2

Entendendo as Causas Proximais e Distais do Canto das Aves

Comecei a observar avidamente os pássaros aos 6 anos. Desde então, minha "lista de campo" (*life list*) chegou a milhares de espécies, desde o pequeno beija-flor calíope até o gigante condor andino. Embora muitos ornitólogos, incluindo eu, adorem o desafio de identificar as espécies por sua aparência, também nos deliciamos aprendendo a reconhecê-las pelo canto. E foi por isso que, há muito tempo, meu pai me ensinou que o canto da mariquita-amarela soa como *sweet-sweet-sweet-sweeter-than-sweet* enquanto o da mariquita-de-mascarilha soa como *witchety-witchety-witchety* e a mariquita-de-coroa-ruiva canta alto um *teacher-teacher-teacher-teach*.

Na verdade, quase todas as espécies de aves têm vocalizações próprias, específicas, e há tempos esse fenômeno tem sido explicado como uma adaptação evolutiva que auxilia o macho a atrair a fêmea da sua espécie. Assim, quando uma mariquita-de-coroa-ruiva fêmea retorna da sua temporada de inverno no México meridional para a floresta de Ohio, aonde irá se acasalar, ela certamente ouvirá machos da sua espécie cantarem, mesmo antes de colocar os olhos em um parceiro potencial. Cantando *teacher-teacher-teacher-teach* o macho garante que as fêmeas o encontrem, o que é de seu interesse reprodutivo. As fêmeas

◀ **Por que machos** *de mariquita-de-mascarilha cantam versões parecidas mas não idênticas do canto da sua espécie? Fotografia de Glenn Bartley.*

também se beneficiam desse sistema, em parte porque isso as ajuda a identificar machos da sua espécie em meio a machos de outras espécies, o que diminui o risco de produzir ovos inférteis, ou a desvantagem de criar filhotes híbridos.

Mas, se machos de diferentes espécies têm cantos diferentes para atrair fêmeas das suas espécies, por que indivíduos de uma mesma espécie produzem, com frequência, versões que de algum modo se distinguem do canto da sua espécie? Sim, a mariquita-amarela canta algo parecido com *sweet-sweet-sweet-sweeter-than-sweet*, mas, na espécie, existe um mundo de variações desse tema. Então, o que está acontecendo? O que acontece durante o desenvolvimento do macho que o faz cantar um pouco diferente de outros membros da sua espécie? Em que diferem os mecanismos dos cérebros dos diferentes machos a ponto de afetar os seus cantos? Como essas diferenças individuais influenciam o número de descendentes produzidos? Essas diferenças comportamentais estão enraizadas na história evolutiva das espécies? Este capítulo tentará responder a essas questões, como forma de reafirmar a ideia principal do Capítulo 1 – se queremos entender o que causa um comportamento, por que um animal se comporta de uma determinada maneira, é preciso abordar o problema tanto do ângulo proximal quanto do distal.

Cantos distintos: causas proximais

No curta-metragem *Why do birds sing?*, Peter Marler descreve como começou a se interessar pelas causas proximais das variações nos cantos. Na década de 1950, quando ele era um limnologista novato que estudava a lama dos lagos britânicos, mantinha, casualmente, olhos e ouvidos abertos às aves que viviam nos arredores de suas áreas de estudo. Observador de aves experiente como era, conhecia de ouvido o canto do tentilhão-comum, descrito como uma série rápida de notas que terminam com um floreio descendente. Marler notou que o tentilhão-comum que vivia próximo a um dos lagos tinha um canto muito diferente de outro tentilhão-comum que ele ouvira em lagos não tão longe dali. Ele acreditava que os pássaros viviam em populações geograficamente distintas, cada uma favorecida pela própria versão especial do canto básico da espécie, ou seja, seu próprio dialeto.

Ao mudar-se para a Universidade da Califórnia, na década de 1960, Marler e seus alunos estudaram o mesmo fenômeno no canto do macho do tico-tico-da-califórnia (*Zonotrichia leucophrys*), que na estação reprodutiva produz uma complexa vocalização assobiada. A equipe de Marler viu que populações diferentes desse pássaro, com frequência, têm dialetos diferentes. A espécie que vive em Marin, ao norte da Baía de São Francisco, tem um canto que se distingue com facilidade da população que vive em Berkeley, embora a distância entre essas duas cidades seja pequena: aproximadamente 80 km (Figura 2.1).[938] Ainda que o dialeto do tico-tico-da-califórnia possa sofrer mudanças graduais ao longo do tempo,[1035] em pelo menos algumas populações os dialetos locais permanecem sem mudanças significativas por décadas,[618] mostrando uma relativa estabilidade (como os dialetos humanos).

Hoje sabemos que os dialetos são um fenômeno comum nos pássaros canoros. De fato, em algumas espécies, os indivíduos ocupam pequenas vizinhanças de alguns quilômetros de diâmetro, nos quais cada população produz sua própria versão do canto da espécie.[789] Então, quais são os fatores ontogenéticos responsáveis pelo dialeto das aves? Marler sabia que uma explicação proximal para os diferentes dialetos era uma diferença genética entre os tico-ticos de Marin e os de Berkeley que afetava a construção dos seus sistemas nervosos produzindo cantos diferentes naquelas duas populações da mesma espécie. Uma forma de testar a hipótese da diferença genética é checar a predição de que grupos que cantam dialetos distintos são geneticamente diferentes uns dos outros. Esse estudo foi realizado, mas os pesquisadores encontraram poucas diferenças genéticas entre seis grupos de tico-tico-da-califórnia com dialetos distintos.[1364]

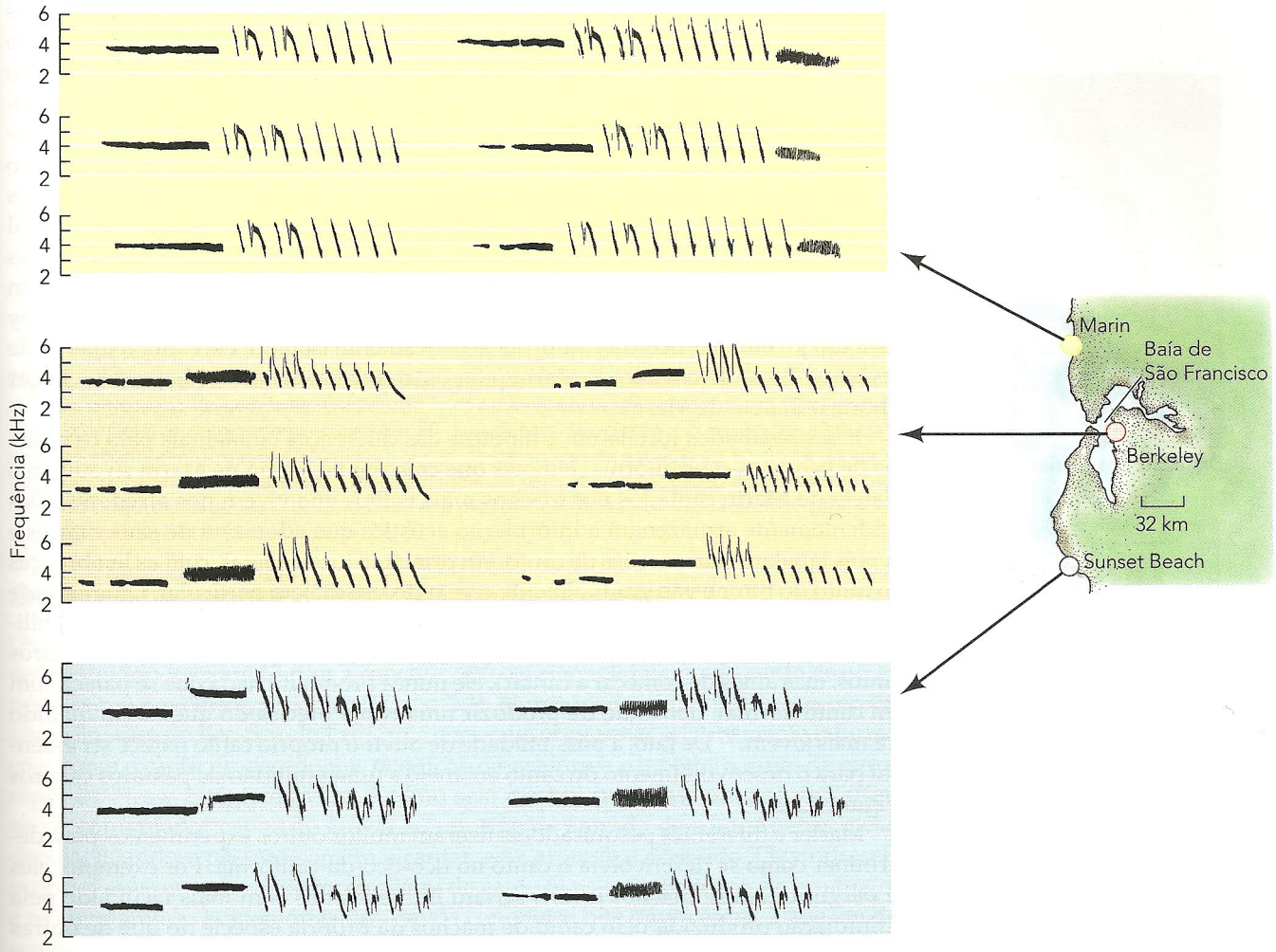
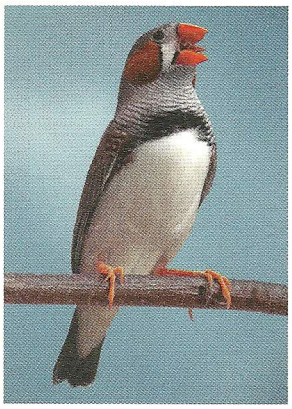


FIGURA 2.1 Dialetos do canto de tico-tico-da-califórnia de Marin, de Berkeley e de Sunset Beach, na Califórnia. Machos de cada localidade têm seus próprios dialetos, como mostram esses sonogramas de cantos de seis aves. As cores dos sonogramas mostram dialetos iguais. Os sonogramas foram cortesia de Peter Marler.

Consideraremos, então, uma hipótese alternativa para os diferentes dialetos: as diferenças não são hereditárias, mas sim causadas por diferenças no ambiente em que vivem essas aves. Talvez machos jovens de Marin aprendam a cantar o dialeto da região ouvindo o canto dos machos adultos de Marin. Mais ao sul, em Berkeley, jovens tico-ticos-da-califórnia crescem escutando o dialeto de canto de Berkeley, experiência diferente daqueles de Marin. É o que acontece com uma pessoa que cresce no condado de Mobile, no Alabama, e adquire um dialeto diferente de alguém de Bangor, em Maine, simplesmente porque as crianças do Alabama ouvem uma variante do inglês diferente do que ouvem as crianças do ponto mais oriental, em Maine.

Marler e colaboradores exploraram o desenvolvimento do comportamento de canto do tico-tico-da-califórnia recolhendo ovos de ninhos, os chocando em laboratório e criando os filhotes em cativeiro. Mesmo quando esses pássaros jovens eram criados sem contato acústico com machos que cantavam, eles começavam a cantar com aproximadamente 150 dias de vida; no entanto, o melhor que conseguiam produzir era um gorjeio que nunca alcançava a riqueza característica do canto completo dos machos selvagens de Marin, de Berkeley ou de qualquer outro lugar.[939]



Diamante-mandarim

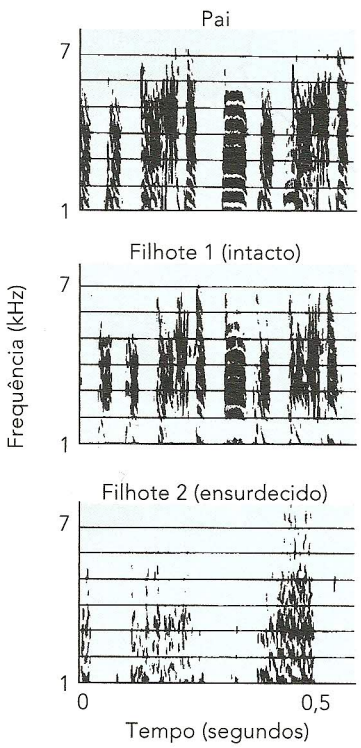


FIGURA 2.2 Ouvir é decisivamente importante para o aprendizado do canto no diamante-mandarim *Taeniopygia guttata* (e em muitos outros pássaros canoros). São mostrados sonogramas do canto de um diamante-mandarim macho e de dois de seus filhotes machos. O primeiro filhote, com a audição preservada, foi capaz de produzir uma cópia fiel do canto do pai. O segundo filhote, ensurdecido experimentalmente antes de começar a cantar, em consequência, nunca produziu o canto típico do diamante-mandarim e muito menos uma cópia precisa do canto do pai. A fotografia foi cortesia de Atsuko Takahashi; sonogramas de Wilbrecht, Crionas e Nottebohm.[1574]

Esse resultado sugere a ausência de algum fator decisivo no ambiente dos pássaros criados em cativeiro, que talvez seja a oportunidade de ouvir o canto de machos adultos de sua espécie. Se esse for o fator-chave, um macho jovem criado em isolamento acústico em uma gaiola, exposto apenas a gravações de cantos de tico-tico-da-califórnia, deverá ser capaz, no devido tempo, de produzir o canto completo da espécie. Foi exatamente isso o que aconteceu quando filhotes de tico-tico de 10 a 50 dias de vida foram submetidos a gravações de cantos da sua espécie. Aos 150 dias, esses pássaros também começaram a cantar seguindo o programa natural da espécie. No começo seu canto era incompleto, mas aos 200 dias de vida, as aves isoladas não apenas produziam o canto típico da espécie, como também igualavam seu canto àquela versão do canto que haviam ouvido. Tocando o canto de Berkeley para um jovem tico-tico-da-califórnia acusticamente isolado, ele canta o dialeto de Berkeley. Tocando o canto de Marin para outro jovem, ele cantará, quando chegar a hora, o dialeto de Marin.

Esses resultados fortalecem a hipótese das diferenças ambientais para os dialetos de tico-ticos-da-califórnia. Filhotes que crescem na região de Marin só ouvem o dialeto de Marin cantados por machos mais velhos que vivem nos arredores. Eles evidentemente armazenam a informação acústica que adquirem de seus tutores e depois igualam suas versões de canto, em princípio incompletas, com as lembranças do canto do tutor e vão gradualmente copiando um dialeto particular. Durante esse processo, se um filhote de tico-tico-da-califórnia criado em cativeiro for impossibilitado de ouvir a si mesmo cantando (se perder a audição depois de ter ouvido outros cantos, mas antes de começar a cantar), ele nunca produzirá nada que se pareça com um canto normal, deixando de produzir uma cópia precisa do que ouviu quando era mais jovem.[798] De fato, a possibilidade de ouvir o próprio canto parece ser essencial para o desenvolvimento do canto em meio a uma multidão de pássaros canoros (Figura 2.2).

Marler e diferentes pesquisadores fizeram muitos outros experimentos para determinar como se desenvolvia o canto no tico-tico-da-califórnia. Por exemplo, eles se perguntaram se machos jovens seriam influenciados com mais facilidade pela estimulação produzida pelo canto de machos da própria espécie do que de outras espécies. De fato, jovens isolados criados em cativeiro que só ouvem cantos de outras espécies, praticamente nunca chegam a cantar aquele canto (embora possam incorporar notas do canto da outra espécie nas suas vocalizações). Se filhotes de tico-tico de 10 a 50 dias ouvirem apenas gravações de pardais-cantores *Melospiza melodia* em vez de gravações de sua espécie, seus cantos serão aberrantes e similares ao produzido por machos que nunca sequer ouviram um canto de ave. Mas se um tico-tico experimental tiver a chance de ouvir gravações da sua espécie juntamente com gravações de outra espécie de emberezídeo, aos 200 dias de vida ele cantará o dialeto do tico-tico-da-califórnia que tiver ouvido antes.[799] O sistema de desenvolvimento dos jovens pássaros está organizado de tal forma que ouvir o canto de outra espécie não tem efeito no canto que ele produzirá no futuro.

Para discussão

2.1 O estudo do desenvolvimento do comportamento de canto de machos de tico-tico-da-califórnia mostrou que as aves precisam aprender a cantar um dialeto particular do canto da sua espécie. Estaríamos certos, então, se concluíssemos que a informação genética presente nas células do tico-tico-da-califórnia macho é irrelevante para o desenvolvimento desse comportamento? Nesse sentido, que importância você atribui à descoberta de que o tico-tico-da-califórnia macho aparentemente aprende o canto da sua espécie muito mais facilmente do que o de outras espécies? E o que dizer então, de tico-ticos machos filhotes que ouvem o canto da sua espécie por um período de apenas 40 dias no começo da vida e são capazes de produzir o canto completo da espécie, ainda que só comecem a cantar vários meses depois da exposição ao canto do tutor?

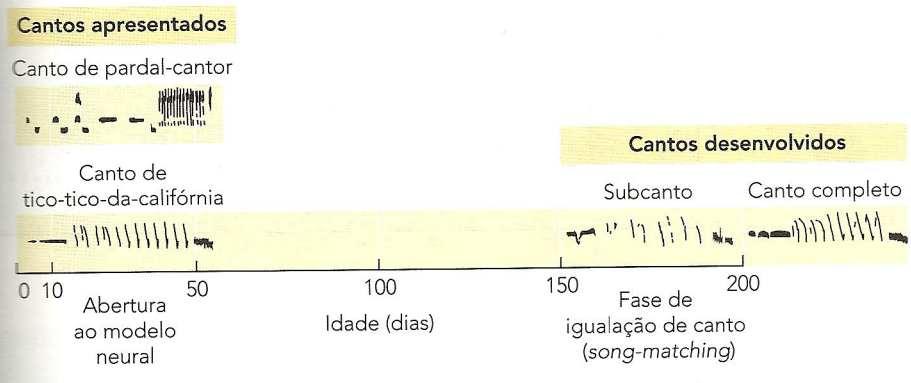


FIGURA 2.3 Hipótese de aprendizado do canto baseada em experimentos de laboratório com o tico-tico-da-califórnia. De acordo com essa hipótese, tico-ticos jovens têm um período sensível à aprendizagem, entre 10 e 50 dias depois da eclosão, no qual o seu sistema nervoso absorve informações acústicas apenas do canto da sua espécie e não do canto de qualquer outra espécie. Mais tarde, o jovem iguala o seu próprio subcanto ao canto que memorizou do tutor, imitando-o perfeitamente, a menos que tenha sido ensurdecido. Baseada no diagrama de Peter Marler.

