L., 2001. Neighbour recognition by resident males in the banded wren, *Thryothorus pleurostictus*, a tropical songbird with song-type sharing. *Animal Behaviour*: 119-127.
- Mota, P. G. 1999. The function of song in the Serin. *Ethology*, **105**: 137-148.
- Mota, P. G. e Cardoso, G. C. 2001. Song organization and patterns of variation in the Serin (*Serinus serinus*). *Acta Ethologica*, **3**: 141-150.
- Mota, P. G., 1999. The function of song in the Serin. *Ethology*, **105**, 137-148.
- Mota, P. G. 1995. Ecologia Comportamental da Reprodução no Serino (*Serinus serinus*, Aves: Fringilidae). Dissertação de Doutoramento para a obtenção do grau de Doutor em Biologia. Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade de Coimbra, Coimbra.
- Nordby, J. C., Campbell, S. E. & Beecher, M. D., 2002. Adult song sparrows do not alter their song repertoires. *Ethology*, **108**, 39-50.
- Nottebohm F. 1985. Sound transmission, signal salience, and song dialects. *Behavioral Brain Sciences* **8**, 112–113.
- Nottebohm, F., 1970. The Ontogeny of Bird Song. *Science*, **167**, 950- 956.
- Nottebohm, F., 1993. The search for neural mechanisms that define the sensitive period for song learning in birds. *Netherlands Journal of Zoology*, **43**, 193–234.
- Nottebohm, F., and Nottebohm, M.E., 1978. Relationship between song repertoire and age in the canary brain, *Serinus canarius*. *Z.*
- Nowicki S, Capranica R, 1986. Bilateral interaction in vocal production of an oscine bird sound. *Science*, **231**:1297-1299.
- Nowicki, S., D. Hasselquist, S. Bensch & S. Peters. 2000. Nestling growth and song repertoire size in great reed warblers: evidence for song learning as an indicator mechanism in mate choice. *Proceedings of the Royal Society of London* **267**:2419 - 2424.
- Nowicki, S., Searcy, W.A. and S. Peters., 2002. Quality of song learning affects female response to male bird song. *Proc. Roy. Soc. London B* **269**, 1949-1954.
- Nowicki, S., Searcy, W.A. & Peters, S. Brain development, song-learning and mate choice in birds: a review and experimental test of the stress hypothesis. (In press).

- Pacheco, C. M., 2002. Reconhecimento individual entre os membros do par e individualidade nas vocalizações de contacto na Milheirinha (*Serinus serinus*). Tese de mestrado para a obtenção do grau de Mestre em Ecologia Animal. Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade de Coimbra, Coimbra.
- Payne R. B., Payne, L. L., Doehlert, S. M., 1988. Biological and cultural success of song memes in indigo buntings. *Ecology* 69:104-117
- Payne, R. B. & Payne, L. L., 1993. Song copying and cultural transmission in indigo buntings. *Anim. Behav.*, 46, 1045–1065.
- Payne, R. B., Payne, L. L. & Doehlert, S. M., 1987. Song, mate choice and the question of kin recognition in a migratory songbird. *Anim. Behav.*, 35, 35–47.
- Payne, R.B. 1982. Ecological consequences of song matching: breeding success and intraspecific song mimicry in Indigo Buntings. *Ecology* 63:401-411.
- Pinker, S. 1984. *Language Learnability and Language Development*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Podos J, Sherer JK, Peters S, Nowicki S. 1995. Ontogeny of vocal tract movements during song production in song sparrow. *Animal Behaviour* 50, 1287–1296.
- Podos J. 2001. Correlated evolution of morphology and vocal signal structure in Darwin's finches. *Nature* 409: 185– 188.
- Price, T. D.; Schuler, D.; Heckman, N. E., 1993. Sexual selection when the female directly benefits. *Biol. J. Linn. Soc.* 48:187-211
- Rauske, Peter L; . Shea, Stephen D. and Margoliash D., 2003. *J Neurophysiol* 89: 1688–1701
- Ryan, M. J. and Brenowitz, E. A., 1985. The role of body size, phylogeny and ambient noise in the evolution of bird song. *Am. Nat.* 12:87-100.
