



Fred. Lencioni
86

Ararajuba

Revista Brasileira de Ornitologia

VOL. 1 — AGOSTO DE 1990

Estudo bioacústico das aves do Brasil: o gênero *Scytalopus*

Jacques M. E. Vielliard

Departamento de Zoologia, Universidade Estadual de Campinas, Caixa Postal 6109, 13081 Campinas, SP, Brasil

Recebido em 16 de março de 1989; aceito em 10 de junho de 1989

ABSTRACT. Bio-acoustic study of Brazilian birds: the genus *Scytalopus*. The history and distribution of the three Brazilian taxa of *Scytalopus* are reviewed, and their vocalizations analyzed. The structure of their songs corroborates their separation at the specific level, shows a process of differentiation in *S. speluncae*, and suggests a derivation of *S. novacapitalis* from *S. speluncae*. In the lack of similar analysis for the Andean species, it is premature to decide if *S. speluncae* and *S. indigoticus* differentiated in sympatry through eto-ecological displacement or originated from different stocks through two colonizations from the Andes. These data agree with Sick's scheme of a southern route of immigration with a secondary dispersal to the Brazilian Plateau, but do not exclude the alternative of a northern colonization with eventually a concomitant isolation of *S. novacapitalis*. It is proposed to unite *S. novacapitalis* in a superspecies with *S. speluncae*.

RESUMO. O histórico e a distribuição dos três taxa brasileiros de *Scytalopus* são revisados e suas vocalizações são analisadas. A estrutura de seus cantos corrobora sua separação ao nível específico, mostra um processo de diferenciação em *S. speluncae* e sugere a derivação de *S. novacapitalis* a partir de *S. speluncae*. Na ausência de uma análise similar para as espécies andinas, é prematuro decidir se *S. speluncae* e *S. indigoticus* diferenciaram-se em simpatria por deslocamento eto-ecológico ou se eles se originaram de diferentes estoques através de duas colonizações a partir dos Andes. Esses dados concordam com o esquema proposto por Sick, de uma via meridional de imigração com uma radiação secundária no Brasil Central, mas não excluem a alternativa de colonização setentrional com, eventualmente, o isolamento concomitante de *S. novacapitalis*. Propomos a inclusão de *S. novacapitalis* numa superespécie com *S. speluncae*.

A mata tropical é difícil de se estudar a fundo; escutam-se, com certeza, as vozes dos animais, grandes e pequenos, que ela abriga, mas é raro conseguirmos avistá-los (Ernst Jünger, *Subtile Jädgen*. Stuttgart, 1969 — Tradução livre).

Quase metade das espécies da pequena e peculiar família Rhinocryptidae pertence ao gênero bem característico *Scytalopus*. Três espécies deste gênero são endêmicas do Sudeste brasileiro e as outras habitam o eixo orográfico que se estende da Costa Rica ao Chile. Essa distribuição descontínua e a descoberta recente de uma dessas espécies (Sick 1958) chamaram a atenção para o problema biogeográfico

da colonização do Sudeste brasileiro por elementos andinos (Sick 1985b). Da mesma forma, as particularidades anatômicas e as características biológicas, tão difíceis de serem estudadas nessas aves, representam um desafio para a ornitologia moderna (Sick 1960). Mesmo com as espécies brasileiras hoje bem caracterizadas (Sick 1985a) e as andinas igualmente bem documentadas, a filogenia da família está ainda por fazer.

Neste trabalho, em homenagem ao Dr. Helmut Sick, pretendemos apresentar uma contribuição nesse sentido, enquanto continuamos reunindo dados sobre as demais espécies brasileiras e vários colegas

pesquisam as espécies chilenas e dos Andes setentrionais. As três espécies brasileiras de *Scytalopus* representam um grupo coerente, pelo menos em relação à sua distribuição, já que a morfologia é muito uniforme no gênero. Nossa análise bioacústica permite definir o limite das espécies e sugerir suas derivações filogenéticas, esclarecendo as relações biogeográficas e evolutivas do grupo avaliado. A descrição detalhada das emissões sonoras dessas espécies pode ser útil também ao ornitólogo de campo, que não teria chance de estudá-las sem conhecer suas vozes.

MATERIAL E MÉTODOS

As informações aqui apresentadas são resultado de observações e gravações feitas na natureza. Por não se tratar de uma pesquisa especificamente orientada, nossos locais de trabalho (figura 1) dependeram das oportunidades surgidas no decorrer de múltiplas expedições científicas e até de aulas práticas. Pela mesma razão, as observações foram feitas em datas isoladas, sendo o material colhido relacionado no texto.

As gravações mencionadas neste artigo foram feitas em fita magnética de rolo a 19 cm/s com gravadores Uher 4000 ou Nagra E rigorosamente aferidos, com parábola ou microfone ultradirecional, e estão depositadas no Arquivo Sonoro Neotropical da UNICAMP, com cópias disponíveis no Laboratory of Natural Sounds da Cornell University (Ithaca, NY, USA). As medições foram feitas por cronometragem (precisão < 0,1 s) ou por análise sonográfica, usando-se um aparelho Voice Identification 700 com filtro de 300 Hz (precisão < 10 ms e 0,1 kHz). As experiências de *play-back*, que consistem em emitir um som previamente gravado, foram realizadas com a gravação original ou com cópias preparadas, em condições equivalentes às da emissão natural.

HISTÓRICO E DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA

Scytalopus speluncae (Ménétrières, 1835). Descrita, como *S. indigoticus*, na década de 1830, que correspondeu à principal fase descritiva da avifauna neotropical, esta espécie foi definida biologicamente somente após os estudos de Sick (1960). Ménétrières, trabalhando no Brasil entre 1822 e 1851, usou a vocalização para achar as espécies mais furtivas, como também *Psilorhamphus guttatus*.

Sua distribuição, ao longo da Mata Atlântica, está restrita no norte às altitudes maiores e não ultrapassa a serra do Caparaó em Minas Gerais, enquanto atinge no extremo sul as últimas colinas do sul do Rio Grande do Sul (Belton 1985:16) e é mencionada em Misiones (Argentina). A localidade-tipo, São João del-Rey (Minas Gerais), destaca-se por sua localização mais interiorana do que todos os outros registros, que se restringem à serra do Mar, exceto no extremo sul. A identidade do tipo, que Sick (1960:170) questionou, foi confirmada por ele (comun. pess. 1986) após reexaminá-lo no Museu de Leningrado. A distribuição da espécie deve ter sido mais ampla antes dos desmatamentos, que reduziram

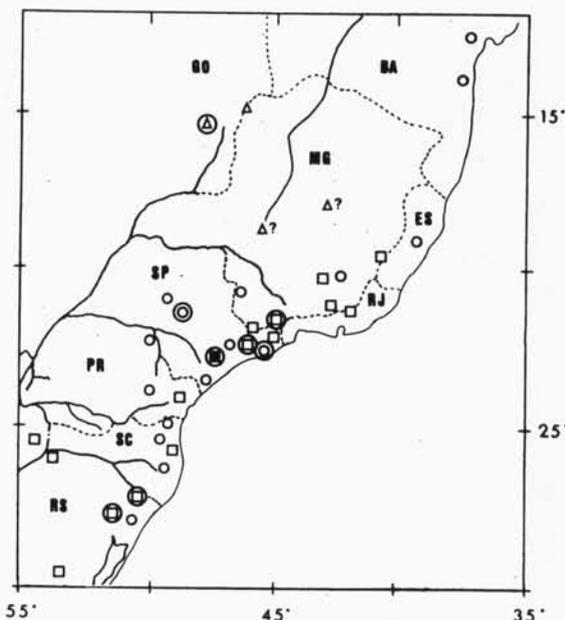


Figura 1. Distribuição geográfica dos *Scytalopus* do Brasil: *S. indigoticus* = círculo; *S. speluncae* = quadrado (ambos = quadrado cheio); *S. novacapitalis* = triângulo; os símbolos assinalados com círculo representam as localidades de gravação.

drasticamente a Mata Atlântica nas suas vertentes ocidentais.