Experiência social e desenvolvimento do canto

Os experimentos com tico-ticos isolados expostos a gravações de cantos em gaiolas de laboratório levaram Marler a concluir que o desenvolvimento do canto nessa espécie segue um curso particular (Figura 2.3). Numa idade muito precoce, o cérebro ainda imaturo do tico-tico-da-califórnia consegue armazenar seletivamente informações sobre o canto produzido por tico-ticos-da-califórnia e ignorar o canto de outras espécies. Nesse estágio da vida, é como se o cérebro possuísse um arquivo seletivo de computador capaz de gravar só um tipo de entrada de som. Apenas meses depois, quando o pássaro começa a cantar, esse arquivo é acessado. Ouvindo seus próprios subcantos (versões incompletas do canto mais complexo que ele produzirá) e os comparando às memórias dos cantos completos que ouviu antes, a ave em desenvolvimento é capaz de modelar o próprio canto de forma a igualá-lo aos que tem no arquivo de memória. Quando ele atinge uma boa versão que incorpore informações obtidas do modelo, pratica repetidamente esse canto "correto". Fazendo isso, ele cristaliza o seu próprio canto completo que poderá cantar durante toda a vida.

A habilidade de aprender o canto de outros machos da espécie do seu local de nascimento, apenas por ouvi-los, fornece uma explicação proximal plausível de como machos passam a cantar um dialeto particular do canto completo da sua espécie. No entanto, há relatos ocasionais de tico-ticos-da-califórnia produzindo na natureza cantos parecidos com os de outras espécies, incluindo o do pardal-cantor. Essas raras exceções levaram Luis Baptista a questionar se algum outro fator, além da experiência acústica, não influenciaria o desenvolvimento do canto nessa espécie. Um desses fatores pode ser a experiência social, variável excluída do famoso experimento de Marler com jovens criados em isolamento, cujo ambiente oferecia estimulação acústica, mas não a oportunidade de interagir com outras aves.

Para testar se estímulos sociais influenciavam o aprendizado do canto no tico-tico-da-califórnia, Baptista e seu colega Lewis Petrinovich colocaram tico-ticos jovens criados em gaiolas em que eles podiam ver e ouvir exemplares vivos de pardais-cantores adultos ou de bengalis-vermelhos (*Fringilla amandava*).[73] Sob essas circunstâncias, o tico-tico-da-califórnia aprende o canto do seu tutor social, ainda que tenha ouvido, mas não visto, machos adultos de sua própria espécie (Figura 2.4). Na verdade, a experiência social com outras espécies pode até superar a experiência prévia com gravações de canto de um tutor tico-tico em jovens com mais de 50 dias de vida, quando acaba o período sensível à aprendizagem com gravações de tutores.[72] A experiência social tem efeitos extremamente marcantes no comportamento de canto do tico-tico-da-califórnia.

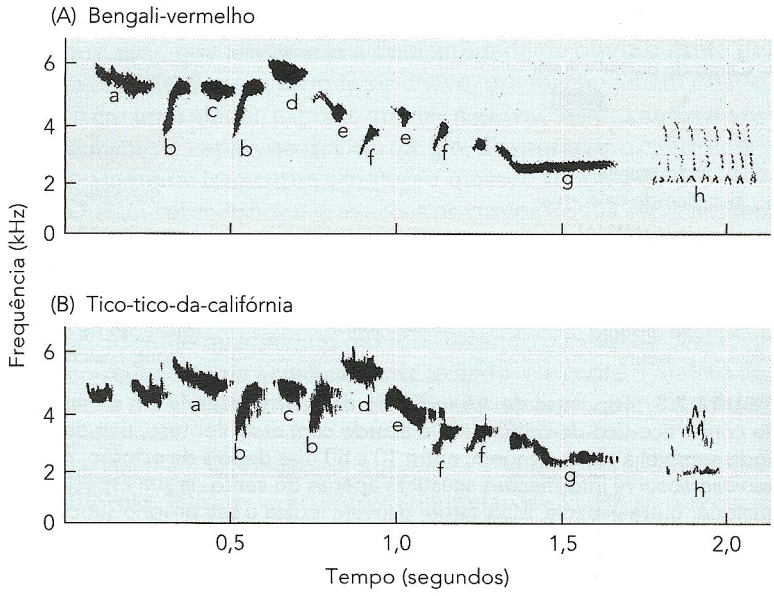


FIGURA 2.4 A experiência social influencia o desenvolvimento do canto. Um tico-tico-da-califórnia mantido em uma caixa próxima a um Bengali-vermelho aprenderá o canto do seu tutor social. (A) O canto do tutor bengali-vermelho. (B) O canto do tico-tico colocado próximo ao tutor. As letras no sonograma indicam as sílabas correspondentes no canto do tutor e no canto do tico-tico aprendiz. Os sonogramas foram cortesia de Luis Baptista.

Sabemos que fatores sociais também influenciam a aquisição do canto em muitas outras aves.[93] Por exemplo, estorninhos mantidos em cativeiro são adeptos a imitar sons da linguagem humana, produzindo frases como *see you soon baboon* (nos vemos em breve, babuíno) ou *basic research* (pesquisa básica) além do som de risada, beijo ou tosse. Mas eles só farão isso se forem criados em cativeiro em ambiente familiar humano no qual sejam, literalmente, membros da família (Figura 2.5).[1544] Na natureza, jovens estorninhos e tico-ticos-da-califórnia, evidentemente são, em grande parte, estimulados por interações acústicas com companheiros da própria espécie, e são essas experiências que influenciam o desenvolvimento do canto. O mesmo pode-se dizer de jovens pardais-cantores que, normalmente, aprendem a cantar com adultos de sua espécie. De modo interessante, o efeito social é mais marcante aos 8 meses de vida e menos perceptível entre um ou dois meses; além disso, é mais provável que um macho de 8 meses aprenda um tipo de canto particular de um tutor ao observar o adulto

FIGURA 2.5 Efeitos sociais na aprendizado do canto. Por conviver com a família de Keigo Lizuka, o estorninho Kuro aprendeu a incluir palavras nas suas vocalizações. Fotografia de Birgitte Nielsen, cortesia de Keigo Lizuka.

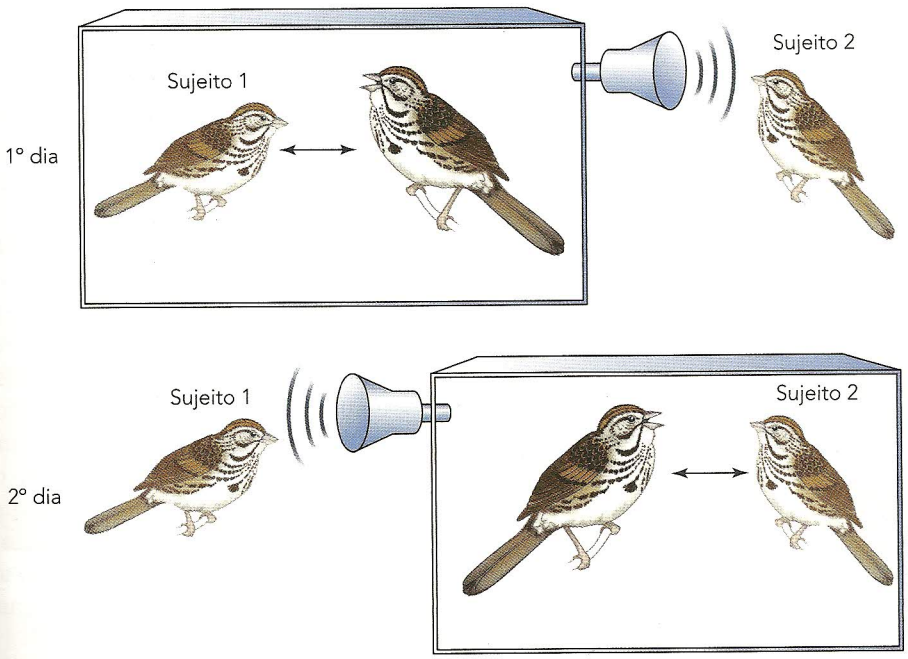


FIGURA 2.6 Esquematização de um experimento feito para testar se jovens pardais-cantores aprendem seus cantos interagindo diretamente com um macho adulto cantante ou observando um macho adulto interagindo com outro jovem inexperiente. Os aprendizes foram pareados de modo que no primeiro dia o jovem macho foi confrontado com um macho que cantava. No dia seguinte, o sujeito ficou "escutando às escondidas", o adulto cantando para outro macho. Adaptada de Beecher e colaboradores.[95]

interagir com outro pássaro, do que interagir ele mesmo diretamente com o macho adulto que estiver cantando (Figura 2.6).[95]

Não se sabe se jovens tico-ticos-da-califórnia adquirem um dialeto mais prontamente a partir de um macho que canta de forma agressiva para outro, mas a experiência social ocupa claramente um papel central no processo de aprendizado do canto nessa espécie. Jovens machos respondem aos seus tutores sociais adquirindo memórias do canto que imitarão depois, quando começarem a cantar. Esses pássaros usam as memórias dos cantos armazenadas como modelos a serem imitados, no caminho para a produção do seu próprio canto completo. Machos que tenham modelos de cantos diferentes na memória irão, portanto, desenvolver cantos diferentes quando adultos.

Para discussão

2.2 As florestas australianas às vezes são palco de um experimento natural quando cacatuas *galahs Eolophus roseicapilla* (espécie de papagaio) botam ovos em ninhos nos ocos de árvores, e esses ninhos são então roubados por outra espécie, a cacatua rosa, *Cacatua leadbeateri*. Quando isso acontece, o casal de *Cacatua leadbeateri* cria, inadvertidamente, os filhotes da outra espécie. Os filhotes adotivos produzem o chamado de solicitação e o chamado de alerta* idênticos aos produzidos por filhotes da sua espécie (*Eolophus roseicapilla*) criados por pais biológicos. No entanto, esses filhotes adotivos acabam produzindo chamados de contato** muito parecidos com os dos pais adotivos, como você pode ver na Figura 2.7. (As aves emitem esses sinais como forma de manter contato umas com as outras durante jornadas em bando.[1244]) Há quem diga que essas observações mostram que os chamados de solicitação e alerta da cacatua *galah* são geneticamente determinados, enquanto o chamado de contato é determinado pelo ambiente. Explique por que esse argumento está errado (ver o Capítulo 3 pode ajudar nisso). Depois, defenda o enunciado, superficialmente parecido com esse, de que diferenças entre chamados de alerta dados pela cacatua *galah* e por seus pais adotivos são resultado de diferenças genéticas entre eles. Que outras diferenças comportamentais poderiam resultar de diferenças no ambiente social de cacatuas *galah* adotadas e de outros indivíduos dessa espécie?

* N. de T. Em inglês, diz-se *begging call* e *alarm call*, respectivamente.

** N. de T. Em inglês, diz-se *contact call*.

Cacatua *galah Eolophus roseicapilla*

Cacatua rosa *Cacatua leadbeateri*

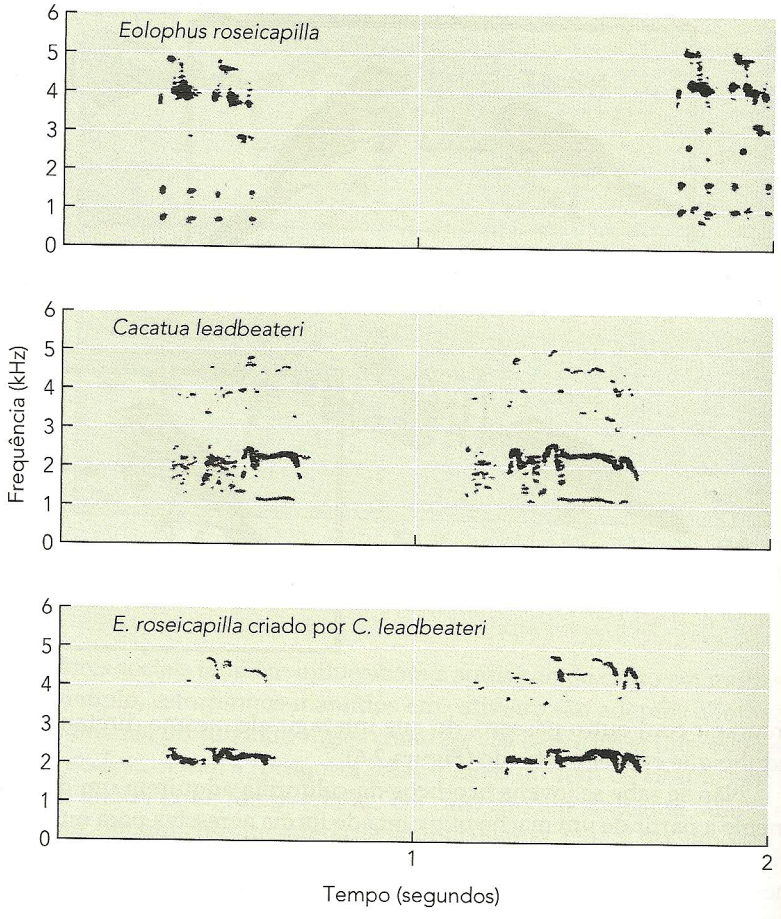


FIGURA 2.7 Sonogramas de chamados de contato das cacatuas *Eolophus roseicapilla* e *Cacatua leadbeateri* criadas sob diferentes condições. O gráfico superior apresenta o chamado de contato de *E. roseicapilla* criada por pais da sua espécie; o gráfico do meio apresenta o chamado de *C. leadbeateri* criado por pais biológicos; e o gráfico inferior apresenta o chamado de *E. roseicapilla* criada por pais adotivos de *C. leadbeateri*. Adaptada de Rowley e Chapman.[1244]

Desenvolvimento dos mecanismos básicos que controlam o comportamento de canto

Se quisermos saber mais sobre o desenvolvimento do dialeto no tico-tico-da-califórnia, precisamos ir além da identificação dos elementos do ambiente social e acústico das jovens aves que mais tarde afetarão seu comportamento. Por exemplo, onde são armazenadas as memórias de canto do tico-tico de um mês de vida? E que parte do cérebro controla os sons que ele produz aos 5 meses? E como os jovens machos sabem como igualar seu canto inicialmente simples às suas memórias de cantos? Essas perguntas nos levam a considerar os dispositivos internos que capacitam os jovens a usar as informações adquiridas do ambiente social e acústico e a controlar seu comportamento de canto seguindo uma rota particular de desenvolvimento. Os mecanismos que tornam o desenvolvimento do canto possível estão localizados no cérebro dos machos jovens. Como o cérebro dos machos adquire as ferramentas para a aquisição do canto?

Podemos começar explorando o porquê de machos de tico-tico-da-califórnia produzirem um canto completo e complexo, embora as fêmeas não o façam. Se o comportamento de canto depende da construção do cérebro, então o cérebro de machos e fêmeas dessa espécie deve ser diferente. Essas diferenças poderiam, em teoria, decorrer de diferenças genéticas ou ambientais (ou de ambas) entre os sexos que influenciassem o modo como o sistema nervoso se desenvolve nesses animais.

Ninguém duvida que machos e fêmeas de aves apresentam diferenças genéticas. Os machos têm dois cromossomos Z e as fêmeas têm um Z e um W. (Esse sistema de determinação sexual difere do sistema dos mamíferos, nos quais os machos têm dois cromossomos diferentes, um X e um Y, e as fêmeas têm dois cromossomos X.) Como os genes estão localizados nos cromossomos, e os cromossomos W das aves têm me-

nor número de genes do que os cromossomos Z, machos e fêmeas são geneticamente diferentes.[433] Sabe-se que essas diferenças genéticas têm efeitos enormes no desenvolvimento. O embrião fêmea de tico-tico-da-califórnia, com seus cromossomos W e Z, desenvolve células gonadais que darão origem a seus ovários. O embrião macho com seus genes diferentes desenvolve-se de modo diferente e, em dado momento, adquire testículos produtores de esperma e não ovários produtores de ovos.

Assim, desde muito cedo as células gonadais de machos e de fêmeas seguem rotas de desenvolvimento diferentes enquanto seus genes diferentes interagem com os componentes disponíveis para a construção de novas células e a criação de testículos ou de ovários. Além disso, as células gonadais nos dois sexos ainda diferem quanto ao tipo de substâncias que produzem para agir em outras células. Em particular, as células dos testículos jovens, e não as do pré-ovário, produzem o hormônio testosterona. Enquanto percorre o corpo do jovem macho, esse hormônio se torna parte do ambiente químico de outras células, incluindo aquelas do cérebro em desenvolvimento. A testosterona pode ser captada por células que tenham os receptores proteicos apropriados no seu núcleo, disparando uma cadeia de eventos químicos que alteram a atividade de genes nas células sensíveis à testosterona. O resultado é o crescimento de circuitos neurais especiais que, no momento certo, serão usados pelos machos para cantar.

Note que as diferenças no cérebro de machos e fêmeas dessa espécie são o produto de diferenças genéticas e ambientais. Uma diferença cromossômica (genética) se traduz em diferenças hormonais (ambientais) que levam a diferenças na atividade genética de algumas células cerebrais de machos e fêmeas, que por sua vez produzem diferenças adicionais nas proteínas produzidas por essas células; esses efeitos se perpetuam em outras células (ambiental), e assim por diante. Quando biólogos do desenvolvimento descrevem o desenvolvimento como um processo interativo, eles preveem uma cascata de alterações na atividade genética regulada por mudanças no ambiente químico das células. (Lembre-se que a contribuição genética ao desenvolvimento é a informação codificada no DNA do organismo; qualquer coisa diferente disso constitui uma contribuição ambiental ao desenvolvimento, incluindo as moléculas produzidas por células e que antecedem as interações gene-ambiente.)