- Ryan , M. J., 1986. Factors influencing the evolution of acoustic communication: Biological constraints. *Brain Behav. Evol.* 28:70-82.
- Savage-Rumbaugh et al (1985b). Language learning in two species of apes. *Neurosci Biobehav Rev* 9:653-665
- Searcy, W. A. & Andersson, M. 1986: Sexual selection and the evolution of song *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 507–533

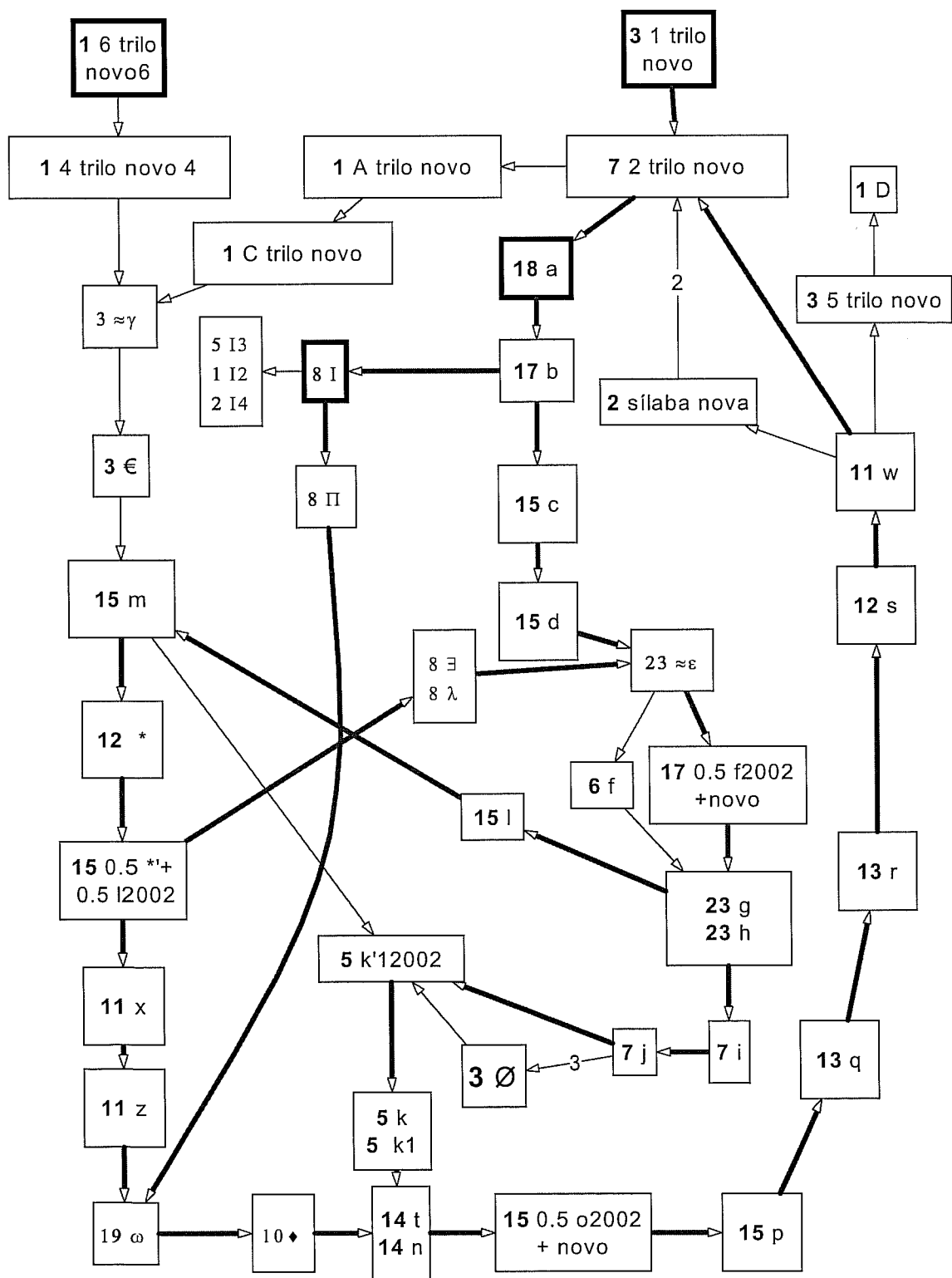
- Searcy, W. A. & Marler, P., 1981. A test for responsiveness to song structure and programming in female song sparrows. *Science*, 231, 926-928.