Scytalopus indigoticus (Wied, 1831). O conhecimento desta espécie seguiu um histórico similar ao de *S. speluncae*. Os limites de sua distribuição são conhecidos desde o início deste século, indo da Bahia, através do interior de São Paulo e Paraná e ao longo da serra do Mar, até seus últimos contrafortes no Rio Grande do Sul, mas novas localidades apareceram recentemente graças à identificação do canto. Os registros antigos, inclusive o tipo, coletado perto de Salvador (BA), precisam ser verificados. *S. indigoticus* é capaz de manter-se em pequenas matas remanescentes, como verificamos agora na Reserva do Matão em Lençóis Paulista, perto de Bauru (SP), onde foi coletado em 1901 (Pinto 1938:532).

Scytalopus novacapitalis Sick, 1958. Esta espécie foi descoberta em maio de 1957 por Sick (1958), que a descreveu como subespécie de *S. indigoticus*. O holótipo, um macho adulto, e os dois parátipos foram coletados na "densa mata ciliar do Córrego Fundo" (Sick 1958:128), sobre a qual Brasília foi construída. Reavaliando suas morfologia, voz e distribuição, Sick (1960) deu a *novacapitalis* o status de espécie, que foi aceito por todos os autores ulteriores. Sick, que acompanhou uma comitiva do Museu Nacional, Rio de Janeiro, para realizar a primeira pesquisa científica em Brasília, não usava gravador,

nem redes – apenas o binóculo e a espingarda, e dispunha de apenas uma semana para o serviço de campo em Brasília.

Esses três exemplares, depositados no Museu Nacional, representaram até 1981 todo o material conhecido da espécie. Todavia, em 21 de julho de 1979, A. Negret tinha capturado em rede e taxidermizado uma fêmea “com ovário bem desenvolvido” que ele não conseguiu identificar e enviou-me posteriormente. Entretanto, em 24 de setembro de 1981, redescobri a espécie no mesmo local em que este exemplar foi capturado, a mata ciliar inundada do córrego do Gama na Reserva Ecológica do IBGE, quando ministrava um curso de extensão universitária em bioacústica na Universidade de Brasília a convite do Dr. Cleber Alho. Vale a pena relatar as circunstâncias desta redescoberta, para mostrar como a sorte às vezes se manifesta. Na programação do curso incluí uma aula prática de campo e, de madrugada, uma condução da UnB levou-me com uma dezena de alunos à Reserva; fiz parar o carro na entrada de uma mata ciliar que o caminho cortava e, com o céu clareando, ouvi uma voz desconhecida, logo a gravei e, depois dos alunos, entre os quais A. Negret e P. Antas, terem-se preparado, fiz o *play-back*: um casal de *S. novacapitalis* aproximou-se e foi bem observado por todos. Foram feitas mais gravações e um ou dois outros cantores eram ouvidos nas proximidades. Voltei dois dias mais tarde para fazer novas gravações e observações sobre este mesmo casal.

Esta é a redescoberta à qual se referem várias comunicações posteriores (Negret e Teixeira 1983, Negret e Cavalcanti 1985, Antas 1989). Deixei na época uma cópia da gravação para os ornitólogos locais procurarem a espécie, o que “resultou no [seu] encontro nas matas ciliares do Parque Nacional de Brasília, ainda em 1981” (Antas 1989:146). Ministrando de novo meu curso de bioacústica na UnB em 1986, marquei uma aula de campo no dia 21 de novembro na Reserva do IBGE e, exatamente no local da redescoberta, com o céu clareando, apareceu um indivíduo de *S. novacapitalis*, mas só vimos e gravamos as vozes de um indivíduo excitado e atraído pelo *play-back*: isto sugere que a época de canto já estava encerrada e talvez a fêmea ocupada com a reprodução.

O córrego do Gama é vizinho do córrego Fundo e faz parte, com os ribeiros do Parque Nacional, da bacia do rio Paranoá. O hábitat é a mata ciliar inundada e densa onde este pássaro ocupa o estrato inferior; ele vive entre as samambaias *Blechnum brasiliense* na “sombra profunda que reina nestes mata-gais mesmo em pleno dia” (Sick 1958:18), mas também nas bordas ensolaradas invadidas pela samambaia cosmopolita *Pteridium aquilinum*. Outro habitante deste tipo de mata, o parulídeo endêmico do Brasil Central *Basileuterus leucophrys*, é encontrado

desde o oeste da Bahia (rio das Pedras, perto de Barreiras: Sick e Vielliard, obs. pess. 1974), até o interior de São Paulo. Podia-se então esperar uma distribuição mais ampla de *S. novacapitalis*, mas no próprio Distrito Federal não consegui localizar a espécie na Reserva Biológica das Águas Emendadas, fora da bacia do rio Paranoá e, exceto menções a serem documentadas das serras do Cipó (in Negret e Cavalcanti 1985) e da Canastra (Gonzaga 1984) em Minas Gerais, sua área parecia extremamente restrita e vulnerável até que Antas (1989) a registrou “nas veredas das cabeceiras do rio São Miguel (15° 50'S e 46° [não 16°] 30'W)”, comprovando a ocupação da alta bacia do rio São Francisco.

Conclusões biogeográficas. O grupo das três espécies brasileiras de *Scytalopus* apresenta uma distribuição global quase contínua (figura 1). *S. speluncae* e *S. indigoticus* são parcialmente simpátricos mas não sintópicos, o primeiro ocorrendo em altitudes superiores ou, aonde ambos se encontram (por exemplo na faixa de 800-900 m em Capão Bonito, SP), em sub-bosque mais sombrio. *S. speluncae* tem, em concordância com suas preferências ecológicas, uma distribuição mais limitada ao norte, mais restrita ao longo da serra do Mar entre Rio de Janeiro e Santa Catarina e mais ampla no Rio Grande do Sul, estendendo-se daí para o interior até Misiones (Argentina). A distribuição de *S. indigoticus* estende-se, por altitudes inferiores, mais para o norte, ainda que os registros referentes aos estados do Espírito Santo e da Bahia sejam raros (Sick 1960), mais no interior de São Paulo e Paraná, porém menos ao sul, onde atinge somente o extremo nordeste do Rio Grande do Sul (Belton 1985:16).