Ao que parece, as gônadas não são as únicas, nem mesmo as mais importantes, fontes de sinais químicos necessários para o desenvolvimento do cérebro do macho. Outra substância-chave é o hormônio estrogênio. Embora normalmente se pense em estrogênio como hormônio feminino (é produzido pelos ovários), as células do cérebro de pássaros machos convertem testosterona em estrogênio para usá-lo em outras células. Esse sinal ambiental autoproduzido ativa o desenvolvimento de circuitos neurais específicos do cérebro do macho, que conectam a elaborada rede de estruturas neurais, chamada de sistema de controle do canto, que precisa funcionar de forma integrada para o macho cantar corretamente.[672]

A importância do estrogênio para o desenvolvimento do sistema de controle do canto de um macho foi demonstrada quando se testou a predição de que a inserção de pequenas cápsulas desse hormônio sob a pele de um filhote fêmea acarretaria masculinização no sistema de controle de canto. Esse experimento foi feito com o diamante-mandarim (*Taeniopygia guttata*), cujo cérebro é anatomicamente semelhante ao do tico-tico-da-califórnia. É normal que, alguns grupos especiais de células cerebrais cresçam rápido nos jovens machos, mas que nas jovens fêmeas encolham ao longo do tempo (Figura 2.8).[389, 777] Contudo, em fêmeas imaturas submetidas ao tratamento com estrogênio, essas unidades de controle do canto aumentaram em tamanho, como predito, dando suporte à hipótese

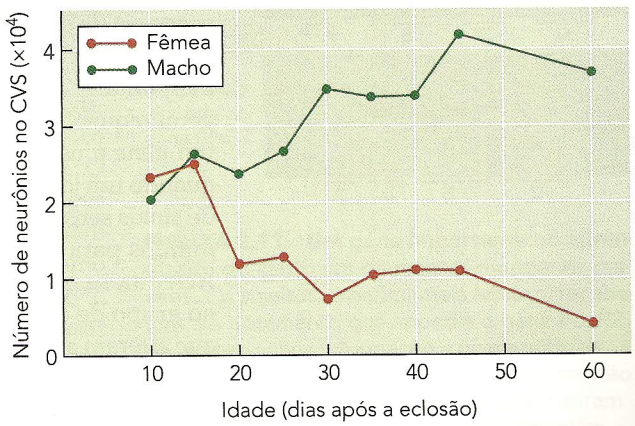


FIGURA 2.8 Mudanças no sistema de canto de jovens machos e fêmeas de diamante-mandarim. Entre 10 e 40 dias após a eclosão, o número de neurônios no CVS (centro vocal superior), um componente do sistema do canto rapidamente diminui de tamanho na fêmea, enquanto aumenta nos machos. Adaptada de Kirn e DeVoogd.[777]

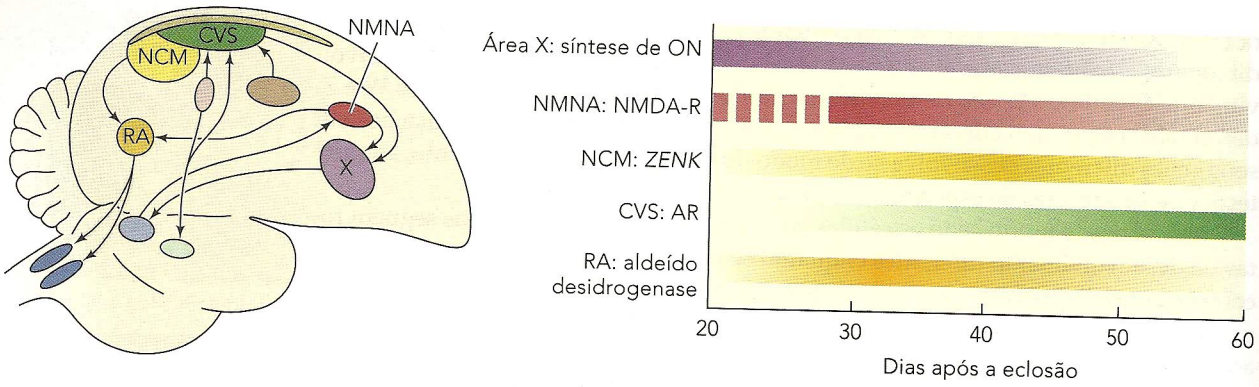


FIGURA 2.9 A temporização da atividade gênica em diferentes componentes do sistema de controle do canto de pássaros machos. Genes diferentes seguem esquemas diferentes de atividade ao longo do desenvolvimento do jovem diamante-mandarim. Cores mais intensas representam maior atividade gênica. Assim, logo no início da vida do filhote, o gene que codifica a síntese da enzima oxido nítrico (ON), por exemplo, tem atividade moderada na área X do cérebro. Mas, dias depois, a produção dessa proteína começa a cair na área X. Para as abreviações, consulte a Figura 2.13. Adaptada de Clayton.[270]

de que há um conjunto crucial de conexões cromossômicas-hormonais que coloca em funcionamento uma série de interações gene-ambiente subjacentes ao desenvolvimento do sistema de controle do canto no cérebro do diamante-mandarim macho.[594]

Embora, no diamante-mandarim, ambos os sexos ouçam e memorizem preferencialmente o canto das suas espécies em relação ao de outras espécies,[156] apenas o cérebro do macho adquire, em dado momento, as estruturas necessárias para a produção do canto. Isso requer toda uma série de mudanças, altamente coordenadas, da atividade gênica nas estruturas cerebrais que tornam possível o aprendizado e a produção do canto. E, de fato, quando geneticistas examinaram a ativação e desativação de genes particulares durante os estágios mais precoces do desenvolvimento cerebral no diamante-mandarim, eles descobriram um padrão especial compartilhado por praticamente todos os machos (Figura 2.9).

As mudanças na atividade gênica também não acabam quando o cérebro atinge sua forma madura. Se a tarefa do sistema de controle do canto de um diamante-mandarim macho ou de um tico-tico-da-califórnia é de servir como mecanismo de aprendizagem do canto, algumas células desse sistema devem, a rigor, antecipar certos eventos. Dessa forma, quando um jovem pássaro é bombardeado por sons produzidos pelo canto de um macho adulto de sua espécie, esses sons ativam sensores especiais de sinais transmitidos a regiões específicas do cérebro. Em resposta a essas informações específicas recebidas, algumas células dessa região sofrem alterações bioquímicas que mudam o comportamento do pássaro. Mudanças bioquímicas em geral requerem mudanças na expressão gênica (na qual a informação codificada em um gene é usada para produzir substâncias, como enzimas). Então, por exemplo, quando um jovem tico-tico-da-califórnia ouve o canto da sua espécie, alguns padrões de sinais sensoriais gerados por receptores acústicos no ouvido do pássaro são transmitidos para centros de controle do canto no cérebro, onde ocorre o aprendizado. Acredita-se que essas entradas de informação alteram a atividade de certos genes no grupo de células de resposta, levando a novos padrões de produção de proteína que alteram a constituição bioquímica dessas células. Uma vez alteradas as células, o sistema de controle de canto agora modificado pode fazer coisas que antes não podia, quando ainda não havia sido exposto ao canto de outros machos da espécie.

Essa teoria sobre o aprendizado do canto foi testada buscando-se mudanças na expressão gênica das células do centro de controle do canto que aparecessem depois que o pássaro ouvisse um canto relacionado. Você deve se recordar que o estímulo acústico que aparentemente afeta a aquisição do canto em tico-tico-da-califórnia é o próprio canto do jovem. A habilidade do tico-tico de ouvir a si mesmo enquanto canta

quando tem entre 150 e 200 dias de vida é essencial para a cristalização do canto completo normal a partir do subcanto variável que ele produziu inicialmente. Dessa mesma forma, o diamante-mandarim macho passa por um período, logo no início da sua vida, durante o qual parece igualar elementos do seu subcanto inicial às memórias que armazenou de cantos completos que ouviu, anteriormente, de outros machos. Durante esse processo, certos neurônios da parte anterior do prosencéfalo do diamante-mandarim ficam cada vez mais responsivos ao próprio canto, em oposição ao canto do tutor; quando o diamante-mandarim torna-se adulto, com o canto completo cristalizado, alguns de seus neurônios auditivos tornam-se altamente seletivos, respondendo de maneira muito mais intensa a esse canto do que a qualquer outro.[409] Esse processo de desenvolvimento envolve, presumivelmente, a reestruturação bioquímica desses neurônios, que, por sua vez, exige informações genéticas ativadas ou desativadas frente a eventos ambientais específicos.

Hoje sabemos que, quando o diamante-mandarim entra na fase de igualação do canto do tutor, há um aumento da expressão do gene chamado *ZENK* em determinados centros neurais de controle do canto e, por consequência, aumenta nas células a quantidade correspondente de proteínas que ele codifica.[973] Em outras palavras, quando ele ouve a si mesmo cantando, uma retroalimentação (*feedback*) sensorial ativa um gene particular em determinadas células. Essa expressão gênica se traduz na produção de uma proteína específica que, segundo se acredita, tem algo a ver com as alterações subsequentes nos circuitos neurais que controlam o canto do mandarim (Figura 2.10). Essa hipótese foi amparada pela observação de que, conforme o mandarim se aproxima da produção de uma cópia fiel do canto do tutor, cai a expressão do gene *ZENK* em uma área particular do cérebro.[726] Quando o mandarim atinge um canto completo cristalizado, novas mudanças na arquitetura celular ou bioquímica do seu sistema de controle do canto já não aumentam mais sua habilidade de produzir aquele canto e, então, o gene *ZENK* é desativado nas células apropriadas.

Zenk não é o único gene conhecido do diamante-mandarim cuja informação contribui para o aprendizado e para a produção do canto.[1489] O gene *Fox P2*, por exemplo, também está envolvido. Isso foi demonstrado por pesquisadores que injetaram um inibidor químico do gene em uma área específica do cérebro de mandarins machos com 23 dias de vida (O interessante é que esse mesmo gene parece desempenhar vários papéis na aquisição e uso da linguagem em humanos.). Os pássaros injetados foram mantidos em caixas com tutores sociais da própria espécie. Quando os jovens machos começaram a cantar, seus cantos foram gravados e comparados com aqueles produzidos por mandarins da mesma idade de um grupo-controle, em cujos cérebros havia sido injetada uma substância química diferente que agia em outro segmento-alvo de DNA, e não no *FoxP2*. O grupo experimental não conseguiu igualar tão bem seu canto aos dos seus tutores sociais quanto os machos do grupo-controle (Figura 2.11) e, além disso, a vocalização produzida por esse grupo foi mais variável.[603] Como os pássaros não tinham o nível normal de proteínas codificadas pelo *FoxP2*, eles pareciam impedidos, ao tentar imitar esses sons corretamente, de usar suas memórias auditivas dos cantos do tutor.

Estudos como esse ilustram a proximidade da conexão entre os níveis de análise ontogenético e fisiológico do canto das aves. Mudanças na atividade gênica em resposta a estímulos-chave do ambiente são traduzidas em mudanças em mecanismos neurofisiológicos que controlam o processo de aprendizagem. Para se ter um panorama das causas proximais do comportamento é necessário entender tanto o sistema ontogenético quanto o neurofisiológico.

FIGURA 2.10 Expressão gênica em um componente do sistema do canto do diamante-mandarim. A área branca e amarela corresponde à área X. A intensidade de brilho nessa área está relacionada ao alto nível de expressão do gene *ZENK*, que resultou na produção de uma quantidade relativamente alta da proteína codificada por esse gene em um mandarim de aproximadamente 40 dias. A ausência de coloração branca e amarela em outras partes dessa imagem do cérebro indica que o gene *ZENK* não se expressou nessas áreas. Fotografia cortesia de David Clayton.

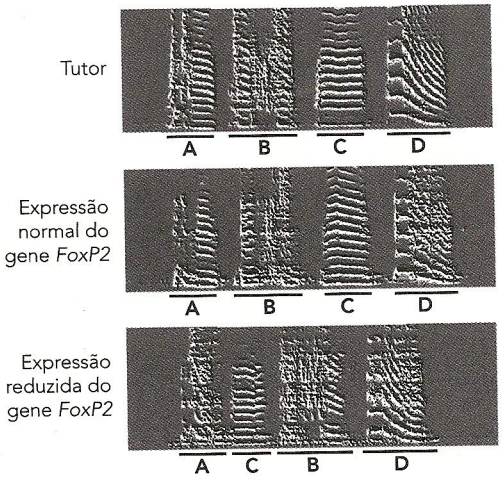
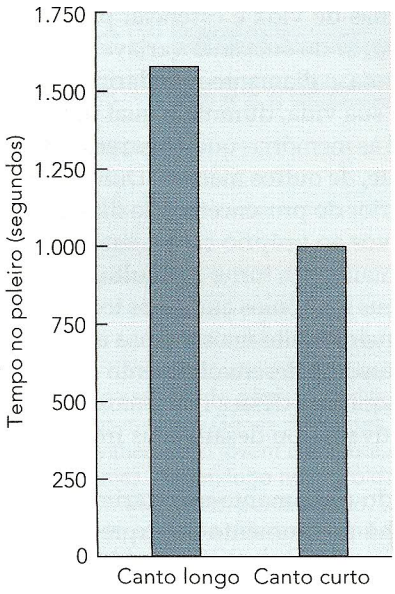


FIGURA 2.11 Um gene importante no aprendizado do canto em diamantes-mandarins machos. Os sujeitos experimentais (abaixo) receberam um tratamento que impedia o gene *FoxP2* de expressar sua informação a níveis normais em certas células do cérebro. Esses machos não foram capazes de imitar os cantos que ouviram de um tutor mandarim (acima) tão bem quanto os machos do grupo-controle (centro) cujo *FoxP2* não havia sido alterado e podia, então, produzir uma quantidade normal da proteína codificada pelo gene. A, B, C e D são sílabas diferentes do canto. Adaptada de Haesler e colaboradores.[603]



Estorninho-malhado (*Sturnus vulgaris*)

FIGURA 2.12 Preferência das fêmeas de estorninho por canto, avaliada pela permanência em poleiro próximo a uma caixa-ninho reproduzindo canto longo ou canto curto de estorninhos machos. Adaptada de Gentner e Hulse.[528]

Para discussão

2.3 Obviamente, fêmeas de estorninho possuem o mesmo gene ZENK que os machos. No cérebro das fêmeas, a região caudomedial do neoestriado ventral, ou NCMv, reage a sinais enviados pelos neurônios auditivos que disparam quando o pássaro é exposto a sons, como os produzidos pelo canto de um estorninho macho. Quando fêmeas de estorninho em cativeiro têm a chance de escolher entre empoleirar-se perto de uma caixa-ninho da qual podem ouvir um canto longo ou empoleirar-se perto de outra caixa-ninho que toca um canto curto, elas passam mais tempo perto da que reproduz o canto longo (Figura 2.12). Que hipóteses proximais poderiam explicar a preferência das fêmeas estorninho? Que predições você pode fazer sobre a expressão do gene *ZENK* no NCMv de fêmeas de estorninho expostas a cantos longos *versus* cantos curtos? Como você testaria sua hipótese? Qual seria o foco científico para a coleta dos dados necessários para avaliar sua predição?

Como funciona o sistema de controle do canto das aves?

Uma vez identificados alguns, dentre tantos, fatores genéticos e ambientais envolvidos no desenvolvimento do comportamento de canto das aves, seguiremos outro nível de análise proximal, centrado explicitamente nas regras operacionais que caracterizam o cérebro da ave. O tico-tico-da-califórnia e outros pássaros canoros têm um cérebro com muitos grupos de neurônios anatomicamente distintos, ou **núcleos**, como o NCMv mencionado há pouco, bem como conexões neurais que ligam um núcleo a outro. Os vários componentes do cérebro são feitos de células (neurônios) que se comunicam com outras por meio de mensagens bioelétricas (potenciais de ação) que viajam de um neurônio a outro por meio de extensões alongadas dos neurônios (axônios) (*ver* Figura 4.10). Alguns componentes do cérebro estão profundamente envolvidos na memorização de cantos, enquanto outros são essenciais para a imitação de padrões de canto memorizados.[548] Descobrir a função de cada unidade anatômica é a tarefa dos neuropsicólogos, mais interessados em mecanismos operacionais do sistema nervoso do que em seu desenvolvimento.

Há bastante tempo, pesquisadores estão interessados no centro vocal superior (CVS) dos cérebros dos tico-ticos-da-califórnia e de outros pássaros canoros. Essa densa coleção de neurônios se conecta ao núcleo robusto do arquipálio (abreviado para RA, pelos anatomistas), que por sua vez está ligado à porção traqueossiringeal

do núcleo hipoglossal (cujo acrônimo, menos bem-sucedido, é nXIIts). Essa pequena parte da anatomia cerebral manda mensagens à siringe, a estrutura produtora de som das aves análoga à laringe humana. O fato do CVS e do RA poderem se comunicar com o nXIIts que se conecta à siringe sugere que esses elementos cerebrais exercem controle sobre o comportamento de canto (Figura 2.13).