- Searcy, W. A., 1992. Song repertoire and mate choice in birds. *Am.Zool.* 32, 71-80.
- Searcy, William A.; Podos, Jeffrey; Peters, Susan & Nowicki, Stephen 1995
Discrimination of song types and variants in song sparrows *Anim. Behav.*, 49,
1219–1226.
- Searcy, William A.; Podos, Jeffrey; Peters, Susan & Nowicki, Stephen 1995
Discrimination of song types and variants in song sparrows *Anim. Behav.*,
49, 1219–1226.
- Searcy, W. A. and Yasukawa K., 1996. Song and female choice. In *Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (Ed. By Kroodsma E. & Miller, E. H., 1996. Comstock, Ithaca, NY).
- Siller, S., 1998. A note on errors in Grafen's strategic handicap models. *J. Theoretical Biology* 195, 413-417.
- Slater, P. J. B. & Jones, A. E., 1998. Practice and song development in zebra finches. *Behaviour*, 135, 1125–1136.
- Slater, P. J. B. & Mann, N. I., 1990. Do male zebra finches learn their fathers' songs? *Trends in Ecology and Evolution*, 5, 415–417.
- Slater, P. J. B. 1983. Sequences of song in chaffinches. *Animal Behaviour*, 31, 272–281.
- Slater, P. J. B. 1989. Bird song learning: causes and consequences. *Ethology, Ecology and Evolution*, 1, 19–46.
- Slater, P. J. B., 1981. Chaffinch song repertoires: observations, experiments and a discussion of their significance. *Zeit. Tierpsych.*, 56, 1–24.
- Slater, P. J. B., 1989. Bird song learning: Causes and consequences. *Ethology, Ecology and evolution*, 1, 19-46.