Esse tipo de distribuição encontra-se, por exemplo, no gênero *Carpornis* (Cotingidae), com *C. cucullatus* ocorrendo desde as matas de encosta do Espírito Santo até o Rio Grande do Sul e *C. melanocephalus* nas matas de baixada da Bahia até o Paraná. Este par de espécies é obviamente monofilético, com uma possível origem andina, e sua diferenciação inclui um deslocamento ecológico e geográfico paralelo ao observado no caso de *S. speluncae* e *S. indigoticus*. Isto não representa um argumento em favor da origem monofilética desses dois *Scytalopus*, mas indica a possibilidade de ter ocorrido uma especiação *in loco*. A hipótese alternativa seria a de que cada um tivesse sua origem num ancestral andino distinto, com processos de colonização e evolução independentes ou simultâneos. A análise bioacústica poderia fornecer os primeiros argumentos em favor de uma dessas hipóteses.

No caso de *S. novacapitalis*, a alternativa está entre uma origem direta dos Andes ou uma derivação do estoque colonizador do Sudeste brasileiro. Esta segunda hipótese é defendida por Sick (1985 b) com base em evidências paleoclimáticas e florísticas.

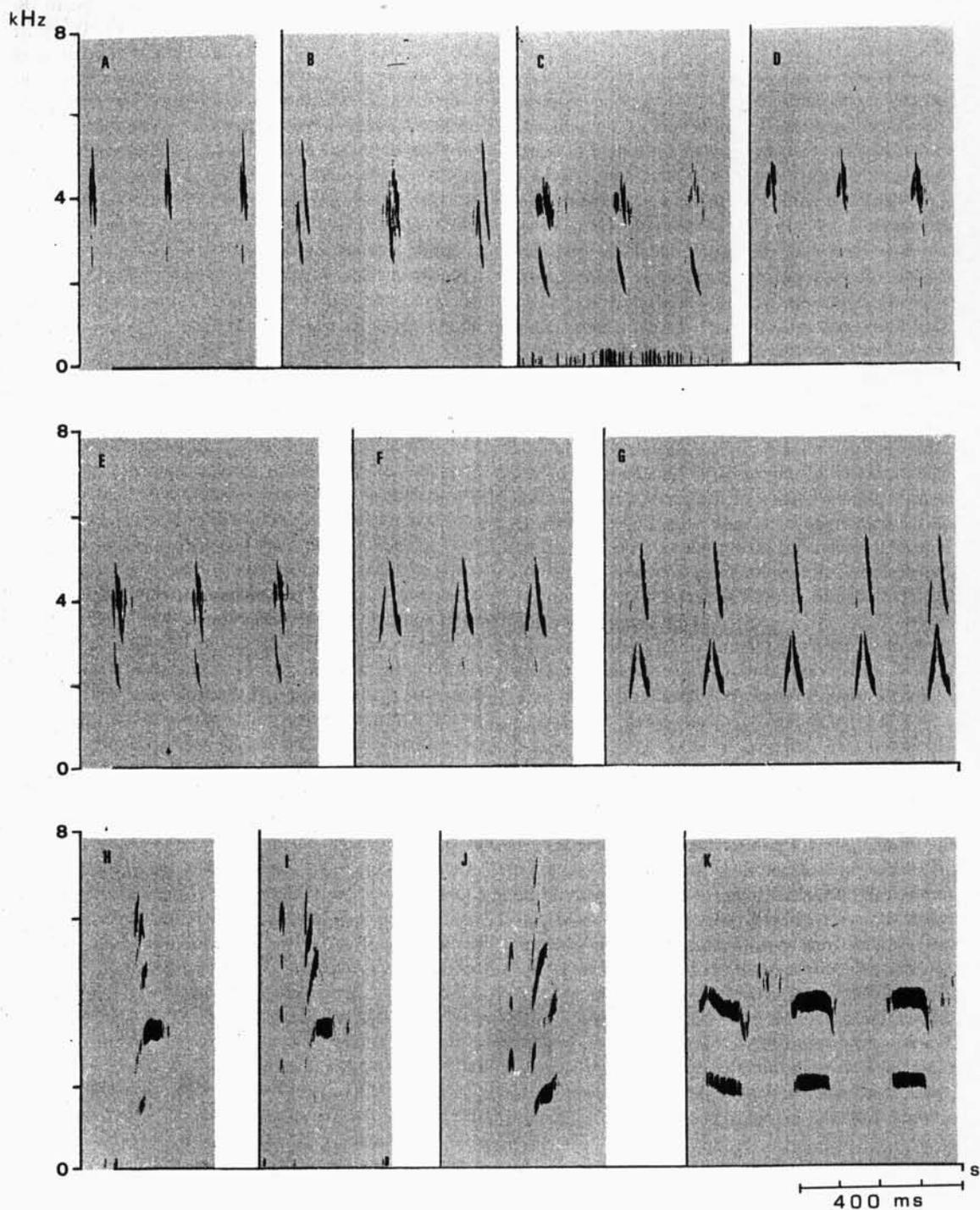


Figura 2. Sonogramas de vozes de *Scytalopus speluncae*: (A) canto, Bom Jesus (RS), 29/11/76 (JV 235/3); (B) canto, Canela (RS), 06/12/76 (JV 241/9); (C) canto, Paranapiacaba (SP), 21/11/81 (JV 467/1); (D) canto, mesmo local, outro indivíduo, 20/11/81 (JV 464/2); (E) canto, Capão Bonito (SP), 22/10/88 (JV 776/6); (F) canto, Itatiaia (RJ), 03/10/73 (JV 11/1); (G) canto, mesmo local, outro indivíduo, 08/04/75 (JV 143/10); (H-J) grito, Canela (RS), 06/12/76 (JV 241/9); (K) grito, Teresópolis (RJ), 24/02/74 (JV 62/12).

A distribuição atual da espécie, alopátrica e relictual, indica uma proximidade geográfica nítida com *S. speluncae* e *S. indigoticus*, sugerindo uma possível especiação por vicariância ecológica em parapatria como no caso de *Embernagra longicauda* (Vielliard 1983). Todavia, a outra hipótese, de uma população testemunha de um processo de colonização do Sudeste brasileiro a partir dos Andes por dispersão através do Brasil Central, precisa ser avaliada, já que tal processo foi identificado em outros grupos animais: as borboletas Heliconiini e Ithomiinae em particular mostram afinidades estreitas entre a Bolívia pré-andina e a serra do Mar (centros "Guaporé"- "Yungas" e "Rio de Janeiro" de Brown 1979:181). Aliás, certas espécies de aves da Mata Atlântica mantêm uma distribuição praticamente contínua através do Brasil centro-meridional até os Andes da Bolívia (por exemplo *Philydor rufus*), enquanto os elementos da avifauna do Sudeste brasileiro de origem mais austral mostram afinidades patagônicas, como *Cinclodes pabsti*. Mesmo uma espécie de campos de altitude como *Schizoeaca moreirae* tem seu parente mais próximo em latitudes inferiores a 20° S nos Andes, ainda que isto não descarte uma dispersão por via mais austral. Existe, portanto, uma alternativa a ser avaliada.