Essa hipótese do controle neural do canto das aves foi testada. Por exemplo, se mensagens neurais de RA produzem o canto, a destruição experimental desse centro ou o impedimento cirúrgico das vias neurais que ligam RA a nXIIts teria efeitos devastadores na habilidade de cantar. Experimentos delineados para testar essa hipótese envolveram uma variedade de pássaros canoros,[250] e o resultado encontrado hoje nos permite dizer com confiança que o RA de fato desempenha uma função crucial na produção do canto. Sendo assim, em espécies de pássaros como o tico-tico-da-califórnia, na qual machos cantam e fêmeas não, o RA deveria ser maior no cérebro dos machos do que no das fêmeas, como de fato é (Figura 2.14).[61, 1031, 1057]

Outro núcleo cerebral parece ser mais essencial ao aprendizado do canto do que à produção de sinais vocais. A destruição do núcleo magnocelular lateral do nidopálio anterior (NMNA), por exemplo, não interfere de modo significativo na habilidade do mandarim macho adulto de produzir o canto que aprendeu quando jovem. Mas, se a cirurgia for realizada em um jovem, antes dele adquirir um canto completo, ele não será capaz de produzir um canto normal quando adulto. Outras evidências da importância desse componente do sistema de controle da aprendizagem do canto foram obtidas ao se testar a hipótese de que o NMNA deveria ser menor ou ausente em aves que cantam, mas que não aprendem seus cantos. Como previsto, muitas dessas espécies não têm o NMNA bem definido (nem outros núcleos da parte anterior do cérebro), como o tico-tico-da-califórnia e outras espécies de canto aprendido.[250]

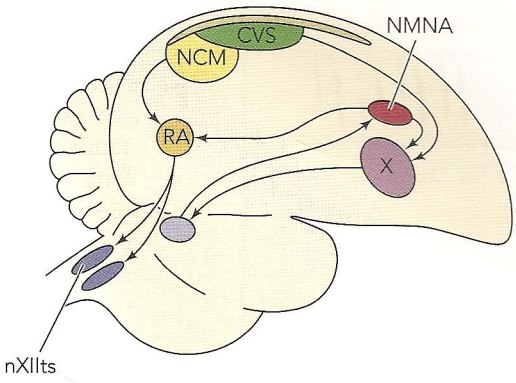


FIGURA 2.13 O sistema de canto de um pássaro canoro típico. Os componentes principais, ou núcleos, envolvidos com a produção do canto incluem o núcleo robusto do arquipálio (RA), o centro vocal superior (CVS), a porção lateral do núcleo magnocelular do nidopálio anterior (NMNA), o neoestriado caudomedial (NCM) e a área X (X). Circuitos neurais carregam sinais do CVS para a porção traqueossiringeal do núcleo hipoglossal (nXIIts) para os músculos da siringe, a produtora de sons. Outros circuitos conectam núcleos, como NMNA e área X, mais envolvidos com o aprendizado do que com a produção do canto. Adaptada de Brenowitz, Margoliash e Nordeen.[170]

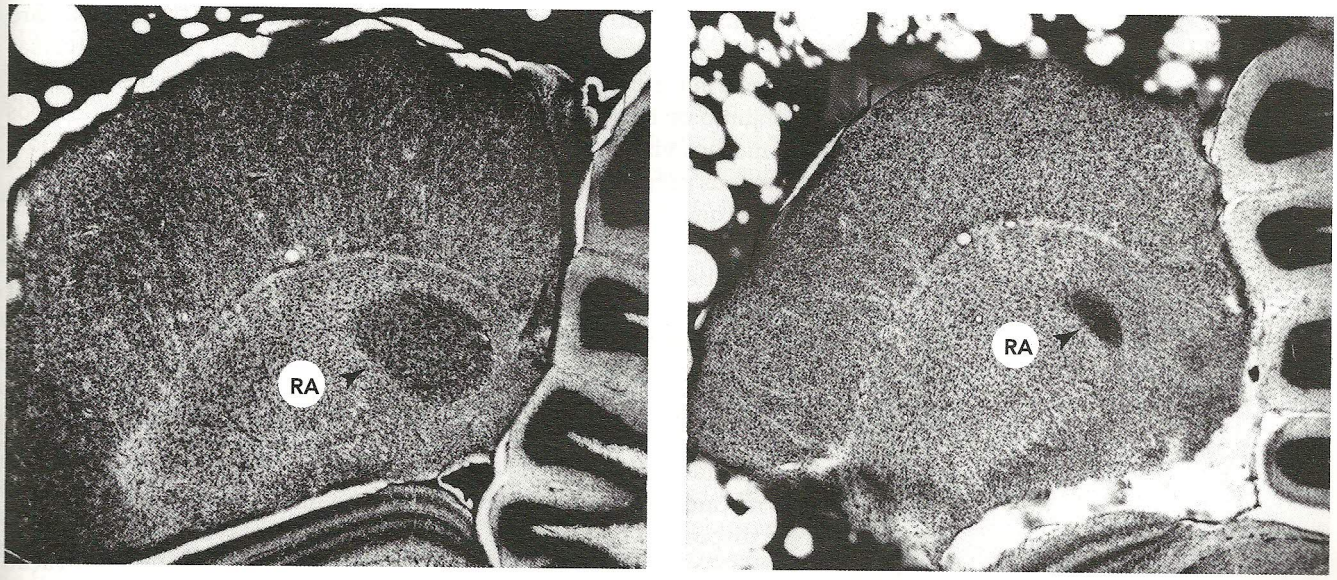


FIGURA 2.14 Diferenças no tamanho de um núcleo do sistema de canto, o núcleo robusto do arquipálio (RA), do macho (à esquerda) e da fêmea (à direita) de diamante-mandarim. Fotografias cortesia de Art Arnold; de Nottebohm e Arnold.[1057]

A evidência de que o CVS, assim como o NMNA, desempenha uma função no aprendizado do canto vem de um estudo com espécies da subfamília Parulinae,* filogeneticamente próximas, mas que diferem quanto à habilidade dos machos de aprenderem cantos diferentes. Nessas espécies, quanto maior o repertório do canto, maior o CVS. Também entre indivíduos da mesma espécie, há diferenças quanto ao tamanho do repertório de canto. Uma análise de todos os estudos disponíveis na atualidade sobre a relação entre volume de CVS e tamanho do repertório de canto do macho na mesma espécie mostra que, de maneira geral, duas variáveis são correlacionadas significativamente: é normal que os machos de determinada espécie, com repertório relativamente grande, tenham CVS maior do que os outros membros menos talentosos da sua espécie.[516]

Esses estudos, no entanto, partiram da suposição de que seriam necessárias grandes quantidades de tecido neural para o macho aprender canto(s) complexo(s). Mas há de se considerar que a experiência de produzir um canto complexo, ou adquirir um grande repertório, também cause a expansão do CVS em resposta à estimulação dessa região do cérebro. Uma forma de testar se o CVS tem que ser grande para que o pássaro aprenda a cantar ou se é a aprendizagem que leva o CVS a crescer seria criar dois grupos de machos cantores, um ao qual se permitisse modelar seu repertório de canto pela aprendizagem e outro criado em isolamento acústico. Se o que leva certas partes do cérebro a crescer for a experiência de aprendizagem, machos isolados deverão ter CVS menores do que os machos que aprenderam diversos cantos. Esse experimento foi feito com a felosa-dos-juncos (*Acrocephalus schoenobaenus*): machos isolados tinham cérebros que em nada diferiam daqueles machos que aprenderam seus cantos ouvindo outros machos cantarem.[850] Antes desse trabalho, resultados semelhantes foram obtidos de um estudo no qual foi dada a alguns machos da corruíra *Cistothorus palustris* a oportunidade de aprender poucos cantos, enquanto outro grupo de machos aprendeu até 45 cantos.[169] Isso indica que, tanto na felosa como na corruíra, o cérebro dos machos se desenvolve de forma plena independentemente das experiências de aprendizagem do seu próprio canto, sugerindo que o desenvolvimento de um grande CVS é necessário para o aprendizado e não o contrário.

Embora a neurofisiologia da aprendizagem do canto tenha sido explorada no nível dos núcleos cerebrais como um todo, os neurocientistas poderiam, em tese, descobrir qual a contribuição de um dado neurônio para a comunicação entre as aves. Na verdade, essa pesquisa foi feita por Richard Mooney e seus colaboradores em um estudo de percepção do canto do emberezídeo *Melospiza georgiana*.[1005] Esse pássaro canta de dois a cinco tipos de canto, cada tipo consiste em sílaba repetida diversas vezes em um trinado que dura alguns segundos. Para um macho jovem dessa espécie aprender um conjunto de tipos de cantos, ele precisa discriminar os diferentes tipos produzidos por machos vizinhos e, mais tarde, quando ouvir a si mesmo cantando, diferenciá-los dos seus próprios cantos.

Um mecanismo que poderia ajudar o jovem macho a controlar seu tipo de canto seria um conjunto de neurônios especializados no CVS que respondesse seletivamente a um tipo específico de canto. A atividade dessas células poderia contribuir para a habilidade de monitorar o que ele está cantando, de modo que ele pudesse ajustar o repertório de maneira estratégica (por exemplo, selecionando o tipo de canto particularmente eficaz na comunicação com machos vizinhos, como veremos a seguir). Claro que a contribuição de qualquer célula a uma decisão comportamental depende de uma rede de outras células com as quais aquele neurônio se comunica. Mas a existência de indivíduos especialistas em um tipo de canto nos ajuda a entender como os componentes de vários mecanismos neurais contribuem para a discriminação do canto.

A tecnologia disponível hoje permite que pesquisadores gravem as respostas de células individuais do CVS da *Melospiza georgiana* à reprodução de uma gravação (*playback*) de seu próprio canto. Por meio desse método, Mooney e seus colaboradores descobriram alguns interneurônios do CVS que geram fortes disparos de potenciais

* N. de T. O autor usa o termo *European warbler species*

Escrevedeira-dos-pântanos
Melospiza georgiana

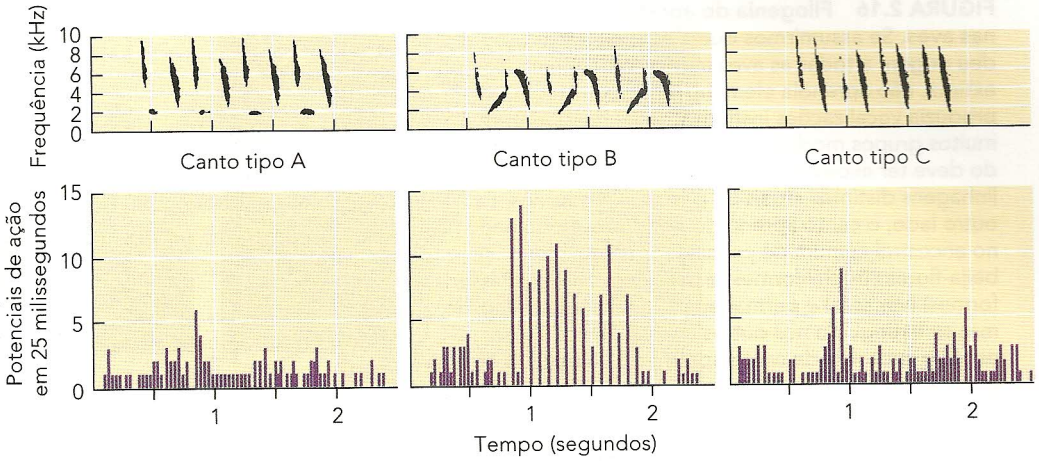


FIGURA 2.15 Células individuais e aprendizagem no emberezídeo *Melospiza georgiana*. (No alto) Sonogramas de três tipos de canto: A, B e C. (Inferior) Quando são apresentados os três tipos de canto ao pássaro, um dos interneurônios do CVS reage sensivelmente apenas ao canto B. Outras células não representadas aqui respondem intensamente apenas ao tipo de canto A, enquanto outras disparam só quando o estímulo for o tipo C. Adaptada de Mooney, Hoese e Nowicki.[1005]

de ação ao receberem sinais neurais de outras células expostas a um só tipo de canto.[1005] Dessa forma, um interneurônio, cuja resposta a três tipos diferentes de canto está ilustrada na Figura 2.15, produz grande volume de potenciais de ação em um curto período de tempo quando o estímulo é o canto do tipo B. Essa mesma célula, no entanto, é relativamente não responsiva se o estímulo for o canto A ou C. Assim, tem-se um tipo especial de célula que poderia ajudar esse pássaro a identificar qual tipo de canto ele está ouvindo, para melhor selecionar a resposta mais adequada a uma situação particular.

Cantos distintos: causas distais

Embora muito se tenha aprendido sobre como o sistema de controle de canto de pássaros canoros se desenvolve e funciona, ainda não sabemos tudo sobre os mecanismos proximais envolvidos com o comportamento de canto. E, mesmo que soubéssemos, nossa compreensão sobre o canto do tico-tico-da-califórnia ainda não seria completa até que pudéssemos entender as causas distais desse comportamento. Como os mecanismos proximais que governam o canto das aves não podem ter surgido do nada, podemos levantar questões como quando, no passado distante, uma espécie ancestral de pássaro teria desenvolvido o canto aprendido espécie-específico, colocando em andamento os eventos que levaram aos dialetos em aves como o tico-tico-da-califórnia? Uma evidência relevante para essa questão inclui a descoberta de que o aprendizado do canto ocorre em apenas 3 das 23 ordens de aves: a dos psitacídeos, a dos beija-flores e a dos pássaros canoros, que pertencem àquele grupo dos Passeriformes que incluem pardais e mariquitas, dentre outros tipos de pássaros (Figura 2.16).[168] Os membros das 20 ordens restantes produzem vocalizações complexas, mas não precisam aprender a fazer isso. O conhecimento de que o canto não era aprendido foi demonstrado para algumas dessas espécies, em experimentos nos quais jovens aves foram impedidas de ouvir o canto de um tutor ou foram ensurdecidas ainda muito jovens antes da época de treinar o canto, mas ainda assim cantavam normalmente (Figura 2.17).[809]

Há uma questão evolutiva: teria o canto aprendido, observado nessas três ordens, evoluído independentemente dos outros grupos? O fato de que as espécies filogeneticamente mais próximas de cada uma das três ordens com canto aprendido não aprendem seus cantos, sugere uma dentre duas coisas: ou o aprendizado

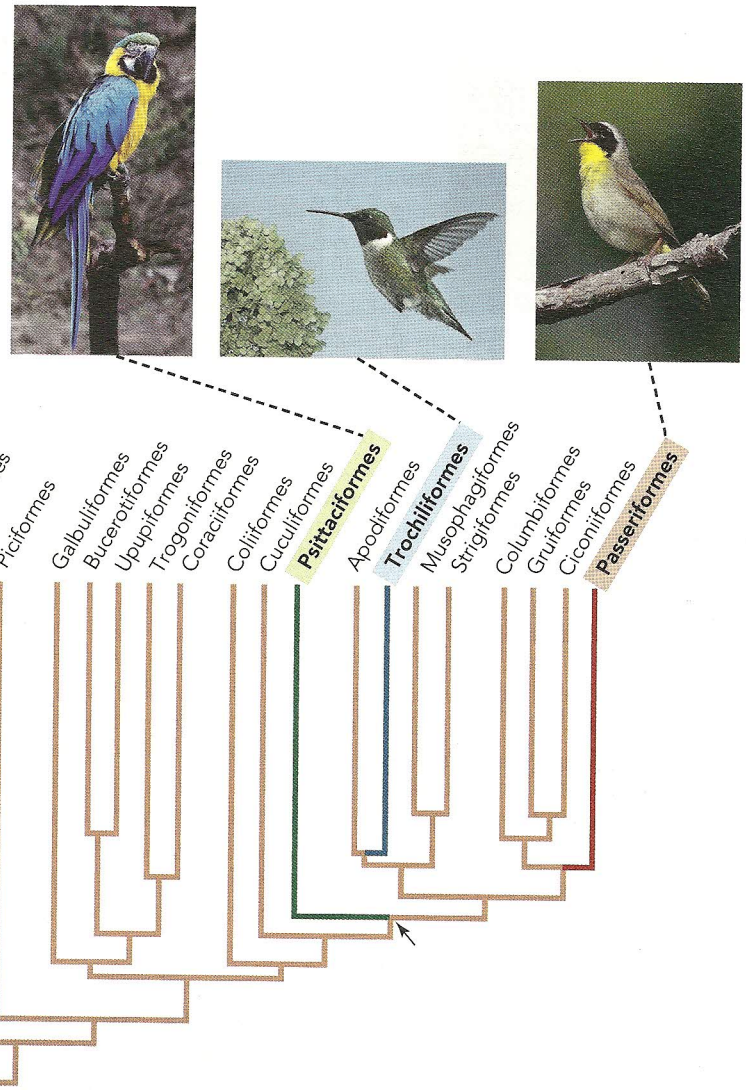
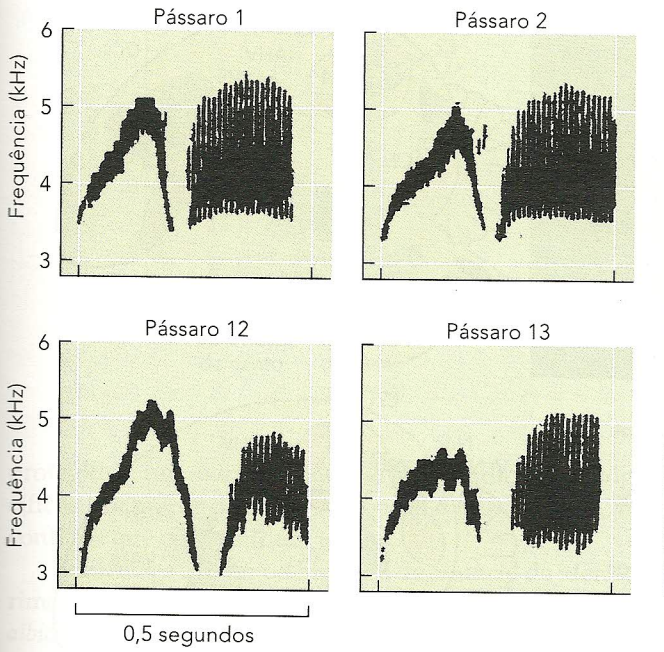


FIGURA 2.16 Filogenia do aprendizado do canto nas aves. Se assumirmos que a espécie ancestral que deu origem a todas as aves modernas, há muito tempo extinta, não aprendia elementos do seu canto, mas produzia vocalizações instintivamente, como fazem muitos grupos modernos de aves, o canto aprendido deve ter evoluído independentemente em três linhagens distintas atuais de pássaros modernos. Por outro lado, o canto aprendido pode ter se originado no ancestral comum de psitacídeos (Psittaciformes), beija-flores (Trochiliformes) e pássaros canoros (Passeriformes) (*ver* seta) e permanecido nessas três linhagens, mas se extinguido nos outros descendentes dessa espécie ancestral de canto aprendido. Adaptada de Brenowitz.[168]

ocorreu em três momentos diferentes nas espécies que originaram cada uma das três ordens atuais de canto aprendido, há cerca de 65 milhões de anos; ou o aprendizado do canto surgiu no ancestral de todas as linhagens de aves do ramo ao qual pertencem os Psittaciformes e Passeriformes, mas depois foi perdido em três momentos: (1) na raiz da linha evolutiva que levou aos Apodiformes; (2) na raiz do ramo que une Musophagiformes e Strigiformes; e (3) na raiz do ramo dos Columbiformes, Gruiformes e Ciconiiformes. Em outras palavras, ou o aprendizado do canto tem três origens independentes ou tem uma origem e três extinções (*ver* Figura 2.16).