- Smith, W. J., 1991. Singing is based on two markedly different kinds of signaling. *J Theor Biol* 152:241±253
- Suthers, R. A., 1990. Contributions to birdsong from the left and rightsides of an intact syrinx. *Nature*, 347:473-477.
- Timothy Q. Gentner and Daniel Margoliash, 2003. Nature variation in song sparrows. *Anim.Behav.* 57:1257-1264.

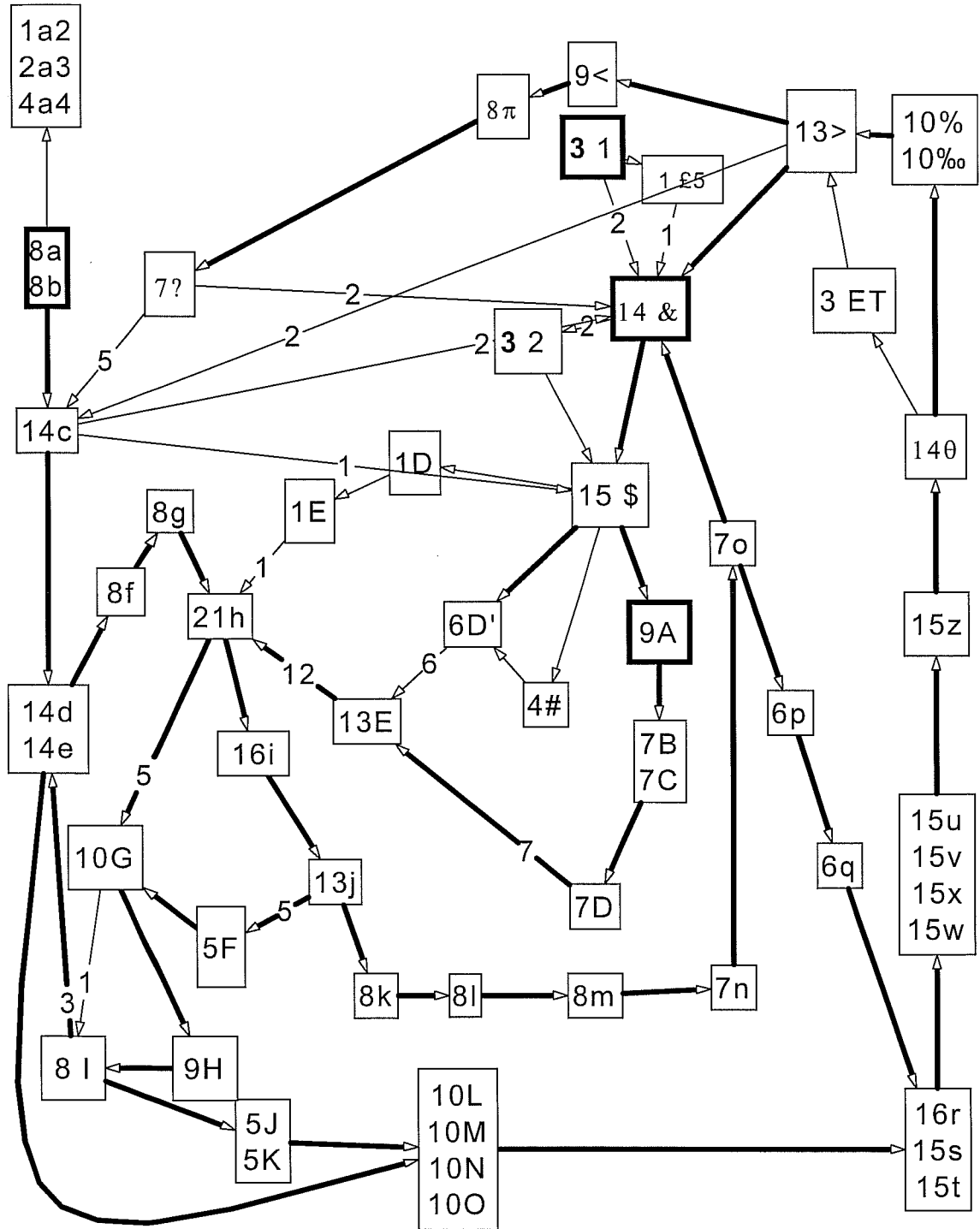
- Vehrencamp, S. L., J. W. Bradbury and R. M. Gibson, 1989. The energetic cost of display in male sage grouse. *Animal Behaviour*, 38:885-896.
- Ward, B. C., Nordeen, E. J. & Nordeen, K. W. 1998. Individual variation in neuron number predicts differences in the propensity for avian vocal imitation. *Neurobiology*, 95: 1277-1283.
- Westneat MW, Long JH, Hoese W, Nowicki S., 1993. Kinematics of birdsong: functional correlation of cranial movements and acoustic features in sparrows. *Journal of Experimental Biology* 182, 147–171.
- Whaling, C. S., Soha, J. A., Nelson, D. A., Lasley, B. & Marler, P., 1998. Photoperiod and tutor access affect the process of vocal learning. *Animal Behaviour*, 36, 1075–1082.
- Wiley, R. H., Richards, D. G., 1978. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 3, 69–94.
- Wiley, R. H., 1991. Associations of song properties with habitats for territorial oscine birds of eastern North America. *American Naturalist* 138, 973–993.
- Yasukawa, K., 1989. Costs and benefits of a vocal signal: The nest-associated 'Chit' of the female red-winged blackbird, *Agelaius phoeniceus*. *Anim. Behav.* 38:866-874.