DESCRIÇÃO DAS VOCALIZAÇÕES

Scytalopus speluncae (figura 2). O canto desta espécie chama a atenção pela regularidade da repetição, longa e monótona, de uma nota forte e dura. Esta série de notas ou "frase" tem uma duração muito variável, geralmente de 2 s a 30 s, mas às vezes é interrompida após três ou quatro notas, ou seja 0,5 s a 0,6 s. Quando ligeiramente excitado, por um vizinho ou um breve *play-back*, o cantor emite séries muito mais longas, de mais de 2 min: gravamos uma série de 177,4 s com 958 notas (figura 2A) e outra de 327 s com 1 715 notas (figura 2E). O intervalo entre as séries é, durante o período de canto, curto: 0,4 s a 8,2 s, geralmente em torno de 2 s; após a série contínua de 327 s, o cantor reiniciou seu canto após um intervalo de 1,8 s. A intensidade é alta (82-85 dB a 1 m) e o cantor faz um esforço violento ao emitir cada nota. As primeiras notas das séries são mais fracas e com intervalos ligeiramente menores: o cantor dá a impressão de aquecer-se, mas isto se faz em menos de 1 s.

Quando o cantor é mais excitado, por um *play-back* insistente, ele procura a fonte em silêncio, deslocando-se devagar a pé, no chão, pulando às vezes num galho caído, geralmente agachando-se para passar por baixo da vegetação rasteira, até chegar muito perto do observador, várias vezes tão desinibido que subiu em meus sapatos. Com o contato visual frustrado, ele volta ao local inicial de canto, on-

de posteriormente reinicia suas séries de notas. Ele canta empoleirado num tronco caído ou ramo horizontal baixo, às vezes até 1,5 m do chão.

O ritmo de emissão é extremamente regular. Ele é rigorosamente mantido por cada cantor e não varia após excitação pelo *play-back*; no indivíduo que cantou sem interrupção durante mais de 5 min, medimos o ritmo por períodos sucessivos de 10 s: a variação foi inferior a 1%, exceto nos primeiros 10 s, durante toda a série; sete outras séries espontâneas deste indivíduo tinham o mesmo ritmo com variação de $\pm 2\%$. Isto quer dizer que o ritmo é bem definido individualmente e é independente do nível de excitação; calculamos o número médio de notas por segundo nas gravações dos sete cantores ilustrados na figura 2: 5,2 $\pm 0,1$ para A, 4,7 $\pm 0,2$ para B, 5,4 $\pm 0,1$ para C, 5,6 $\pm 0,05$ para D, 5,3 $\pm 0,1$ para E, 5,6 $\pm 0,2$ para F, 5,4 $\pm 0,1$ para G.

A análise sonográfica mostra que a estrutura da nota também não muda após excitação por *play-back*, mas existem pequenas variações durante uma mesma série, ainda que isto seja devido em parte às condições de propagação, alteradas particularmente pela orientação da cabeça, que a ave gira durante o canto (ver figura 2C, terceira nota), ou às condições de emissão, quando o esforço exagerado do cantor excitado provoca alterações do timbre (ver figura 2B, segunda nota). Esta análise, porém, evidenciou uma variação populacional. Nos cantos de cinco indivíduos gravados de Paranapiacaba (SP) até Canela (RS) cada nota é extremamente breve (20 ms a 60 ms, figura 2A-E) e com estrutura complexa onde domina uma modulação descendente de frequência, enquanto os cantos de dois indivíduos gravados em Itatiaia (RJ) mostram notas um pouco mais longas (ca. 70 ms, figura 2F-G) com uma estrutura mais nítida de modulação de frequência ascendente-descendente. Em todos os casos há uma estrutura harmônica, composta do fundamental (F), às vezes pouco aparente (figura 2A, D, F) e outras vezes até dominante (figura 2C, G), e do harmônico de segunda ordem (H2), geralmente com maior intensidade. A amplitude da modulação de frequência é variável e difícil de medir por tratar-se de variações extremamente rápidas e pelo fato da energia passar do fundamental ao harmônico quando a frequência diminui; os valores (sempre referidos ao fundamental) situam-se entre 1,7 kHz e 4,8 kHz, mas a faixa de maior energia (inclusive o H2, cujas frequências seriam teoricamente de 3,4 kHz a 9,6 kHz) é mais reduzida, entre 2 kHz e 5 kHz. Este fenômeno explica-se bem pelo modelo proposto por Greenewalt (1968:cap.10) sobre a formação dos harmônicos na siringe em função da frequência do fundamental; assim a estrutura complexa observada na nota do canto de *S. speluncae* é determinada intrinsecamente.

Desta maneira, a estrutura da nota pode ser mantida com um mínimo de variação por um indiví-