O primeiro cenário é mais simples uma vez que requer apenas três inovações evolutivas e não quatro, e, portanto, é considerado mais provável de ter ocorrido. Se o cenário das três origens independentes estiver certo, as diferenças entre os sistemas de canto dos três grupos de canto aprendido devem ser grandes. Para checar essa predição, precisamos identificar as estruturas cerebrais que favorecem as habilidades de canto de psitacídeos, beija-flores e pássaros canoros. Uma forma de fazer isso é através da captura de aves que acabaram de cantar (ou ouvir outras aves) e imediatamente sacrificá-las para buscar em seus cérebros regiões nas quais possam ser encontrados produtos do gene *ZENK*.[712] Como foi dito, quando o pássaro canta



Piuí *Sayornis phoebe*

FIGURA 2.17 Canto de uma espécie vocal sem canto aprendido, o piuí *Sayornis phoebe*, que não precisa ouvir outros cantos para produzir seu canto completo. Os pássaros 1 e 2 eram machos normais; seus cantos foram gravados no campo. Os pássaros 12 e 13 eram machos ensurdecidos quando jovens e, portanto, não tinham ouvido outros de sua espécie cantar, nem a si mesmos. Aparentemente, a aprendizagem não tem lugar no desenvolvimento do canto nessa espécie. Adaptada de Kroodsma e Konishi.[809]

ou ouve cantos há maior atividade desse gene em determinadas áreas do cérebro. Não há outros estímulos e atividades que ativem esse gene; portanto, quando os pássaros não estão se comunicando, a proteína produzida pelo Zenk nessas áreas é ausente ou rara. Ao comparar a quantidade de proteína ZENK que aparece em diferentes partes dos cérebros de pássaros que cantaram ou ouviram cantos pouco antes da morte, é possível mapear com eficiência as regiões cerebrais associadas ao canto dos pássaros.

O mapa de atividade do *ZENK* no cérebro de psitacídeos, beija-flores e pássaros canoros selecionados para o estudo revela grande semelhança no número e na organização de centros separados envolvidos na produção e no processamento do canto. Por exemplo, nos três grupos, as células que formam o neoestriado caudomedial (NCM) ativam os genes *ZENK* quando os indivíduos são expostos a cantos de outros machos. Também nos três grupos, o NCM está localizado aproximadamente na mesma região do cérebro e faz parte de uma grande agregação de elementos anatomicamente distintos que contribuem para o processamento do estímulo do canto. Quando psitacídeos, beija-flores e pássaros canoros vocalizam, outros centros cerebrais, a maioria na parte anterior do prosencéfalo, respondem aumentando a atividade do gene *ZENK*, e mais uma vez, há considerável (mas não perfeita) correspondência na localização desses centros de produção do canto nessas aves (Figura 2.18). Tanta similaridade na anatomia cerebral entre esses grupos de canto aprendido parece ir contra a hipótese de que a habilidade de canto evoluiu de modo independente nos três. Temos então que considerar seriamente a possibilidade de que o canto aprendido estava presente no ancestral de todas as aves nas ordens que aparecem entre os psitacídeos e pássaros canoros na Figura 2.16, e que seu mecanismo de aprendizagem vocal se manteve em algumas linhagens enquanto se perdeu em outras – hipótese que ainda hoje gera debate.[457, 712]

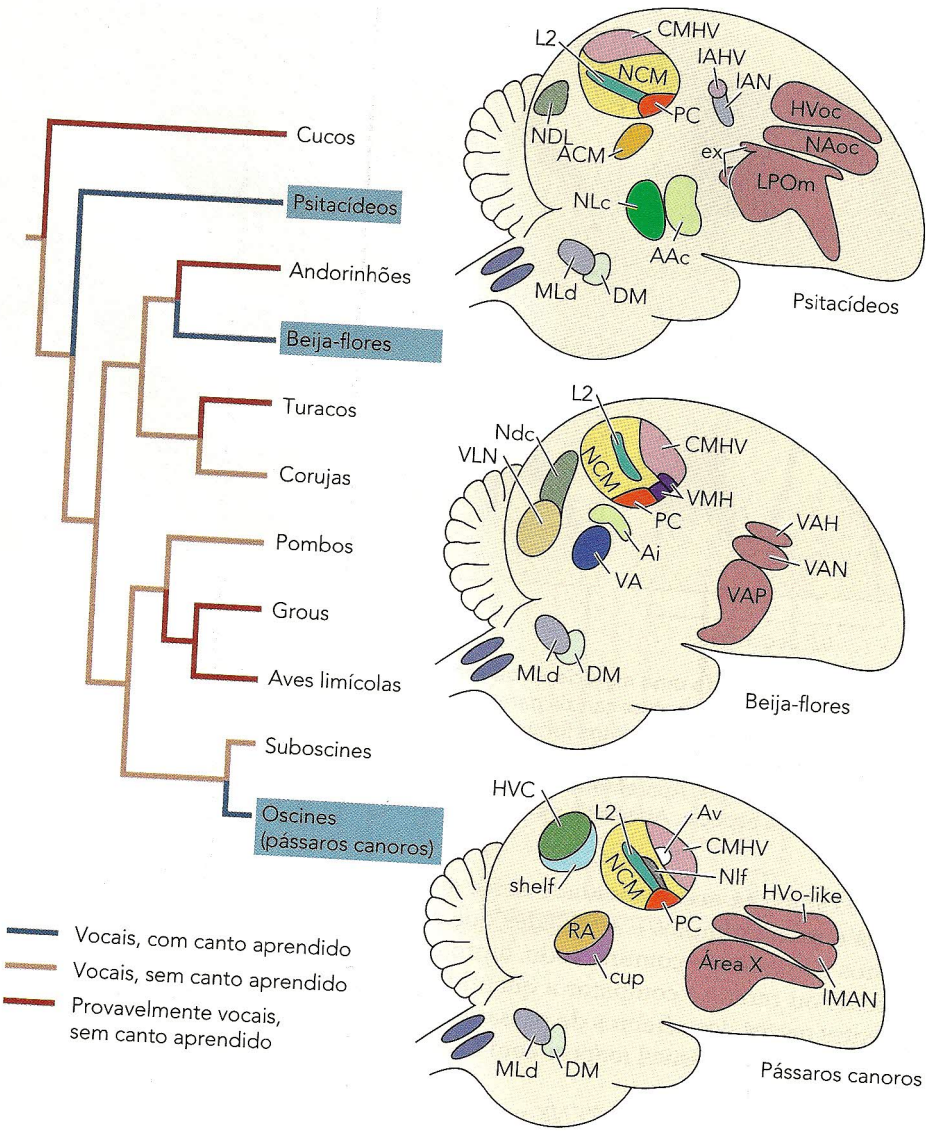
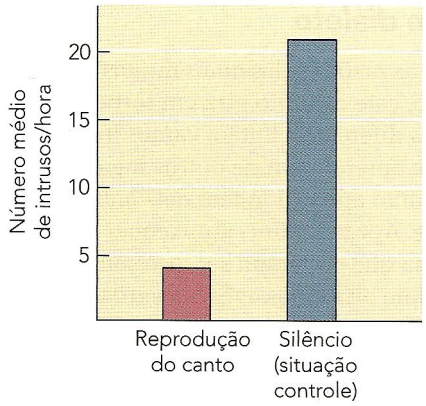


FIGURA 2.18 O sistema de controle de canto de psitacídeos, beija-flores e pássaros canoros (oscines) tem padrão de distribuição muito semelhante no cérebro desses animais. À esquerda está um diagrama das relações evolutivas entre os principais grupos de aves, incluindo as três ordens de canto aprendido. À direita são nomeados, nos diagramas do cérebro desses três grupos, os vários componentes equivalentes do sistema de controle do canto (p. ex., CVS, centro vocal superior; NCM, neoestriado caudomedial). Adaptada de Jarvis e colaboradores.[712]

Benefícios reprodutivos do aprendizado do canto

Vamos aceitar a possibilidade de que os mecanismos neurais que promovem a aprendizagem do canto foram preservados, ao longo da história evolutiva, em três linhagens de aves devido ao valor reprodutivo que conferiam ao indivíduo. Que benefício adaptativo o canto aprendido traz a psitacídeos, beija-flores e pássaros canoros? Começaremos a desvendar a questão fazendo outra pergunta: qual a vantagem de pássaros terem uma mensagem vocal particular, independente de ser aprendida ou não? Uma hipótese é que essa vocalização carregue a informação sobre quem são os membros da espécie, como citamos na abertura deste capítulo. Afinal, se uma pessoa é capaz de diferenciar a mariquita-de-coroa-ruiva da mariquita-amarela só pelo canto, faz todo sentido assumir que membros das duas espécies de mariquitas também sejam capazes de fazer essa discriminação acústica. Para os machos, o benefício de cantar de forma diferente de membros de outras espécies seria impedir, mais efetivamente, que competidores da sua própria espécie tenham acesso a territórios e parceiras sexuais. Machos rivais da própria espécie são a maior ameaça ao sucesso reprodutivo de um macho que canta, porque eles podem querer expulsá-lo de um bom hábitat de acasalamento ou seduzir sua parceira, afastando-a dele. Ao transmitir uma mensagem clara de que um local ou uma fêmea específicos já estão



Escrevedeira-de-garganta-branca
Zonotrichia albicolis

FIGURA 2.19 O canto repele invasores de territórios alheios? Na escrevedeira-de-garganta-branca, territórios onde machos residentes foram experimentalmente removidos atraíram menos intrusos quando os cantos dos machos residentes foram reproduzidos por um alto-falante. Adaptada de Falls.[453]

protegidos, um macho cantor em boa condição fisiológica encoraja machos coespecíficos (membros da mesma espécie) a irem embora, em vez de se envolverem em conflitos que consumiriam tempo.

Evidências a favor da hipótese de anúncio de identidade da espécie vêm de experimentos em que machos residentes de escrevedeira-de-garganta-branca *Zonotrichia albicolis* (parente do tico-tico-da-califórnia) foram removidos de seus territórios e em seus lugares foram colocados alto-falantes. Em metade dos territórios, nos alto-falantes eram reproduzidas gravações de cantos do habitante anterior, e na outra metade não era reproduzido nada. Territórios nos quais eram reproduzidos os cantos dos machos retirados demoravam mais para ser invadidos por novos machos (Figura 2.19).[453] Também em experimentos de pareamento, nos quais dois machos de pardais cantores eram retirados de seus territórios, simultaneamente, e apenas um era substituído por um alto-falante que reproduzia seu canto, o território silencioso era sempre o primeiro a ser invadido pelos machos intrusos.[1059] Esses resultados sustentam a hipótese de que machos cantores se beneficiam repelindo outros machos de suas espécies.

Da mesma forma que repelem machos invasores, é provável que os cantos capazes de comunicar a identidade específica do emissor às fêmeas atraiam com mais rapidez parceiras do que cantos menos característicos e, portanto, menos reconhecíveis. Fêmeas que localizassem rapidamente machos da sua espécie poderiam se reproduzir com eles mais cedo, e evitar os riscos de se acasalar com membros de outras espécies. A hipótese da especificidade do canto para atração de parceira sexual prediz, corretamente, que fêmeas respondem mais a gravações de cantos de sua espécie do que a gravações de cantos de outra espécie (Figura 2.20).[1036] Se, no passado, fêmeas de pássaros canoros foram bastante atraídas por machos facilmente identificados da sua espécie, a seleção natural, dirigida pela escolha sexual, deve ter difundido a preferência pelo canto que anuncia, com clareza, o pertencimento daquele macho à espécie.

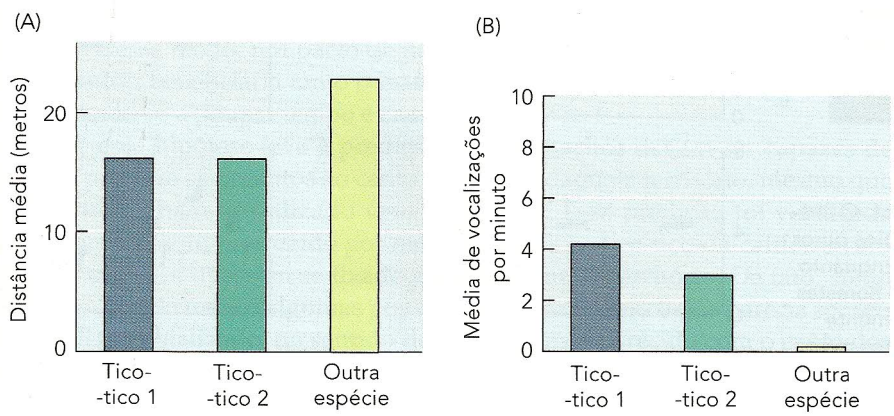


FIGURA 2.20 Fêmeas de tico-tico-da-califórnia são atraídas por cantos de machos de sua própria espécie, mas não por cantos de machos de outras espécies. Em um experimento com tico-ticos fêmeas, os pesquisadores removeram, temporariamente, os parceiros de seus territórios e tocaram duas versões digitais de canto de tico-tico (compostas de elementos retirados do canto de dois machos diferentes) mais vocalizações de pardais cantores e do fringilídeo *Junco hyemalis*. As fêmeas (A) aproximaram-se mais dos alto-falantes e (B) vocalizaram mais em resposta às reproduções de cantos de tico-tico. Adaptada de Nelson e Soha.[1036]

Benefícios do aprendizado de um dialeto

Embora haja muito mais para se dizer sobre as razões pelas quais muitas aves podem ser reconhecidas exclusivamente pelo canto, este capítulo gira em torno de por que machos da mesma espécie produzem cantos diferentes. Então, vamos investigar por que machos de tico-tico cantam dialetos que aprenderam de outros membros de sua espécie. O nosso enigma é o fato de que o canto aprendido tem desvantagens reprodutivas óbvias para os indivíduos da espécie. Aprender um canto requer mecanismos neurais especiais, e consome tempo e energia que poderiam ser direcionados a atividades que intensificassem a reprodução. O fato de muitas aves, na verdade a maioria delas, não fazer esse alto investimento e ainda assim produzir de forma instintiva cantos perfeitamente bons, nos diz que o canto aprendido não é essencial à aquisição de um sinal particular da espécie. Temos, então, que identificar algumas vantagens reprodutivas para a aprendizagem, boas o suficiente para superar os custos e disseminar esse comportamento em uma determinada espécie de pássaro canoro.

Uma possível vantagem do canto aprendido seria conferir ao macho jovem a habilidade de ajustar com precisão o canto, de forma a se assemelhar ao canto de um ou mais indivíduos de uma região específica. Esse ajuste o ajudaria de diversas maneiras. Primeiro, imagine que machos de certa localidade tenham adquirido um dialeto que pode ser transmitido de forma incrivelmente eficiente naquele hábitat. Um macho jovem que aprendesse o canto dos veteranos seria capaz de produzir chamados que viajariam distâncias maiores degradando-se menos, em vez de cantar outro dialeto melhor ajustado a um ambiente acústico diferente.[250] De fato, sabe-se que machos de caramanchão-cetim (*Ptilonorhynchus violaceus*), que vivem em florestas densas, têm o canto caracterizado por frequências relativamente baixas, enquanto os que habitam bosques mais abertos tendem a usar versões de canto específico com frequência acústica mais alta.[1044] Sons de alta frequência degradam-se menos em hábitats abertos do que em ambientes com vegetação densa,[137] o que explica por que machos do chapim-real (*Parus major*), que, como os machos de caramanchão-cetim, cantam em ambientes florestais com diferenças na densidade da vegetação, usam versões diferentes do canto de sua espécie (Figura 2.21).[699] O chapim-real também habita muitas cidades europeias. O ecologista holandês Hans Slabbekoorn e seus

Chapim-real

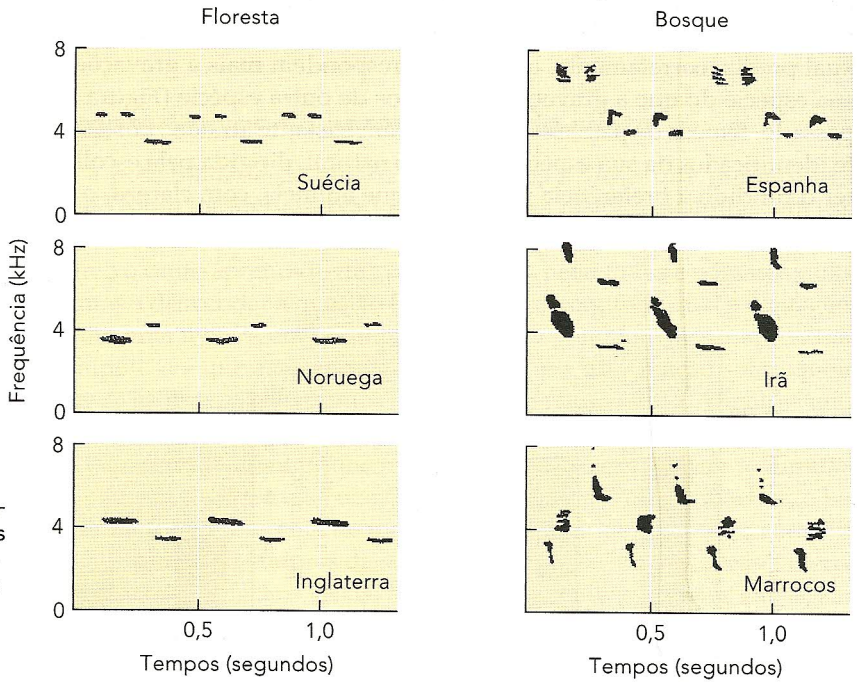


FIGURA 2.21 Canto ajustado ao hábitat. O chapim-real de florestas densas produz assobios puros de frequência relativamente mais grave, enquanto machos da mesma espécie que vivem em florestas mais abertas (bosques) usam preferencialmente sons de frequência mais alta em seus cantos mais complexos. Adaptada de Hunter e Krebs.[699]