- Zahavi A., 1975. Mate selection: a selection for a handicap. *J. Theoretical Biology* 53,205-214

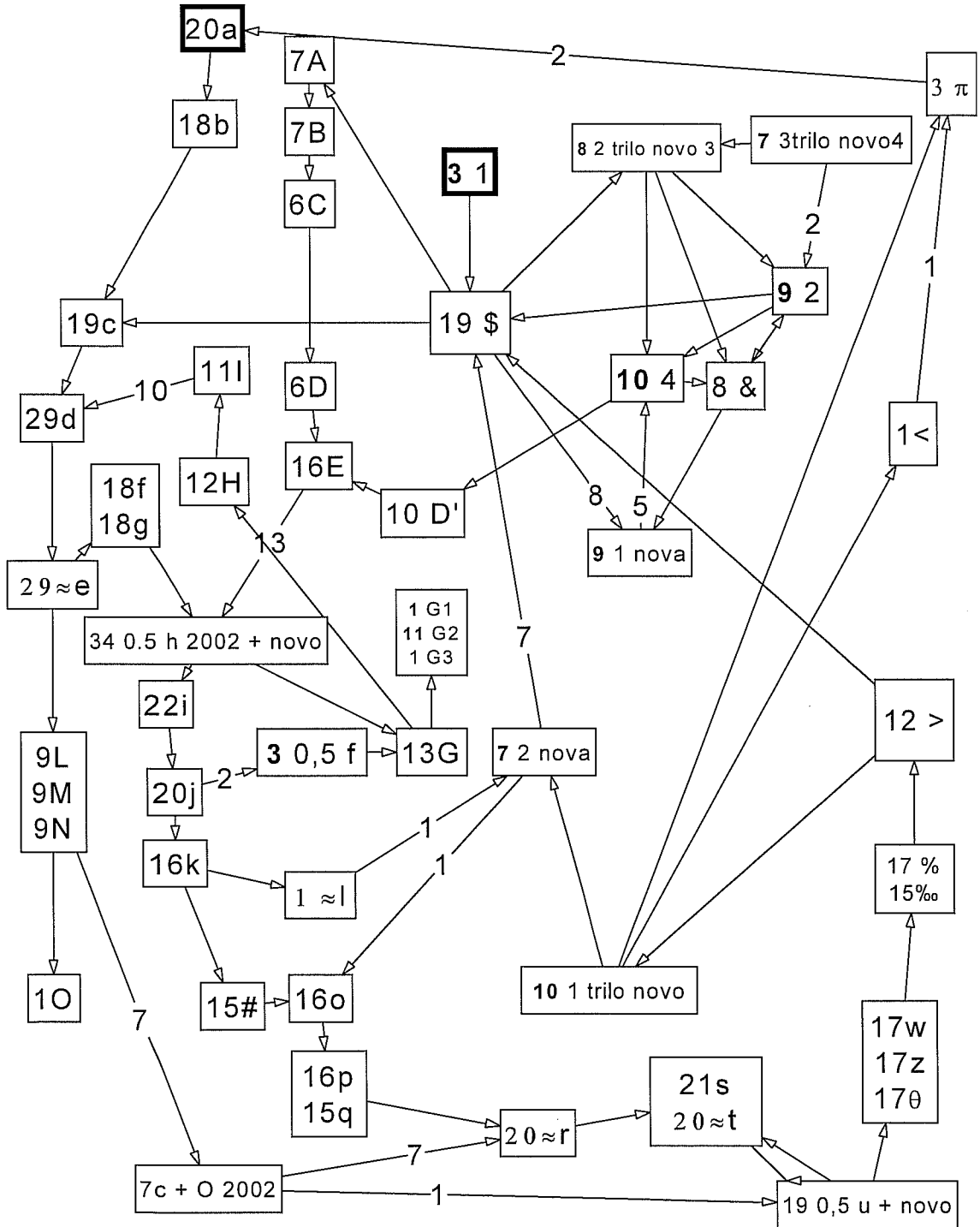
Apêndice 1

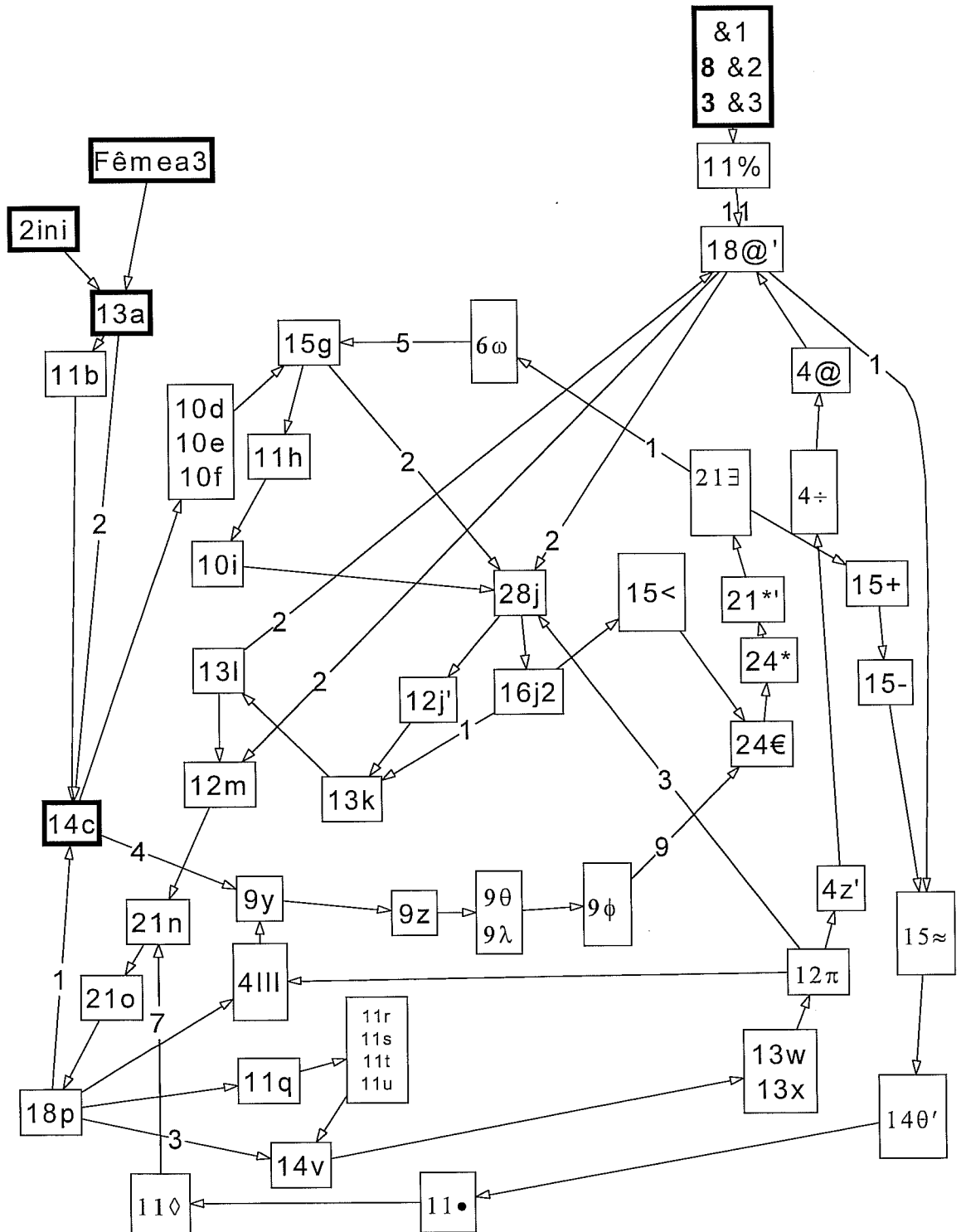
Diagramas de fluxo usados para a elaboração das estruturas representadas na figura 3.

Os diagramas representam sequências de sílabas representadas por símbolos. As setas indicam a ordem das sequências. O início das canções está assinalado por rectângulos ou quadrados com linhas mais carregadas. Antes da representação de cada sílaba está o número de vezes que aquela sílaba foi produzida. Por cima de algumas linhas que definem a ordem das sílabas está o número de vezes que a sequência seguiu essa ordem.