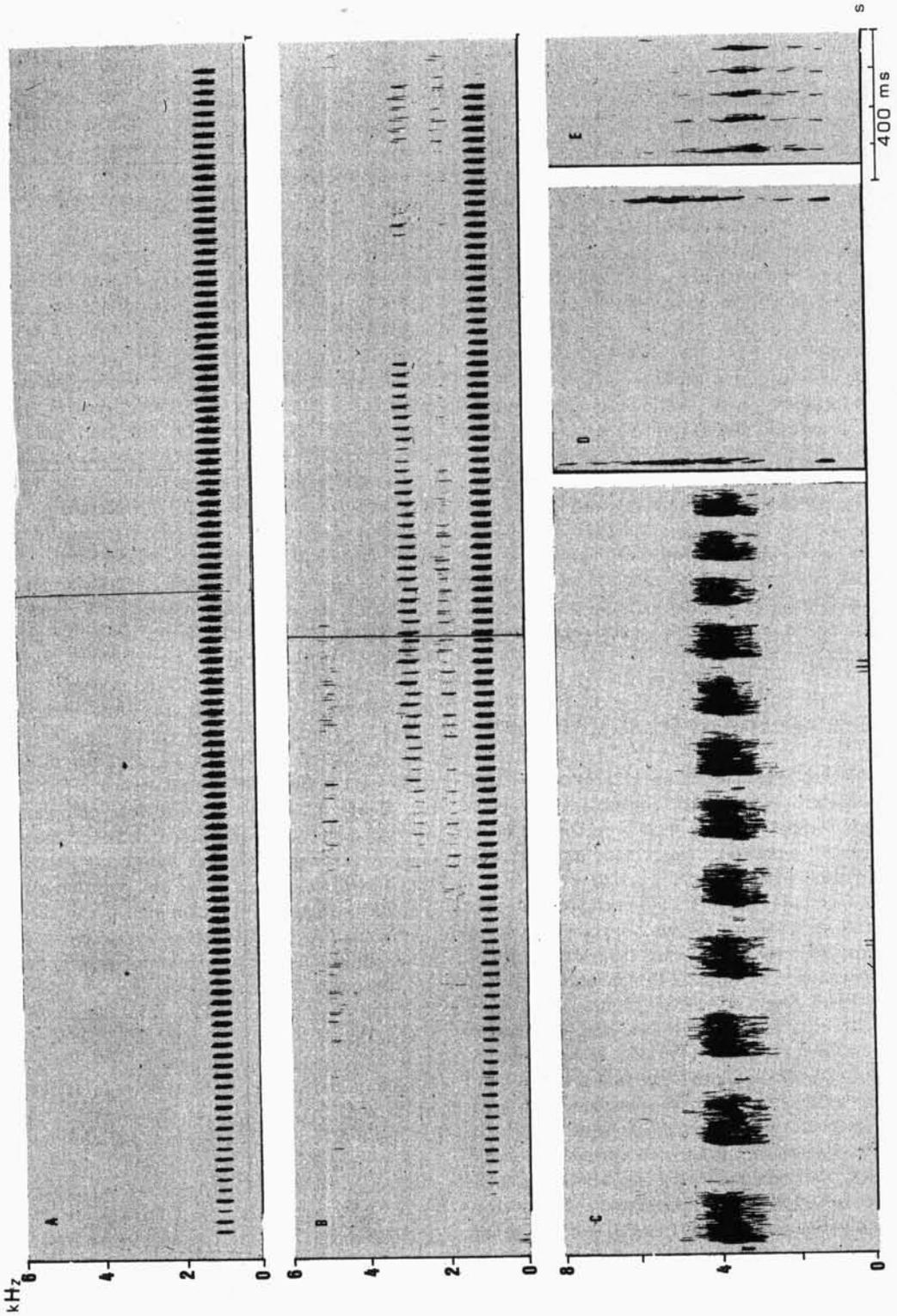


Figura 3. Sonogramas de vozes de *Scytalopus indigoticus*: (A) canto (1 frase), Lençóis Paulista (SP), 18/06/85 (JV 603/2); (B) canto (1 frase), mesmo local, outro indivíduo, 27/02/85 (JV 584/8); (C) grito de contato (porção central = notas 5 a 16), mesmo local, 07/08/84 (JV 538/3); (D) grito de alarme (notas isoladas), mesmo local, 21/08/87 (JV 697/1); (E) grito de alarme (trinado), mesmo local, 22/01/88 (JV 730/5).

duo e pode variar entre os indivíduos sem modificar a informação específica nem as qualidades de propagação. Esta estrutura possibilita o reconhecimento individual, que precisaria ser testado nesta espécie, assim como as variações populacionais que nossas gravações sugerem existir na serra da Mantiqueira. A estrutura particular das notas dos cantos dos dois indivíduos que gravamos no Itatiaia (figura 2F-G) é derivada da estrutura das notas emitidas por indivíduos do Sul e mostra uma variação individual equivalente, mas poderia também corresponder a um estágio inicial de especiação. Outras gravações, particularmente de Campos do Jordão (SP) e do Caparaó (MG), são necessárias para avaliar o fenômeno. Nossa hipótese é que, enquanto a distribuição de *S. speluncae* é praticamente contínua no Sul, ao norte do vale do rio Paraíba do Sul suas populações são isoladas e de colonização mais recente, preservando o efeito de fundador na estrutura peculiar da nota.

Diversos gritos foram transcritos por Sick (1960:164, 1985a:540). O grito de alarme, que Sick (1960) transcreve por *ih* e que anotamos como *tuit* ou *ti-uit*, é uma nota complexa, única (figura 2H) ou dupla (figura 2I e J); sua estrutura harmônica é rica, com harmônicos de segunda a quinta ordem; o fundamental, que pode ser (J) ou não (I) a frequência dominante, é modulado de 1,2 kHz a 2,2 kHz; a nota é curta, com duração de aproximadamente 80 ms, e pode ser precedida de um som muito breve (< 20 ms) que apesar de uma rápida modulação ascendente-descendente soa como um ataque brusco; nessas notas duplas, o intervalo entre os dois sons é da ordem de 40 ms.

Um segundo tipo de grito de alarme é descrito por Sick (1960) como *ih-ih*. Segundo a gravação que fiz com o próprio Sick (figura 2K), sem que avistássemos a ave, sua sonoridade corresponde bem a essa onomatopéia, mas sua estrutura é bem diferente da do grito anterior. São duas ou, às vezes, três notas iguais (a primeira raramente com modulação diferente, como no exemplo apresentado), com duração de 100 ms, intervalo de 120 ms, modulação fraca em torno de 2 kHz e formação de H2; o timbre resultante é parecido com o do grito anterior, mas soa mais suave.

Sick (1960, 1985a) registrou dois outros tipos de gritos: um "*birrät*" de excitação e um "*gwia*" ou "*gwrihäh*", eventualmente repetido três ou quatro vezes, de contato, mas, na ausência de gravações, não é possível analisar suas estruturas.

Scytalopus indigoticus (figura 3). O canto desta espécie foi confundido até recentemente com o de um anfibio. O primeiro a identificar esta voz foi F. Silva, que chamou a minha atenção para isso. Eu já tinha gravado este som, mas foi graças a esta informação que consegui observar *S. indigoticus* cantando e verificar sua reação ao *play-back*. Como a espécie

anterior e a maioria das aves de mata, *S. indigoticus* canta escondido e reage ao *play-back* com uma demorada procura da fonte em silêncio: fica assim difícil saber se a ave que está se deslocando, às vezes muito perto do observador, é aquela que cantava anteriormente; pode passar 20 minutos antes que o cantor volte a seu posto, geralmente fora de nosso campo visual, para reiniciar suas vocalizações. No caso de *S. indigoticus*, um outro fator contribui para enganar os ornitólogos: o grito de contato era tomado, devido à sua elaborada estrutura, pelo canto. O verdadeiro canto, de fato, assemelha-se tanto ao canto do sapo-de-chifre *Proceratophrys boiei* (sonograma in Weygoldt e Peixoto 1985: figura 5), que consegui resposta vocal deste sapo ao *play-back* do canto de *S. indigoticus*; a sonoridade é muito semelhante, mas a frase do sapo é mais curta e repetida várias vezes a intervalos breves. *P. boiei* é uma espécie da Mata Atlântica de Pernambuco até Santa Catarina (Frost 1985:338) e avança pelas matas do planalto paulista; ela é simpátrica com *S. indigoticus* na quase totalidade da área desta ave e foi encontrada em sintopia com ela em Capão Bonito (SP).

A frase é formada pela repetição de notas simples (figura 3A). Cada nota assemelha-se a um pseudopulso pela duração breve, em torno de 15 ms, mas parece sofrer uma pequena e rápida modulação de frequência ascendente-descendente. Pela reverberação na vegetação, as notas aparecem às vezes pouco separadas. Num cantor registramos uma estrutura harmônica das notas, com formação ligeira de H2 e H3 (figura 3B). A estrutura das notas não varia, exceto em intensidade, ao longo da frase. A frase começa com notas fracas que atingem sua plena intensidade em pouco mais de 0,5 s. A intensidade varia pouco durante o resto da frase, aumentando ligeiramente em geral perto do fim, que é sempre abrupto. A intensidade foi medida somente em duas ocasiões, já que é difícil avistar a ave durante seu canto: os valores foram em torno de 72 dB para um cantor e de 80 dB para o outro; mais medidas são necessárias, já que esses valores são bastante diferentes e dependem em boa parte da orientação do cantor. A intensidade deste canto é relativamente baixa e não muda nitidamente com o nível de excitação, mas a propagação é boa mesmo na vegetação densa por ser a frequência baixa; assim, ouve-se o canto a algumas centenas de metros. Frequentemente, um ou dois vizinhos respondem e a atividade de canto é contagiante. Apesar de termos ouvido o canto em todos os meses do ano durante nossas visitas mensais em Lençóis Paulista, a frequência de emissão é muito variável, com um aumento nítido de maio a julho, quando parece haver uma demarcação dos territórios para a futura reprodução, uma parada quase total em dezembro e janeiro, quando os cuidados à prole devem ocupar os adultos, e um pequeno aumento em fevereiro, depois da reprodução.