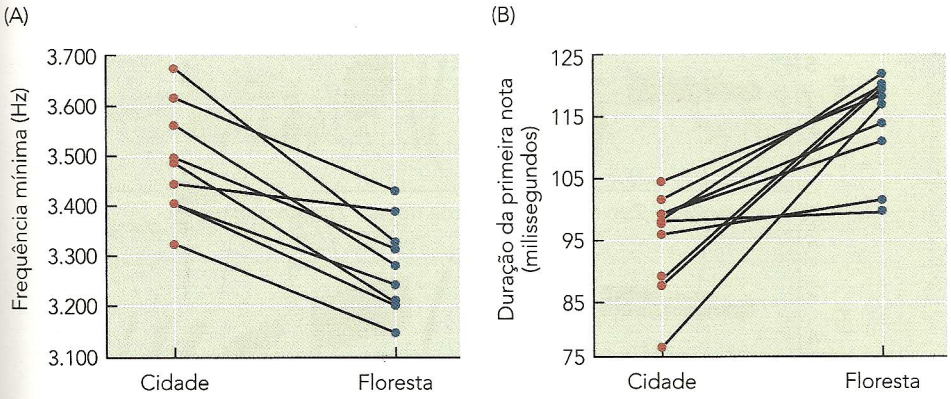


FIGURA 2.22 Cantos produzidos por chapins-reais são diferentes nas cidades e nas florestas. (A) Machos na cidade cantam mais agudo (por conta de frequências mínimas mais altas) e (B) também cantam mais rápido (com base na menor duração da primeira nota do canto). Adaptada de Slabbekoorn e den Boer-Visser.[1342]

colaboradores aproveitaram essa condição em um estudo que comparou dialetos das aves da cidade com os dialetos dos primos do campo. O estudo mostrou que as vocalizações dos dois grupos eram substancialmente diferentes: as aves da cidade tinham cantos mais curtos e de qualidade acústica mais aguda, enquanto as aves que viviam nas florestas vizinhas produziam cantos mais longos, com sonoridade mais grave (Figura 2.22). Os ecologistas holandeses associaram essas diferenças ao fato de que o barulho produzido pelo trânsito das cidades é formado, principalmente, de sons graves, praticamente ausentes nas florestas. Quando pássaros urbanos cantam em uma faixa maior de frequência, eles usam um canal livre do barulho dos carros e caminhões que trafegam por ali, e o inverso acontece com os chapins que vivem nas florestas e usam sinais de frequências inferiores, porque esse canal não está ocupado e é eficiente nesse ambiente.[1342] Pássaros jovens dos dois ambientes provavelmente adquirem o tipo de canto que ouvem com mais facilidade e, por consequência, também se comunicarão com eficiência a longas distâncias quando forem adultos.

Uma segunda hipótese sobre os benefícios do canto aprendido centra-se na vantagem da igualação de cantos para o ambiente social do emissor.[171] A ideia é que machos capazes de aprender a versão local do seu canto espécie-específico podem comunicar-se melhor com rivais que também cantarão aquela variante particular do canto aprendido. Assim, poderíamos prever que machos jovens aprendem diretamente de seus vizinhos de território, tornando-os seus tutores sociais. Ao reproduzir o canto do vizinho, um jovem novo na área sinalizaria que reconhece aquele macho individualmente e demonstraria sua capacidade de aprender um canto novo, capacidade baseada no seu estado de saúde, condição física ou em outros indicadores da sua competência como competidor. Machos igualmente preparados têm mais a ganhar aceitando a presença um do outro do que se engajarem em um combate dispendioso e infrutífero. Desse modo, um pacto de não agressão mútua, com base na aprendizagem de cantos, beneficiaria tanto o macho residente como o rival que acabou de chegar, ajudando-os a poupar tempo e energia.

Veja que essa hipótese leva à predição de que machos devam ser capazes de ajustar com precisão seus cantos ao canto do macho daquele território, mesmo que anteriormente tenham cristalizado versões iniciais. Essa predição foi verificada examinando-se o canto produzido por machos jovens de tico-tico-da-califórnia antes e depois que eles tivessem se fixado em seu primeiro território. De fato, como dito, machos de pelo menos algumas populações modificaram o que parecia ser seu canto completo cristalizado, no sentido de torná-lo mais parecido com o canto dos vizinhos[74,101] (*ver também* Nelson[1033]).

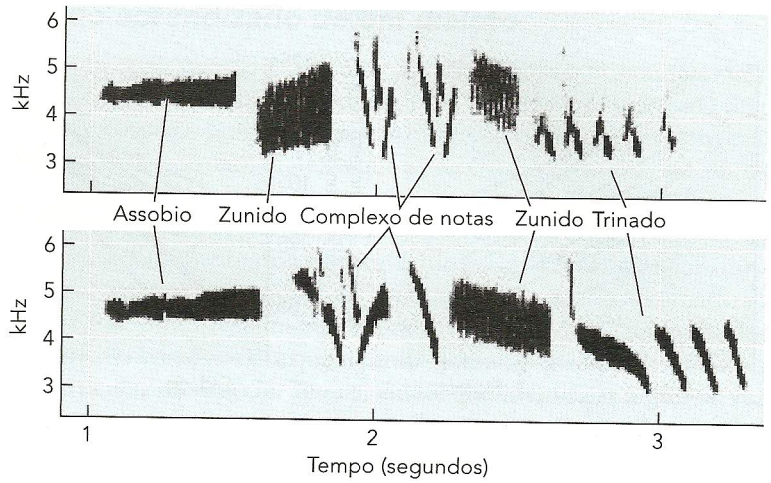


FIGURA 2.23 Dois cantos de tico-tico-da-califórnia com suas partes identificadas, incluindo o complexo de notas e o trinado ao final do canto. Adaptada de Nelson, Hallberg e Soha.[1035]

Para discussão

2.4 Repare que o canto do tico-tico-da-califórnia é composto de várias partes ou frases e que uma delas é o "complexo de notas" e outra o "trinado" final (Figura 2.23). A resposta do macho foi avaliada em um experimento no qual se tocava cantos com diferentes alterações estruturais. Os pesquisadores notaram que alterações na estrutura do trinado eram mais prováveis de reduzir a reação agressiva do macho à gravação do canto do que alterações no complexo de notas.[1035] Com base nesse dado, em que parte do canto você esperaria encontrar maior frequência de improviso, no lugar de imitação fiel, se ele fosse produzido por jovens cativos, criados em cativeiro e expostos a tutores sociais no laboratório? Qual é o fundamento da sua predição?

2.5 No nível proximal de análise, há duas hipóteses para a habilidade de alguns jovens de um ano de tico-tico-da-califórnia de incorporar por imitação o dialeto de machos vizinhos. A hipótese de aquisição tardia determina que, assim como os filhotes mais novos, os jovens de um ano têm uma janela de desenvolvimento durante a qual são capazes de ouvir e aprender diretamente de seus vizinhos mais próximos e de anular (se preciso) qualquer dialeto aprendido antes. A hipótese de atrito seletivo (*selective attrition*) defende que pássaros recém-emplumados memorizam um certo número de versões de dialeto de canto de sua espécie e, mais tarde, quando se fixam em um território próximo a machos mais velhos, podem ir gradualmente descartando algumas variantes do canto aprendido até que permaneçam com aquela que mais se iguale ao dialeto de seus vizinhos. Com base nessas duas hipóteses, que importância você atribui ao resultado apresentado na Figura 2.24? Esquematize todo o processo científico por trás desse tema, desde a questão que motivou o trabalho até a conclusão científica.

A habilidade dos machos de reproduzir os cantos dos vizinhos rivais, ou pelo menos os elementos desses cantos, também é característica do pardal-cantor. Em vez de uma só versão de um dialeto, esse pássaro tem um repertório de vários tipos diferentes e particulares de cantos. Pardais cantores jovens normalmente aprendem seus cantos de tutores vizinhos na primeira estação reprodutiva, e seu repertório final tende a ser semelhante ao do vizinho imediato.[1055] De fato, experimentos realizados por Michael Beecher e colaboradores, nos quais eram reproduzidas gravações (*playback*) de cantos a machos, mostraram que quando o canto de outra ave era reproduzido no território vizinho, a tendência dos machos era responder com um canto do seu repertório que se igualasse a algum do repertório daquela ave vizinha. Essa igualação de tipos de canto ocorreu, por exemplo, quando o macho BGMG ouviu o canto tipo A do macho MBGB (Figura 2.25) e respondeu com seu canto tipo A.

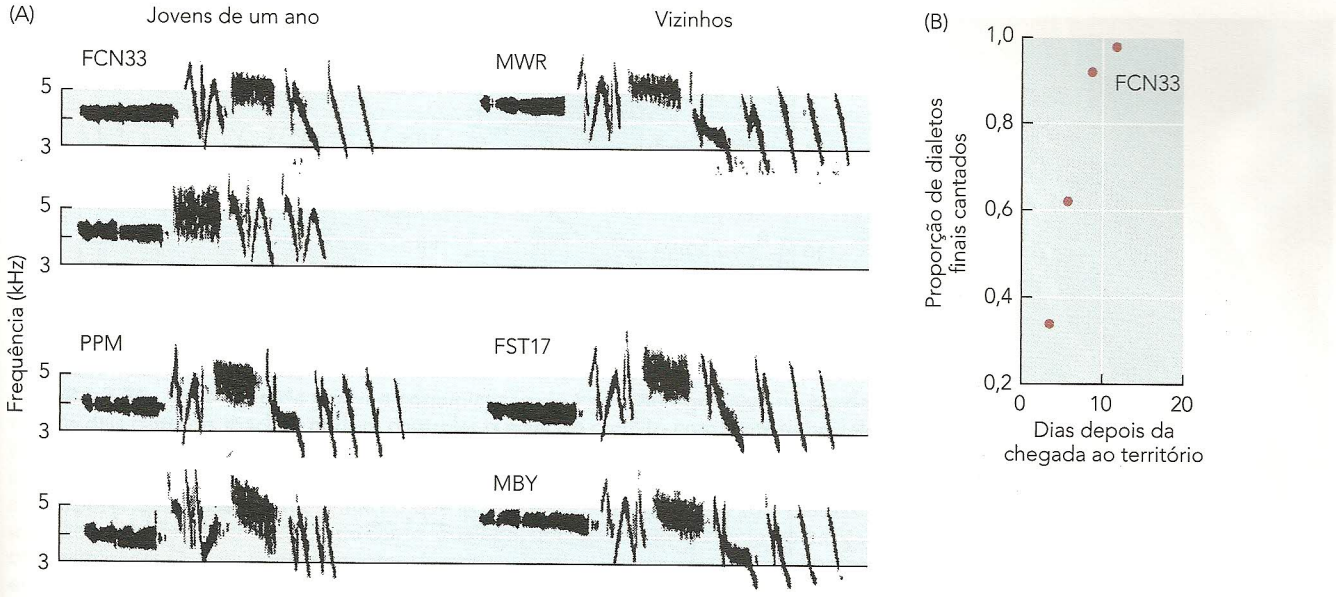


FIGURA 2.24 Seleção de dialeto por machos de tico-tico-da-califórnia. (A) Assim que chegaram em seu primeiro território, cada um dos jovens de um ano de vida, FCN33 e PPM, cantavam dois dialetos diferentes. Mas, passado algum tempo, cada um deles escolheu um só dialeto (apresentado na parte esquerda da figura, nos sonogramas superiores, logo abaixo do nome de cada macho). O tipo de canto adotado por cada um deles igualava-se ao canto do(s) vizinho(s) (MWR para FCN33; FST17 e MBY para PPM). (B) Inicialmente, o macho FCN33 cantava preferencialmente um dos seus dois dialetos de canto, mas logo que chegou ao território próximo a MWR, substituiu aquele dialeto por outro que se igualava ao canto do vizinho. Adaptada de Nelson.[1034]

Outra resposta registrada pelos pesquisadores envolvia a igualação de repertórios, na qual um pássaro exposto a um tipo de canto de um vizinho não respondia exatamente da mesma maneira, mas sim com um tipo de canto extraído do repertório compartilhado por eles. A igualação de repertórios ocorreria se o macho BGMG, ao ouvir o canto tipo A no território do macho MBGB, respondesse com o tipo B ou C (*ver* Figura 2.25).

Uma terceira opção de resposta do pardal-cantor a um vizinho é a produção de um canto não compartilhado por eles. Um exemplo para esse tipo de resposta de não igualação seria o macho BGMG cantando os tipos D, F ou H (*ver* Figura 2.25) depois de ouvir o canto tipo A do macho MGBG.

O fato de pardais cantores igualarem cantos e repertórios com tanta frequência indica que eles reconhecem os vizinhos e conhecem seus cantos, usando essa informação para modelar suas respostas.[92] Mas qual o benefício para os machos dessa seleção do tipo de canto para responder ao vizinho? Talvez sua escolha os ajude a mandar aos vizinhos sinais qualificados de ameaça, nos quais as igualações de canto sinalizariam ao receptor-alvo que o emissor está altamente agressivo, enquanto o uso de um canto não igualado sinalizaria o desejo de recuar, e a igualação de repertório sinalizaria um nível intermediário de agressão. Se isso for verdade, gravações de cantos que contenham igualação de tipos de canto, igualação de repertórios ou nenhuma igualação deveriam revelar diferenças na resposta de pássaros territoriais. Quando Michael Beecher e colaboradores testaram essa predição, viram que uma gravação contendo uma igualação de tipo de canto de fato obtinha a resposta mais agressiva por parte de um vizinho que recebia o sinal, enquanto uma igualação de repertório gerava uma reação intermediária, e a não igualação era tratada de forma menos agressiva (Figura 2.26).[94, 217]

Em outro experimento, Michael Beecher e Elizabeth Campbell monitoraram um território de pardal-cantor até a hora em que o macho começou a produzir um canto

Pardal-cantor

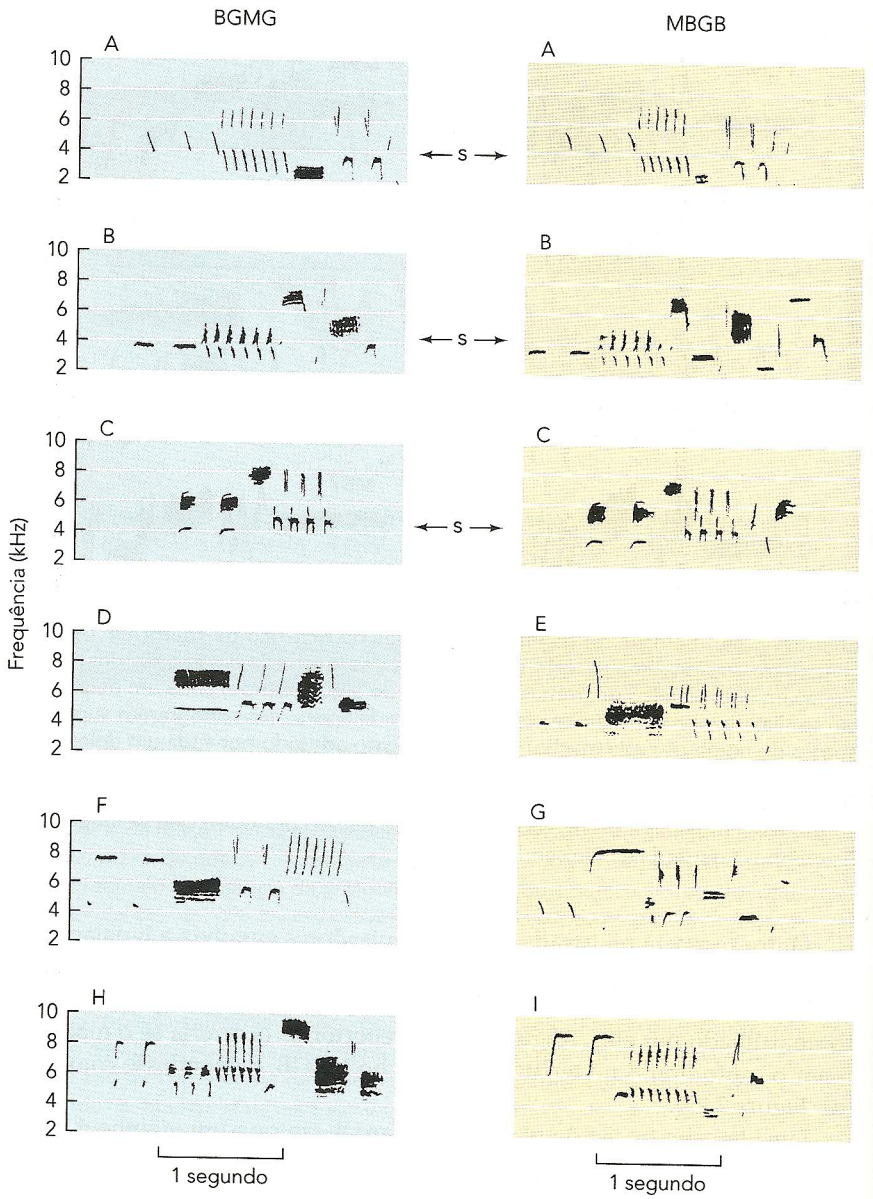


FIGURA 2.25 Igualação de tipo de canto no pardal-cantor. Os machos BGMG e MBGB ocupam territórios vizinhos e compartilham três tipos de canto (A, B e C; sonogramas das três primeiras linhas no topo da figura); outros seis cantos que não são compartilhados por eles (D, E, F, G, H e I) são mostrados nas três linhas inferiores. Adaptada de Beecher e colaboradores.[90]

compartilhado com um vizinho. Então, eles reproduziram uma gravação desse tipo de canto, e, quando ao ouvir a gravação, o sujeito se aproximava do alto-falante, os pesquisadores substituíam por outra que podia ser de um canto presente no repertório dos dois pássaros ou de um não compartilhado com o agressivo defensor do território. O pardal-cantor, ao ouvir a gravação, ia embora mais rápido quando ouvia um canto não compartilhado do que quando era reproduzido um canto que fazia parte do seu próprio repertório.[94] Esses resultados sustentam a hipótese de que pardais cantores machos, capazes de aprender cantos de vizinhos, podem enviar informações sobre o quanto estão preparados para enfrentá-los. Machos muito agressivos igualam alguns de seus cantos aos de seus oponentes; e aqueles que preferem evitar o conflito podem sinalizar sua vontade selecionando em seu repertório tipos de canto não compartilhados para cantar quando seu vizinho estiver ouvindo.