Apêndice 2

Frequências relativas das sílabas das 3 aves utilizadas no estudo da evolução do canto, nos dois anos considerados. O cálculo é feito utilizando a frequência de sílabas e o número total de canções analisadas. As letras representam sílabas ou trilos. Cada 3 colunas representa uma ave, separada das outras por linhas duplas: ao centro estão as sílabas representadas por um símbolo e de cada um dos lados as frequências de 2002 e 2003 (freq.2002, freq.2003)

Tabela de frequências de sílabas

Freq. 2002	DADA	Freq. 2003	Freq. 2002	DAVE	Freq. 2003	Freq. 2002	DAVZ	Freq. 2003
0,92	a	0,33	0,15	a	0,33	0,04	ini	0,11
0,92	b	0,31	0,15	b	0,30	0,02	Fêmea	0,32
0,92	c	0,27	0,25	c	0,31	0,27	a	0,36
0,92	d	0,27	0,25	d	0,48	0,02	b	0,36
1,00	e	0,00	0,25	e	0,48	0,42	c	0,85
1,00	f	0,11	0,15	f	0,30	0,19	d	0,00
0,98	g	0,42	0,15	g	0,30	0,19	e	0,42
0,98	h	0,42	0,38	h	0,56	0,19	f	0,42
0,40	i	0,13	0,29	i	0,36	0,33	g	0,75
0,40	j	0,13	0,24	j	0,33	0,25	h	0,66
0,34	k'	0,00	0,15	k	0,26	0,19	i	0,64
0,33	k'1	0,09	0,20	l	0,25	0,54	j	1,17
0,28	k	0,09	0,15	m	0,00	0,23	j'	0,45
0,22	k1	0,09	0,13	n	0,00	0,25	k	0,45
0,13	t	0,25	0,13	o	0,26	0,25	l	0,45
0,13	n	0,25	0,11	p	0,26	0,25	m	0,45
0,45	m	0,27	0,11	q	0,26	0,40	n	1,13
0,26	*	0,22	0,29	r	0,33	0,40	o	1,13
0,26	*1	0,22	0,29	s	0,34	0,35	p	1,11
0,48	l	0,27	0,29	t	0,33	0,21	q	0,02
0,12	o	0,27	0,27	u	0,31	0,21	r	0,02
0,04	o'	0,00	0,27	v	0,00	0,21	s	1,09
0,07	θ	0,00	0,27	x	0,00	0,21	t	1,11
0,11	p	0,27	0,27	w	0,28	0,21	u	1,11
0,11	q	0,24	0,27	z	0,28	0,27	v	0,98
0,11	r	0,24	0,25	θ	0,28	0,25	w	0,96
0,11	s	0,22	0,05	ET	0,00	0,25	x	0,91
0,06	w	0,20	0,24	>	0,20	0,25	pi	0,72
0,05	±	0,00	0,16	<	0,02	0,08	z'	0,38
0,33	*'-	0,27	0,15	π	0,05	0,21	y	0,36
0,08	∅	0,15	0,13	?	0,00	0,21	z	0,36
0,08	λ	0,15	0,25	&	0,13	0,21	θ	0,26
0,04	∅	0,05	0,27	\$	0,31	0,21	λ	0,30
0,04		0,18	0,11	D'	0,16	0,21	Φ	0,51
0,06	ω	0,35	0,07	#	0,00	0,46	€	0,91
0,13	x	0,20	0,05	1	0,05	0,46	*	0,91
0,13	x1	0,00	0,05	2	0,15	0,40	*'	0,92
0,13	z	0,20	0,02	£	0,02	0,40	∅	0,91
0,05	I	0,15	0,16	A	0,11	0,13	ω	0,28
0,05	II	0,15	0,13	B	0,11	0,21	&	0,49

Tabela de frequências de sílabas (continuação)

Freq. 2002	DADA	Freq. 2003	Freq. 2002	DAVE	Freq. 2003	Freq. 2002	DAVZ	Freq. 2003
0,07	\$	0,00	0,13	C	0,10	0,21	%	0,47
0,01	ET	0,00	0,13	D	0,10	0,08	arroba	0,26
0,04	π	0,00	0,24	E	0,26	0,33	arroba'	0,58
0,04	ini	0,00	0,09	F	0,05	0,08	÷	0,34
0,02	y	0,05	0,18	G	0,21	0,29	mais	0,53
0,02	€	0,05	0,16	H	0,20	0,29	menos	0,47
			0,15	I	0,18	0,29	≈	0,53
			0,09	J	0,00	0,27	θ'	0,00
			0,09	K	0,00	0,21	•	0,53
			0,18	L	0,15	0,21	◊	0,53
			0,18	M	0,15	0,31	j2	0,60
			0,18	N	0,15	0,29	<	0,58
			0,18	O	0,02			
			0,18	%	0,28			
			0,18	‰	0,25			