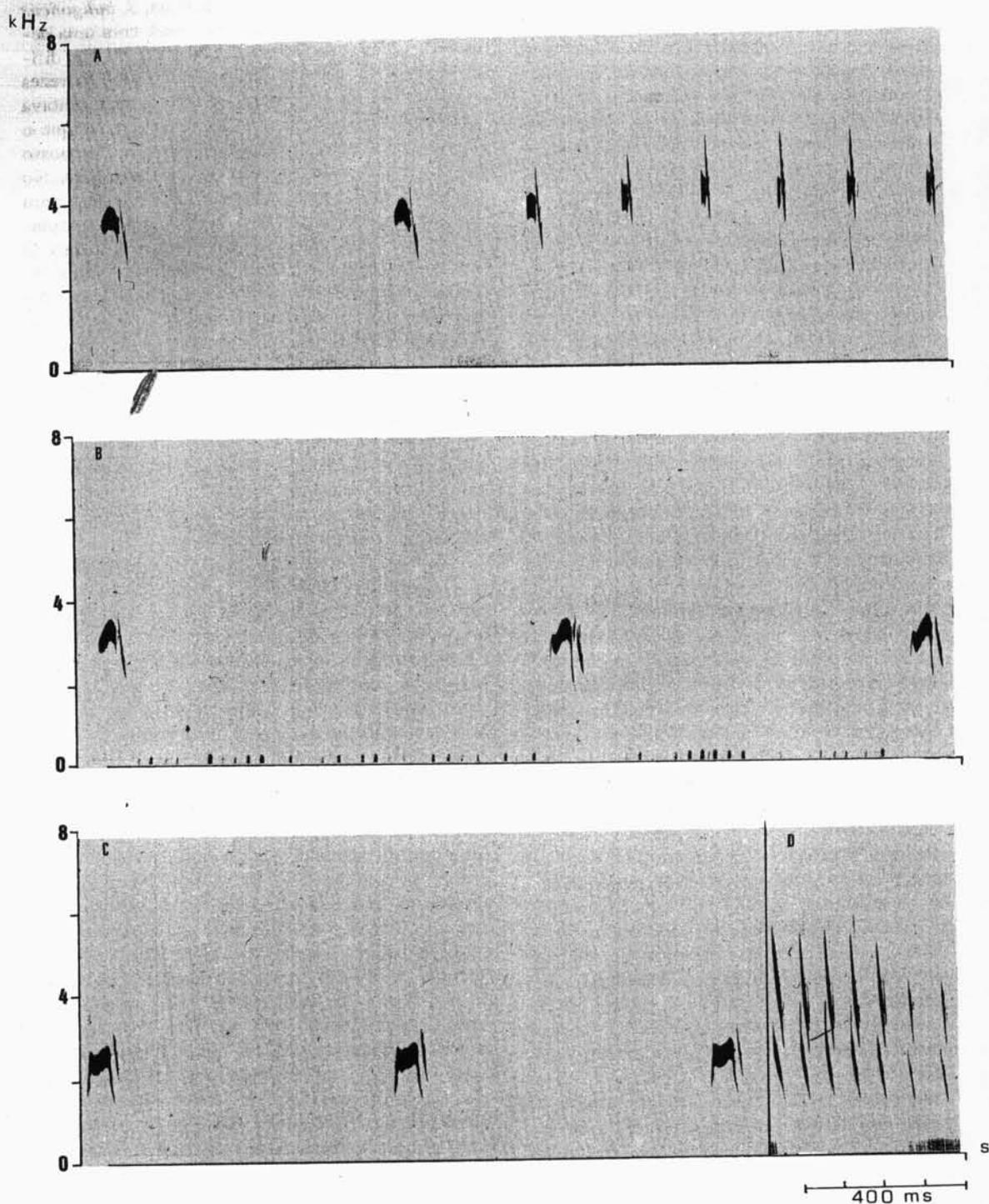


Figura 4. Sonogramas de vozes de *Scytalopus novacapitalis*: (A) canto (transição com final trinado), Brasília (DF), 26/09/81 (JV 459/3); (B) canto (porção = notas 7 a 9), mesmo local e provavelmente mesmo indivíduo, 24/09/81 (JV 457/7); (C) canto (porção com 3 notas), mesmo local, 21/11/86 (JV 672/1); (D) grito de alarme, mesmo indivíduo que B.

A emissão do canto consiste na repetição de algumas, até pouco mais de doze frases, com interrupção de geralmente 10 a 30 minutos ou em torno de 30 s, quando a atividade de canto é mais intensa.

O intervalo medido entre as frases varia bastante, mesmo durante uma mesma série, mas não claramente após excitação por *play-back*. Medimos os intervalos em sete cantores; as médias (com valores extremos e número de medidas) foram: 4,7 s (3,7-6,3 s; n=8), 6,1 s (4,6-7,0 s; n=18), 6,3 s (5,3-8,2 s; n=12), 7,0 s (6,1-9,0 s; n=9), 7,6 s (5,4-10,7 s; n=17), 8,0 s (5,9-12,4 s; n=14) e 8,7 s (7,1-10,3 s; n=6). A variação do intervalo é de 50% a 100% tanto entre as médias quanto entre os valores individuais. A organização temporal das frases é então bem imprecisa. A duração da frase também é variável; nestes mesmos sete cantores medimos as médias (com valores extremos e número de medidas) seguintes: 2,8 s (2,4-3,8 s; n=10), 2,8 s (2,5-3,2 s; n=18), 2,8 s (2,6-3,1 s; n=11), 2,9 s (2,5-3,4 s; n=14), 3,0 s (1,9-3,6 s; n=16), 3,0 s (2,7-3,4 s; n=22), 3,2 s (3,1-3,3 s; n=3). A variação também é importante e não mostra algum padrão comportamental ou individual; aliás, em termos de comunicação, a duração da frase não pode ser usada como um parâmetro útil, já que o início, muito fraco, não é percebido a distância e somente sua ordem de grandeza, em torno de 3 s, é significativa. Além disso, este valor pode ser alterado, seja quando a frase é interrompida por fator externo, como a queda de um galho, seja durante disputa territorial, quando dois cantores entram em contato visual.

Procurando os parâmetros úteis na comunicação, verificamos que a frequência média das notas, bastante constante em torno de $1,0 \pm 0,1$ kHz, é altamente característica entre as aves por seu valor baixo e que a estrutura simples das notas junto com seu ritmo produz uma sonoridade também típica. O ritmo de emissão das notas durante a frase é muito regular e, sendo elevado, produz uma modulação de amplitude audível. Medimos este ritmo com precisão em sonogramas; dois cantores, com três medidas para cada, tiveram um ritmo de respectivamente $34,8 \pm 0,1$ Hz (notas por segundo) e $34,4 \pm 0,2$ Hz, e três outros cantores, cada um com uma única medida, deram os valores de 32,6 Hz, 33,8 Hz e 35,5 Hz. A variação está na ordem de 10%, o que é baixo para uma frequência e, de fato, a impressão auditiva é a de extrema regularidade. Com esses valores, uma frase é composta de um número variável de notas conforme sua duração, tipicamente entre 90 e 120 notas.