Se essa habilidade de modular duelos de canto for verdadeiramente adaptativa, podemos dizer que o sucesso territorial do macho, medido pela duração da posse do território, deveria ser uma função do número de tipos de canto que um macho divide com seus vizinhos. Pardais cantores podem manter seus territórios por até 8 anos, tempo suficiente para que se crie uma comunidade relativamente estável. E, de fato,

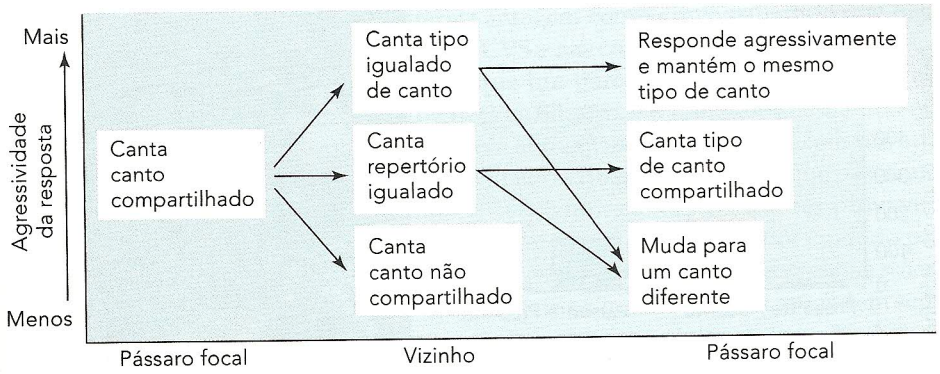


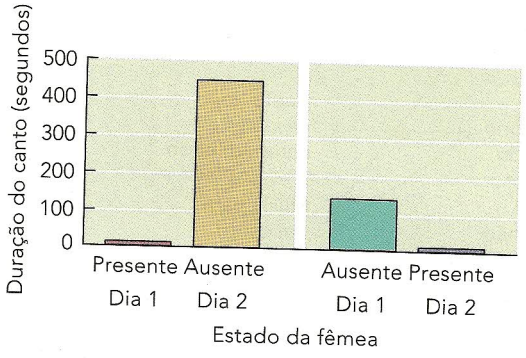
FIGURA 2.26 Igualação de canto e comunicação de intenção agressiva no pardal-cantor. Pardais cantores machos podem controlar o nível do conflito com um vizinho selecionando o que cantar. Quando um macho focal canta a um vizinho rival um canto compartilhado, o vizinho tem três opções: agravar o conflito, manter o conflito no mesmo nível ou amenizar a interação. Da mesma forma, o macho que iniciou o conflito pode usar sua habilidade para escolher entre produzir um tipo de canto igualado, um repertório igualado ou um canto não compartilhado. Os três tipos diferentes de cantos contêm informações sobre a prontidão do emissor de agravar ou neutralizar o encontro agonístico. Adaptada de Beecher e Campbell.[94]

o número de anos durante os quais um macho é capaz de manter o território quase quadriplica à medida que o número de tipos de canto compartilhado com os vizinhos sobe de menos de 5 para mais de 20.[91] Essa descoberta faz uma forte sugestão de que o potencial de formar associações de longo prazo com vizinhos, em comunidades de pardais cantores, favorece a seleção de machos capazes de advertir com exatidão suas intenções agonísticas dirigidas a um indivíduo específico. Se isso for verdade, a aprendizagem e o compartilhamento do canto exibidos pelo pardal-cantor não deveriam ser observados em espécies nas quais machos territoriais vem e vão rapidamente. Nessa circunstância ecológica particular, machos deveriam adquirir características de cantos gerais de sua espécie, facilitando a comunicação com qualquer um de seus coespecíficos e com a espécie como um todo, em vez de desenvolver um dialeto ou um conjunto de tipos de canto compartilhado, característicos de uma população pequena e estável.

Donald Kroodsman e colaboradores testaram essa proposição aproveitando-se da existência de duas populações muito diferentes da corruíra-do-campo *Cistothorus platensis*. Nas Grandes Planícies da América do Norte, machos de corruíra-do-campo são nômades, mudando de um sítio reprodutivo para outro durante todo o verão. Nessa população, não há igualação de cantos e nem de dialetos; em vez disso, os pássaros improvisam variações que ouviram quando eram mais jovens e inventam cantos próprios, inteiramente novos, mas sem deixar de empregar o mesmo padrão geral característico da espécie.[810] Diferente deles, os machos de corruíra-do-campo que vivem na Costa Rica e no Brasil permanecem em seus territórios durante o ano todo. Nessas áreas, se esperaria encontrar igualação de canto e dialetos e, de fato, esses machos proficientes de aprendizagem têm dialetos e cantam como seus vizinhos.[811] Essa diferença dentro da mesma espécie mostra que a aprendizagem e dialetos podem mesmo evoluir quando machos se beneficiam da comunicação específica com outros machos que forem seus vizinhos por um maior período de tempo.

Preferências das fêmeas e aprendizagem do canto

Existem ainda outras hipóteses distais para a aprendizagem do canto, voltadas ao ambiente social determinado pelas fêmeas. Não há dúvidas de que as fêmeas são os receptores-alvo de pelo menos uma parte dos cantos dos pássaros. Um exemplo é o passarinho-de-Cassin (*Carpodacus cassini*) que, se após ter passado um período com uma fêmea, ela desaparecer, aumentará drasticamente o número de cantos que produz e o tempo que permanece cantando, e é quase certo que faz isso como tentativa de recuperar a parceira (Figura 2.27).



Passarinho-de-Cassin

FIGURA 2.27 Evidência de que passarinhos de Cassin machos dirigem seus cantos às fêmeas. Quando o macho é pareado com a fêmea no dia 1, ele canta relativamente pouco. Mas, quando a fêmea é removida no dia 2, o macho investe tempo considerável no canto, presumivelmente para atraí-la de volta. No entanto, se no dia 1 ele for colocado numa caixa sem a fêmea, ele gastará pouco tempo cantando e cantará ainda menos se a fêmea for introduzida na sua caixa, mostrando que é a perda de uma parceira potencial que estimula o macho a cantar. Adaptada de Sockman e colaboradores.[1361]

Mas seria possível que o canto aprendido do passarinho-de-Cassin contribuísse para a habilidade do macho de atrair a fêmea de volta? Imagine uma espécie dividida em subpopulações estáveis. Nessa espécie, é provável que machos de cada grupo possuam genes que tenham sido transmitidos às próximas gerações por machos ancestrais bem-sucedidos. Aprendendo a cantar o dialeto associado ao seu local de nascimento, os machos poderiam anunciar que possuíam os traços bem-adaptados para aquele local específico (e os genes que determinavam esses traços). Fêmeas nascidas naquele local se beneficiariam da preferência por machos que cantassem o dialeto local, porque transmitiriam a seus filhotes a informação genética que promove o desenvolvimento de características adaptadas ao local.[62]

Essa hipótese foi amparada pela descoberta de que machos de tico-tico-da-califórnia que cantavam o dialeto local na região do Passo de Tioga, na Califórnia, eram menos infectados por hemoparasitos do que aqueles que não cantavam dialetos. Isso significa que as fêmeas dessa população teriam potencial para usar a informação do canto para conseguir parceiros saudáveis. E, de fato, machos com cantos que não correspondiam ao dialeto local produziram menos filhotes do que os que cantavam aquele dialeto. Esse resultado é consistente com a hipótese de que fêmeas preferem acasalar com machos que cantam o dialeto local.[909]

Por outro lado, se as preferências da fêmea são programadas de forma a levá-la a acasalar com machos produzidos em suas áreas natais, então fêmeas de tico-tico-da-califórnia deveriam preferir machos com o dialeto que elas ouviam quando eram filhotes – ou seja, o dialeto de seus pais – mas, ao menos em uma população canadense não era isso que as fêmeas faziam.[260] Jovens machos de tico-tico-da-califórnia não estão presos ao dialeto da terra natal, podendo modificá-lo[390] ao mudarem de uma área para outra; portanto, as fêmeas não podem confiar totalmente no dialeto de um macho para identificar seu local de nascimento, nos levando a duvidar da proposição de que a preferência da fêmea pelo canto a possibilita favorecer seus filhotes com o complexo de genes localmente adaptado, ao se acasalar com machos nascidos no local.

Outra versão da hipótese de preferência da fêmea por machos de canto aprendido se baseia na possibilidade de que as fêmeas busquem, nos detalhes aprendidos do canto de um parceiro potencial, informações sobre sua história de desenvolvimento. Se uma fêmea pudesse saber, apenas por ouvir o canto de um macho, que ele é extraordinariamente saudável, ela poderia adquirir um parceiro cujos genes tenham feito um bom trabalho ao longo do seu desenvolvimento, e, por isso, tenha boas características para transmitir a seus filhotes. No diamante-mandarim, por exemplo, machos com cantos mais complexos têm CVS maior do que a média;[4,5] em pardais cantores, machos com maiores repertórios de cantos também têm um CVS maior do que a média, além de estarem em melhores condições, a julgar pelas reservas de gordura relativamente maiores e pelo sistema imunológico aparentemente mais saudável.[1127] Pardais cantores machos com repertórios maiores produzem mais filhos e mais netos,[1210] sugerindo que fêmeas que se acasalam com machos desse tipo devem ser capazes de dotar seus filho-

tes com genes que poderiam lhes conferir vantagem competitiva (supondo que haja um componente hereditário no tamanho do CVS e nas condições físicas).

Uma alternativa para essa hipótese é que um parceiro saudável seja capaz de prover cuidado parental acima da média para os filhotes. No rouxinol-grande-dos-caniços (*Acrocephalus arundinaceus*), filhotes bem alimentados, quando atingem um ano de vida, têm repertórios de canto aprendido maiores do que indivíduos que passaram por algum estresse nutricional no ninho.[1060] Portanto, melhores cantores provavelmente estão em melhor forma, podendo oferecer a seus filhotes melhor cuidado paternal. Esse padrão também foi encontrado na felosa-dos-juncos (*Acrocephalus schoenobaenus*), parente do rouxinol-dos-caniços, espécie na qual os machos aprendem seus repertórios de canto e as fêmeas preferem machos com repertórios maiores. Katherine Buchanan e Clive Catchpole mostraram que esses machos com maior número de cantos levavam mais comida a seus filhotes, que, por sua vez, cresciam mais. Resultado que, com toda certeza, aumenta o sucesso reprodutivo daquelas fêmeas que acham grandes repertórios de canto sexualmente atraentes e selecionam machos capazes de cantar de maneira favorável.[203]

Mas a pergunta continua: por que a escolha da fêmea favorece machos que *aprendem* seus cantos complexos, em vez daqueles que produzem um canto complexo de forma inata, sem componentes aprendidos? Uma hipótese é a de que a aprendizagem vocal seja uma qualidade que dá às fêmeas de pássaros canoros uma pista valiosa sobre a qualidade dos cantores como machos potenciais. Aqui o ponto essencial é que a aprendizagem do canto ocorre em machos muito jovens e que crescem rapidamente. Considerando que crescer rápido é uma tarefa dispendiosa, jovens machos limitados por defeitos genéticos ou estresse nutricional não são capazes de manter o ritmo de crescimento, o que leva a um desenvolvimento subótimo do cérebro. De acordo com essa hipótese, mesmo indivíduos com pequena deficiência cerebral poderiam não ser capazes de atender a demanda da aprendizagem de um canto espécie-específico complexo.[1058]

Essas predições foram testadas em experimentos com escrevedeira-dos-pântanos. Steve Nowicki e seus colaboradores conseguiram controlar a dieta de filhotes machos dessa espécie, criando-os desde muito cedo no laboratório. Um grupo de nove machos (grupo-controle) recebeu tanta comida quanto podia consumir, enquanto outro grupo de sete machos (grupo experimental) recebeu 70% do volume de comida consumido pelo grupo-controle. Durante as duas primeiras semanas, quando os pássaros ainda dependiam totalmente dos criadores para suas refeições, o grupo-controle chegou a pesar aproximadamente um terço a mais do que o experimental, diferença que foi sendo eliminada de modo gradual nas duas semanas seguintes, conforme os pássaros passaram a se alimentar sozinhos de sementes abundantes e larvas de besouro. Ainda que o período de estresse nutricional tenha sido breve, essa condição teve grandes efeitos tanto no desenvolvimento cerebral quanto na aprendizagem do canto (Figura 2.28). Componentes do sistema de canto do grupo experimental privado de comida ficaram significantemente menores do que as regiões equivalentes dos machos do grupo-controle.[1061] De maneira semelhante, em pardais cantores filogeneticamente relacionados a eles, filhotes submetidos a redução alimentar logo após a eclosão desenvolveram CVS menores do que aqueles sem restrição alimentar. Esse efeito apareceu no período de emplumação, mesmo antes das jovens aves começarem a aprender seus cantos.[908] No caso da escrevedeira-dos-pântanos, em comparação com o grupo-controle, aves experimentalmente privadas cantaram cópias pobres de gravações de cantos reproduzidos a ambos os grupos nas suas primeiras semanas em cativeiro.[1061] Esse e outros efeitos de estresse ambiental precoce[1375] sobre a qualidade do canto não foram encontrados por outro grupo de pesquisadores.[538] Se, contudo, aceitarmos esse resultado como indicação da relação entre redução nutricional, estresse, desenvolvimento dos núcleos do canto e aprendizagem do canto, podemos aceitar o argumento de que fêmeas adultas de espécies canoras aprendem algo sobre a história de vida e, portanto, sobre a qualidade de parceiros potenciais, apenas por ouvir seus cantos aprendidos.

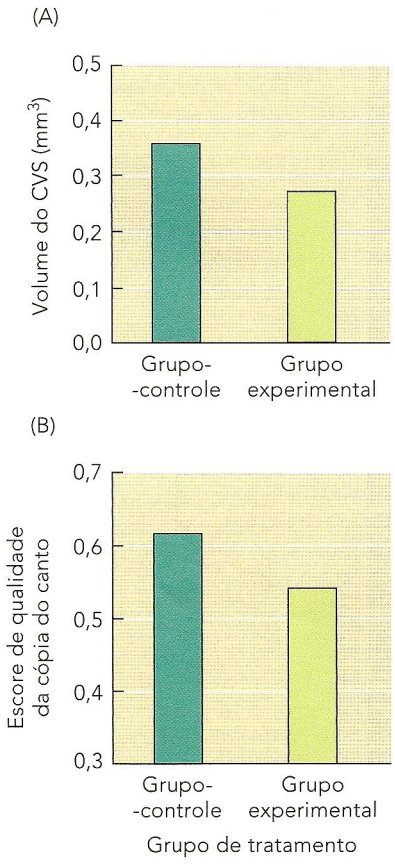


FIGURA 2.28 Estresse nutricional em idade precoce tem efeitos graves (A) no desenvolvimento cerebral, representado pelo volume do CVS, e (B) na aprendizagem do canto, medido pela igualação entre cantos aprendidos e gravações de cantos de tutores. Filhotes de escrevedeira-dos-pântanos foram criados em cativeiro e expostos a gravações de tutores. Por duas semanas, o grupo-controle foi alimentado com a quantidade de alimento que eram capazes de comer, enquanto que ao grupo experimental foi dado apenas 70% dessa quantidade. Adaptada de Nowicki, Searcy e Peters.[1061]

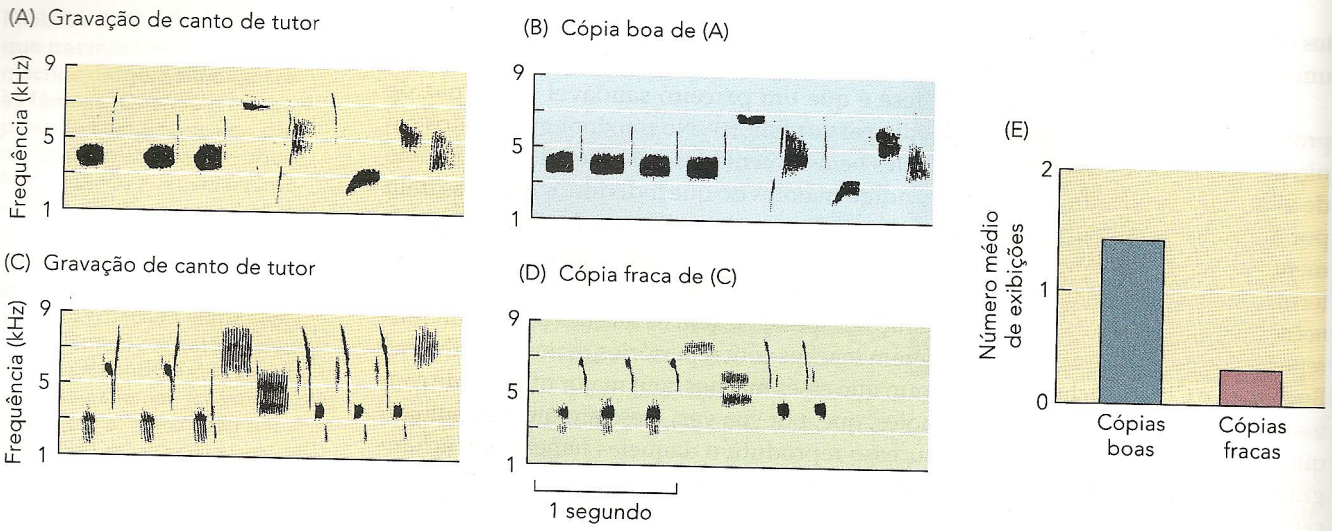


FIGURA 2.29 Número médio de exibições pré-copulatórias realizadas pelas fêmeas de pardais cantores em resposta a gravações de cantos de machos capazes de copiar seus tutores de forma extremamente fiel e de machos com cópias de qualidade inferior. As figuras superiores mostram (A) uma gravação de canto de tutor e (B) uma cópia produzida por macho capaz de copiar uma alta proporção de notas da gravação de canto que ele ouviu; as figuras inferiores mostram (C) uma gravação de canto de tutor (D) fracamente copiada por outro indivíduo. (E) Respostas das fêmeas às cópias boas e fracas. Adaptada de Nowicki, Searcy e Peters.[1062]

Mas as fêmeas de fato prestam atenção à informação sobre qualidade do parceiro potencialmente codificada nos cantos dos machos? Novamente, vem da equipe de Nowicki a evidência que apoia essa ideia, por meio da reprodução de cantos de machos de pardais cantores para as fêmeas em laboratório.[1062] Alguns dos cantos tocados eram cópias mais fiéis de gravações de tutores do que outros obtidos de machos de diferentes habilidades de aprendizagem. Fêmeas de pardais cantores podem ser hormonalmente preparadas para responder a cantos de machos que acham sexualmente estimulantes, usando uma exibição pré-copulatória de elevação da cauda. Cópias mais fiéis dos cantos provocavam significativamente mais exibições pré-copulatórias das fêmeas do que aquelas cópias menos perfeitas (Figura 2.29).