O grito de contato (figura 3C) é uma longa (até mais de 10 s) seqüência de sons chiados ("tche") que "começa pausadamente, depois acelera e termina tremulante" (Sick 1985a: 540). Como se verifica no sonograma, aqui apresentando somente a parte central da seqüência, as notas são progressivamente

mais curtas e menos espaçadas; a parte final é mais constante em timbre, variando em intensidade e duração (1 s a 4 s em geral). Durante a seqüência, a estrutura das notas não muda; é um chiado, isto é, um som sem estrutura melódica nítida, um "barulho" de frequências não definidas numa faixa entre aproximadamente 2,4 kHz e 4,8 kHz. A sonoridade, como o ritmo deste grito, justificam o apelido de "trenzinho" que ouvi ser dado à espécie. Este grito é bem particular tanto por essa estrutura elaborada, quanto por sua função de contato específico. Sua emissão, ao longo do ano, é esporádica, sendo ouvida mais facilmente quando o observador cruza o caminho de uma destas aves; geralmente este grito é respondido por outro indivíduo, vizinho, talvez o parceiro, mas ele raramente é repetido; seu *play-back* pode provocar uma taxa direta na direção da fonte, ultrapassando-a, resposta bem diferente da obtida com o canto, e pode provocar também a emissão do canto.

O grito de alarme (figura 3D) é um som breve (ca. 20 ms), fraco e parecendo um pseudopulso ("tec") apesar do sonograma indicar uma modulação rapidamente descendente com formação de harmônicos pouco nítidos; a faixa de frequências abrangidas é ampla e variável (de menos de 1 kHz a mais de 5 kHz), o que, junto a sua curta duração, produz uma sonoridade de pulso. Este grito é emitido a intervalos variáveis, da ordem de 1 s, por longos períodos (até alguns minutos) quando a ave está ligeiramente alarmada pela presença do observador. Quando a ave fica mais irrequieta, ela emite este mesmo som em séries mais apressadas (intervalos de ca. 70 ms) de 5 a 11 notas (figura 3E). Esses gritos são ouvidos somente a curta distância, enquanto o grito de contato tem longo alcance.

Scytalopus novacapitalis (figura 4). Ao contar sua descoberta, Sick (1960:172) explica que, se ele pensou em *Microcerculus*, cuja ocorrência no Brasil Central teria sido mais lógica, quando avistou pela primeira vez a ave na escuridão do sub-bosque, logo que ouviu o canto lembrou-se de *Scytalopus*. Foi também minha reação imediata quando encontrei a espécie. Aliás na descrição original, Sick (1958:15) escreve: "feita a comparação morfológica resolvi reunir *novacapitalis* com *indigoticus*", mas conta que o "seu canto [...] lembrava logo a *S. speluncae*" e, avaliando ulteriormente a voz, usou este argumento para dar a *novacapitalis* o nível de espécie (Sick 1960:170).

Assim, procuramos esclarecer pela análise bioacústica a posição filogenética do táxon. O canto, "seqüência [...] prolongada (10 a 20 s) de monótonos chat ...chet..., terminando num trêmulo" (Sick 1985a:541) ou melhor "estrofe comprida como chat-chat-chet-chet..., rouco e indolentemente repetido" (Sick 1958:17), é uma série de notas repetidas como em muitos outros Rhinocryptidae.

Esta série contém até umas 30 notas quando o cantor não é excitado por vizinho ou *play-back*, mas continua sem interrupção por até mais de 575 notas quando o cantor está ligeiramente excitado. Com maior excitação, o cantor termina a série, mais curta (6 a 62 notas), com um trêmulo.

A estrutura da nota do canto é bastante complexa e um pouco variável (figura 4B, C): começa com uma modulação rapidamente ascendente, continua na maior parte da sua duração com uma modulação lenta e variável e termina com uma rápida modulação descendente; no fim desta modulação, num fenómeno equivalente ao observado na nota do canto de *S. speluncae*, o fundamental, que era a única frequência aparente desde o início da nota, é substituído pelo H2. A frequência varia de 1,6 kHz até o plateau em torno de 2,5-3,1 kHz para voltar ao valor inicial e até valores mais baixos considerando o fato de referir-se ao H2 (assim o valor teórico do fundamental no fim da nota pode atingir 0,8 kHz). Existe uma variação nítida na forma da modulação e consequentemente na tonalidade da nota entre os indivíduos, mas esses mostram também uma certa variabilidade durante uma mesma série ou quando excitados. A duração da nota é de 80-90 ms. A intensidade é alta: os valores medidos durante duas estrofes longas do mesmo indivíduo foram de 89 ± 3 dB e 90 ± 2 dB, as variações sendo devidas principalmente à movimentação da ave durante o canto; assim as medidas maiores, de 92 dB, correspondem ao valor padronizado da intensidade, que é particularmente alta para uma ave.

O ritmo de emissão desta série é "indolente", em torno de 1 nota por segundo, e apresenta algumas hesitações que quebram um pouco sua regularidade. Medimos o número médio de notas por segundo, ou ritmo em Hz, em várias seqüências de quatro cantores: 1,0 Hz passando por 1,2 Hz após *play-back* (médias de oito séries); 1,2 Hz em três séries após *play-back*; $1,00 \pm 0,02$ Hz (três séries de 50, 100 e 170 notas) e 1,09 Hz (uma série de 40 notas) para dois cantores espontâneos. Na série gravada de 575 notas, que totaliza o recorde de no mínimo (o início faltando) 8 min 3 s para uma estrofe sem interrupção, medimos o ritmo por períodos sucessivos de 10 notas para determinar a variação: 1,14 Hz a 1,28 Hz ou $\pm 6\%$; nesta seqüência, como em outras, a maioria das variações entre intervalos sucessivos é inferior a 2%.

A organização temporal deste canto é semelhante à do canto de *S. speluncae*, porém num ritmo bem mais lento e menos regular. *S. novacapitalis* difere também por ser o único Rhinocryptidae conhecido que apresenta uma variante no final do canto quando provocado; este "canto de briga" começa como o canto, a não ser pelo ritmo um pouco mais rápido, e termina com uma espécie de trinado formado de 37 a 41 notas breves num ritmo médio de

5,6 Hz a 9,8 Hz com uma duração total de 4,1 s a 7,2 s (quatro medidas). Esta estrutura, assim como o contexto comportamental, indicam uma função agressiva.

As notas do trinado têm sua estrutura derivada das notas do canto e observam-se (figura 4A) notas intermediárias na série: a parte inicial da nota é reduzida até ficar somente a modulação descendente final, que é progressivamente ampliada; o H2 é reforçado e o H3 aparece às vezes, a energia sonora global sendo distribuída numa ampla faixa de frequências (até entre 2 kHz e 6 kHz). A impressão auditiva desta nota breve (20 ms a 30 ms) é a de um pseudo-pulso e o final soa como um trinado seco e bem destacado.