Outro estudo desse tipo com resultados semelhantes envolveu fêmeas de diamante-mandarim com oportunidade de voar a poleiros próximos a alto-falantes que tocavam cantos produzidos por machos estressados ou não estressados que haviam aprendido seus cantos de um mesmo tutor social.[1376] Machos estressados haviam sido privados de comida ou tinham níveis de corticosterona elevados para indução de um estado fisiológico de estresse. O canto dessas aves era mais curto e menos complexo do que o dos machos do grupo-controle (Figura 2.30). Como predito pela hipótese de que fêmeas usam o desempenho de aprendizagem de canto do macho para avaliar sua qualidade como parceiro, a fêmea de diamante-mandarim preferiu voar e pousar em poleiros próximos a alto-falantes que tocavam cantos dos machos do grupo-controle. Esse resultado apoia a ideia de que machos capazes de aprender seus cantos bem e de modo completo serão sexualmente recompensados por parceiras potenciais.

Na mesma linha de raciocínio, o fato de que machos de diamante-mandarim, criados normalmente modificam seu canto na companhia de fêmeas sugere que suas parceiras potenciais preferem cantos mais rápidos e levemente mais estereotipados. Essa hipótese foi testada oferecendo-se a fêmeas de diamante-mandarim a escolha de entrar em dois compartimentos de uma caixa. Um deles ficava mais próximo a um alto-falante que reproduzia um canto de macho do tipo aparentemente preferido (canto "direcionado") e o outro ficava mais próximo de um alto-falante que reproduzia o tipo mais lento e mais variável de canto ("não direcionado") que os machos cantam na ausência da fêmea (Figura 2.31).[1619] As fêmeas passaram mais tempo próximas do

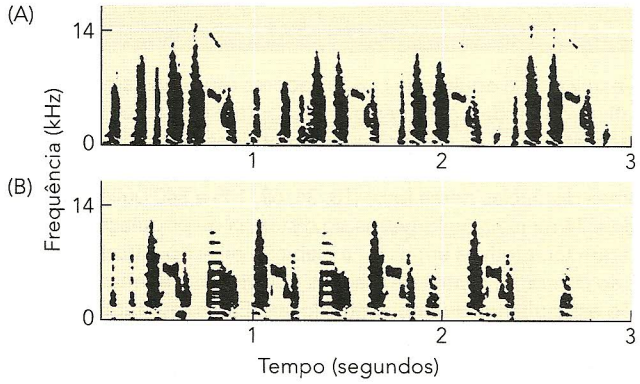
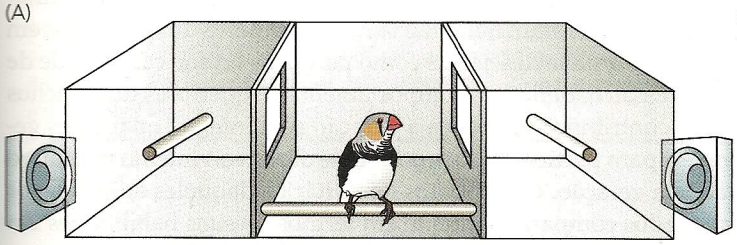


FIGURA 2.30 Influência do estresse sobre a estrutura do canto no diamante-mandarim. (A) O sonograma superior representa cantos produzidos por machos criados sob boas condições. (B) O sonograma inferior representa o canto de machos que se desenvolveram sob estresse induzido pela injeção de corticosterona ou pela criação em regime de escassez de comida. Adaptada de Spencer e colaboradores.[1376]

alto-falante que reproduzia o canto direcionado, fosse de um macho não familiar ou de seu parceiro, do que próximas do alto-falante que reproduzia o canto não direcionado do seu parceiro. Sarah Woolley e Allison Doupe associaram essa preferência às propriedades das células numa parte particular do córtex auditivo do cérebro do diamante-mandarim, o mesopálio caudomedial ou MCM. Quando a fêmea ouve cantos direcionados, muitas células do seu MCM expressam o gene *ZENK* que, como vimos, tem importante papel em vários comportamentos relacionados ao canto em muitos pássaros canoros. Assim, o diamante-mandarim é programado para responder sexualmente a cantos que, presumivelmente, constituem um desafio maior para o macho produzi-lo.

Há ainda outra fêmea de pássaro canoro que, sem dúvida, prefere cantos relativamente difíceis de produzir. Machos de escrevedeira-dos-pântanos produzem um canto trinado (*ver* Figura 2.15). Quanto mais rápido o trinado, mais difícil de produzi-lo, especialmente se os componentes do trinado ocuparem uma faixa relativamente ampla de frequência acústica. As fêmeas são atraídas por machos que cantam próximo ao limite de desempenho máximo.[67] De modo semelhante, fêmeas de canários (um fringilídeo pequeno) preferem machos que cantam em frequência relativamente mais alta (mais agudo), outro desafio fisiológico para os machos.[229] Ao basear suas preferências reprodutivas no desempenho dos machos, as fêmeas na verdade favorecem aqueles que estão provavelmente mais saudáveis e em boas condições, atributos que poderiam torná-los melhores doadores de genes ou melhores cuidadores de filhotes.



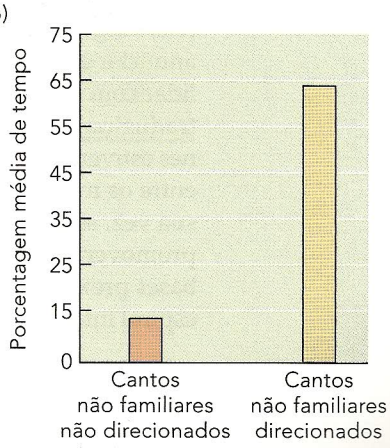


FIGURA 2.31 Medindo a preferência da fêmea por tipos diferentes de cantos de diamante-mandarim. (A) O aparato de teste no qual as fêmeas colocadas no compartimento central podiam escolher passar mais tempo com um dos dois alto-falantes. (B) As fêmeas dirigiam-se com frequência ao alto-falante que reproduzia gravações obtidas de um macho cantando para uma fêmea em vez do que reproduzia gravações de um macho cantando na ausência de uma fêmea. Adaptada de Woolley e Doupe.[1619]

Para discussão

2.6 William Searcy e uma equipe de pesquisadores reproduziram gravações de cantos para fêmeas cativas de pardais cantores que receberam implantes hormonais assim que chegaram ao laboratório.[1298] As gravações foram obtidas de machos de pardais cantores que viviam na população da qual as fêmeas foram retiradas, bem como de machos que viviam a diferentes distâncias desse local (18, 34, 68, 135 e 540 quilômetros). Cantos de machos vivendo a 34 ou mais quilômetros de distância da população das quais as fêmeas vieram não eram tão efetivos em obter a exibição pré-copulatória como cantos de machos locais; ao contrário, cantos de machos que viviam a apenas 18 quilômetros eram sexualmente tão estimulantes quanto cantos locais. Esses resultados têm relevância para mais de uma hipótese distal sobre aprendizagem de canto por machos pardais. Quais são as hipóteses, e qual a importância dessas descobertas para elas?

2.7 Parasitas frequentemente são microscópicos em tamanho, mas têm efeitos negativos enormes nos hospedeiros. Considerando que isso seja verdade para os parasitos de pássaros canoros, que predições podem ser feitas sobre seus efeitos no desempenho do canto dos machos, e como as fêmeas deveriam responder ao canto de machos infectados em oposição a indivíduos não infectados? Verifique suas predições lendo Garamszegi.[517]

Causas proximais e distais são complementares

Revisamos apenas uma pequena parte do que se sabe sobre aprendizagem e dialeto no canto dos pássaros, mas cobrimos o suficiente para ilustrar as associações entre as causas proximais e distais do comportamento. Se queremos entender porque machos de tico-tico-da-califórnia de Marin e de Berkeley produzem cantos de certo modo diferentes, precisamos entender como os mecanismos de controle do canto se desenvolvem. Machos de tico-tico diferem geneticamente de fêmeas, e isso garante que diferentes interações gene-ambiente ocorram nos embriões machos e fêmeas dessa ave. A cascata de efeitos das diferenças na atividade genética e nos produtos proteicos que resultam das interações gene-ambiente afetam o processo de montagem de todas as partes do corpo dos pássaros, incluindo o cérebro e o sistema nervoso. O modo como o cérebro de um macho de tico-tico, com seus subsistemas especiais, responde à experiência depende de como os machos se desenvolvem. Quando ele se torna adulto, possui um sistema de controle do canto, grande e altamente organizado, cujas propriedades fisiológicas o permitem produzir um tipo muito específico de canto. O dialeto aprendido que ele produz é uma manifestação tanto da sua história ontogenética como das regras operacionais do cérebro.

As diferenças proximais entre tico-ticos-da-califórnia que produzem diferenças nos seus dialetos têm uma base evolutiva. No passado, na linhagem que originou o tico-tico-da-califórnia atual, machos diferiam quanto aos sistemas de controle de canto e, portanto, quanto ao comportamento. Algumas dessas diferenças eram hereditárias, e alguns machos com certeza foram hereditariamente melhores do que outros em anunciar a qualidade que os tornava desejáveis como parceiros ou sua capacidade de lidar com machos rivais. Essas habilidades comportamentais superiores dos machos traduziram-se em maior contribuição genética à geração seguinte, na qual esses genes estiveram disponíveis para participar do processo de desenvolvimento interativo entre os membros daquela geração. Os atributos hereditários daqueles animais, por sua vez, serão hoje avaliados comparativamente em termos de suas habilidades em promover sucesso genético no ciclo atual de seleção. Esse processo seletivo une as bases proximais do comportamento com as causas distais ao longo do tempo, numa espiral interminável (Figura 2.32).

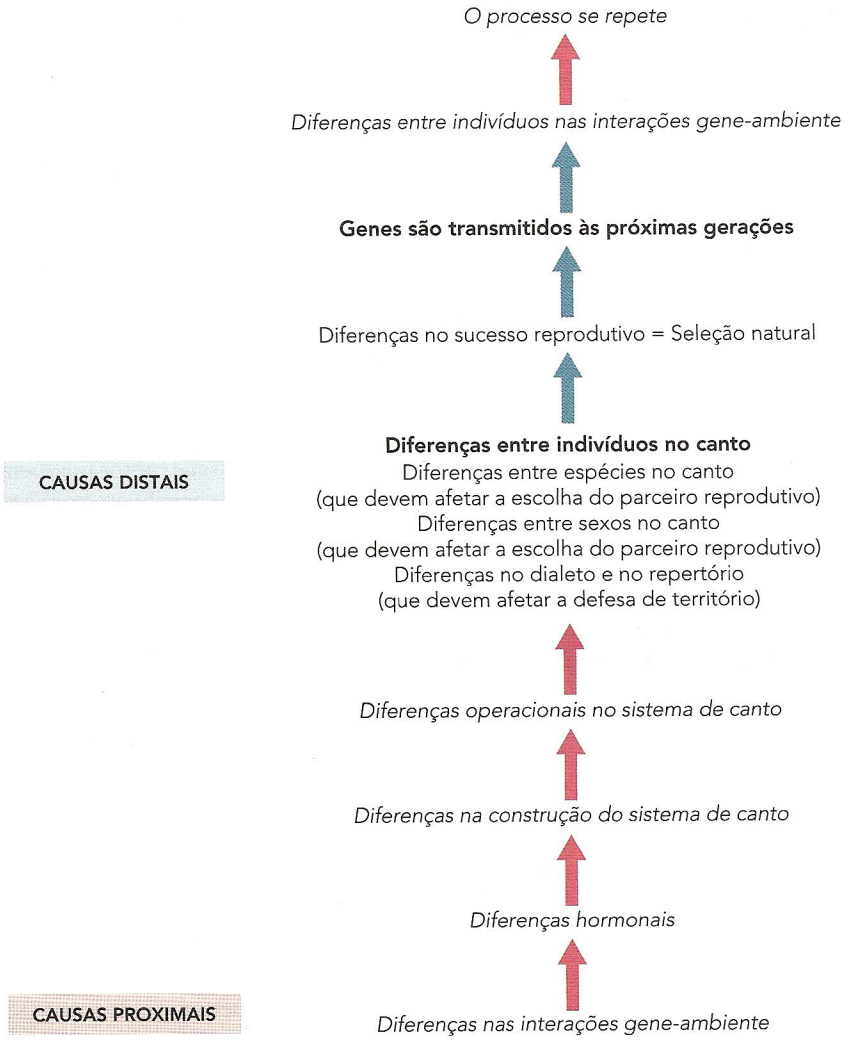


FIGURA 2.32 O que produz as diferenças entre os indivíduos? O desenvolvimento das características de um indivíduo depende das interações entre a informação genética herdada dos pais com nutrientes, substâncias químicas e experiências derivadas do ambiente. Portanto, as diferenças entre indivíduos podem ser causadas por diferenças tanto nos genes como nos ambientes, ou em ambos. As diferenças individuais resultantes dessas causas proximais tem o potencial de afetar a evolução das espécies.

Para discussão

2.8 Que características da aprendizagem da linguagem humana são semelhantes à aprendizagem do canto nas aves? Essas similaridades sugerem algumas hipóteses sobre as bases proximais da aprendizagem da linguagem humana, especialmente nos componentes genéticos e ontogenéticos? Comparações com aves também sugerem hipóteses interessantes sobre valor adaptativo da aprendizagem da linguagem para membros da nossa espécie? Depois de tentar responder a essas questões, visite o *ISI Web of Science*, se estiver disponível na biblioteca do seu colégio ou universidade, e tente achar referências sobre as causas proximais e distais da aprendizagem vocal compartilhadas por aves e humanos. Pode ser útil saber que dentre os autores que escreveram sobre esse assunto estão Peter Marler e Fernando Nottebohm.

Resumo

1. Diferentes espécies de pássaros produzem cantos diferentes, mas, dentro da mesma espécie, indivíduos podem variar na forma como produzem as vocalizações específicas da sua espécie. Essas características dos pássaros canoros podem ser submetidas tanto a análises proximais quanto distais.
2. Alguns pássaros aprendem o canto da sua espécie, o que pode levar a diferenças geográficas no canto produzido por membros de uma mesma espécie. Os processos de desenvolvimento por trás da aprendizagem do canto e da formação de dialeto dependem de entradas de informação genética e ambiental, que incluem as experiências acústicas e sociais dos pássaros, bem como as proteínas e outros constituintes químicos dos seus cérebros e outras partes do corpo.
3. Além de focar em como os mecanismos do comportamento são ajustados durante o desenvolvimento, análises proximais incluem tentativas de entender as regras operacionais desses mecanismos. Pássaros que aprendem seus cantos possuem um sistema de controle de canto elaborado cujos componentes contribuem para a memorização precoce de um ou mais cantos, que serão copiados depois quando os aprendizes começarem a praticar o canto.
4. As causas distais do comportamento também podem ser exploradas em dois níveis. Entender porque alguns pássaros aprendem um dialeto regional pode nos levar a explorar as mudanças históricas ocorridas durante a evolução da aprendizagem vocal em beija-flores, psitacídeos e alguns passeriformes canoros. O outro nível de análise evolutiva da aprendizagem de canto nas aves envolve o estudo de por que essa forma de aquisição do canto foi favorecida pela seleção natural. Existem hoje muitas evidências de que o canto aprendido torna os indivíduos machos de algumas espécies capazes de emitir sinais direcionados a machos rivais coespecíficos, bem como a parceiras potenciais que podem adquirir informação sobre a história de desenvolvimento do indivíduo macho apenas por ouvi-lo cantar bem.
5. No passado, qualquer mecanismo hereditário do canto aprendido que tenha ajudado indivíduos a deixar mais cópias de seus genes teria se tornado mais comum ao longo do tempo, graças à ação da seleção natural. À medida que algumas formas de genes tornam-se mais comuns, certas consequências ontogenéticas predominam sobre outras, levando à transformação, por meio de seleção, do sistema de controle de canto no cérebro daquela espécie de pássaro canoro. Mudanças no mecanismo de controle de canto teriam consequências sobre como um pássaro canoro adquire o canto, que, por sua vez, pode afetar sua habilidade de reprodução. Causas proximais e distais do comportamento estão, portanto, interligadas em um ciclo interminável.

Leitura sugerida

Bird song: Biological Themes and Variations[250] é uma revisão muito agradável de ser lida sobre causas proximais e distais do canto dos pássaros. *Neuroscience of Birdsong* centra-se nos aspectos proximais desse comportamento.[1646] Eliot Brenowitz e Mike Beecher escreveram uma revisão sucinta do que e de como os pássaros aprendem seus cantos, ressaltando o quanto ainda temos para compreender sobre essas diferenças.[171] O livro *The Singing Life of Birds* de Donald Kroodsma é muito recomendado, pois foi escrito para o público em geral, que saberá o quanto pode ser empolgante ouvir e entender o canto dos pássaros.[812]