O canto é emitido desde o fim da madrugada e ao longo do dia, com variações a serem documentadas em função do ciclo reprodutivo. Para cantar, o macho sobe na vegetação até 2 m de altura e movimenta-se, às vezes bem a descoberto, enquanto emite sua estrofe; ao *play-back*, a taxa é forte mas breve e o cantor responde em seguida sem voltar a seu posto inicial. Este comportamento de canto difere do dos outros *Scytalopus* e lembra um pouco *Psilorhamphus*, mas pode ser considerado como simples adaptação às condições ambientais. Também ao contrário dos outros *Scytalopus*, a fêmea de *S. novacapitalis* canta e acompanha o macho durante a defesa territorial. O canto da fêmea, mal gravado por ela manter-se mais afastada, é parecido com o do macho, porém com séries mais curtas, sem trinado final, e notas mais fracas e aparentemente mais agudas ("wit..." *fide* Sick 1985a:541). A cada nota, o cantor mostra um esforço visível com um movimento brusco da cabeça levantada.

A intensidade alta e o ritmo lento do canto correspondem às condições de propagação sonora, reduzida pela densa vegetação, e às necessidades de alcance, aumentadas pela forma alongada dos territórios em mata de galeria.

O único grito conhecido é o alarme (figura 4D), "um grasnar forte que soa como *tsché-te-te*" (Sick 1958:17). Consiste num trinado rápido de seis ou sete, às vezes oito, notas de intensidade decrescente. A estrutura dessas notas breves (20 ms a 30 ms) mostra uma rápida modulação descendente e uma nítida composição harmônica; o fundamental é modulado aproximadamente de 3,5 kHz a 1,4 kHz, o H2 é presente abaixo de 5,6 kHz e o H3 aparece fracamente em torno de 6 kHz. Trata-se de um pseudopulso, bastante semelhante às notas do trinado final do canto e às dos gritos dos outros *Scytalopus*, que são também pseudopulsos, mas os detalhes de estrutura são diferentes e não permitem estabelecer derivações.

A semelhança entre as notas homólogas de *S. novacapitalis* e *S. speluncae* é notável, sendo muito grande entre certos indivíduos da população princi-

pal de *S. speluncae* (figura 2A, D, E) e as notas do trinado final de *S. novacapitalis* (figura 4A). Como existem intermediários entre as notas do canto de *S. novacapitalis* e variações individuais e populacionais em *S. speluncae* parece possível admitir a derivação da estrutura de todas essas notas que, então, teriam uma origem comum.

Outras espécies de *Scytalopus*.

Comentamos a seguir as informações disponíveis na literatura sobre as vocalizações de *Scytalopus*. Vocalizações de quase todos os taxa, inclusive de *S. macropus*, das quais não existe descrição, foram gravadas e estão sendo analisadas (Schulzberg *in litt.* 1987). Aqui utilizamos somente gravações das populações chilenas de *S. magellanicus* a título de referência e sem discuti-las, já que isto será objeto de outro trabalho (Riveros em preparação).

Scytalopus unicolor. Duas vocalizações são descritas por Hilty e Brown (1986:427) e podem ser atribuídas ao canto ("an endlessly repeated work, work..., about 1 per sec") e ao grito de alarme ("a nasal trill"). Isto corresponde bem ao repertório básico de *Scytalopus* e outros Rhinocryptidae, particularmente *Psilorhamphus guttatus* e *Melanopareia torquata* (Vielliard em preparação).

Scytalopus femoralis. Hilty e Brown (1986) descrevem o canto, com o qual compararam o grito da espécie anterior, mas somente no intuito de facilitar no campo a distinção de sons de timbre semelhante e não de estrutura e função homólogas. Este canto também é uma série de notas, duras e nasais, "at rate of about 3 per sec for up to 20 sec", mas ele já mostra uma diferenciação na sua parte inicial que é geralmente formada por "a few slower warm-up notes".

Scytalopus argentifrons. A única informação sobre a voz desta espécie é a menção de um "sharp, chiring rattle" com possíveis variações em intensidade e tonalidade (Eisenmann *in* Wetmore 1972:258). Esta vocalização corresponde bem ao grito de alarme. O canto não está descrito nesta espécie, nem na sua forma alopátrica *chiriquensis*.

Scytalopus panamensis. Somente Wetmore (1972:260) deu uma descrição breve do que ele considera o canto: "a piping song, a repetition of a single note, "seety-seety-seety-seety". Por rudimentar que seja esta informação, ela se enquadra na estrutura sonora dos cantos do gênero. O repertório vocal da forma alopátrica *vicinior* inclui o canto, "rapidly uttered, deliberate series of notes keh-keh-keh... at least 30 s long" e dois tipos bastante elaborados de gritos de alarme, "a loud, shorter series thu-tu-tu-tu or a single, explosive pzeert" (Robbins *et al.* 1985).

Scytalopus latebricola. O canto foi descrito como um "low-pitched trill of about 10 s" (Parker *et al.* 1985) ou "a long (about 15 sec) rattly trill, t't't't't't..., slowing at end" (segundo uma gravação de P. Schwartz na Venezuela *fide* Hilty e Brown 1986). Os dois tipos de gritos, "a shorter trill of about 2,5 s" e "an explosive bzeek" (Parker *et al.* 1985), que talvez corresponda ao "loud rhythmic [...] harsh alarm" de Hilty e Brown (1986), parecem ter estruturas bastante elaboradas.

Scytalopus magellanicus. Esta espécie, que tem a maior área de distribuição, desde os Andes venezuelanos e colombianos até a Tierra del Fuego, é também a melhor conhecida nas suas manifestações sonoras, especialmente no Chile. Goodall *et al.* (1946) já chamaram a atenção para a grande diferença do canto entre a forma típica, ao sul do rio Bio-Bio, e a forma alopátrica *fuscus* ao norte deste mesmo rio, cada uma tendo aliás seu próprio nome vernacular onomatopéico: "Pa-trás" para a primeira, "Churrin" para a segunda. Um exame preliminar das primeiras gravações reunidas por G. Riveros para o recém-criado Centro Chileno de Bioacústica, mostra claramente esta diferença. Sem antecipar as conclusões da análise mais detalhada em curso, uma descrição aqui é útil, para fins comparativos. *S. magellanicus sensu stricto* tem vários gritos de estrutura elaborada e um canto em série longa formada pela repetição rápida de duas notas diferentes que poderiam ser transcritas por *du-tli*, a segunda mais modulada e soando mais acentuadamente. Da forma *fuscus* somente tenho gravações do canto, que é uma repetição monótona de uma nota fortemente modulada em torno de uma frequência média ascendente, dando uma sonoridade raspada bem descrita pelo nome vernacular ou pela comparação de Parker (*in* Hilty e Brown 1986:429), "almost froglike trill"; a nota tem uma duração de aproximadamente 0,2 s com um intervalo de 0,5 s a 0,6 s entre as notas. A análise sonográfica de gravações é necessária para reagrupar as subespécies mais ao norte, mas a descrição de Parker refere-se ao Peru e sugere sua atribuição a *fuscus*. O outro tipo de vocalização mencionado por Hilty e Brown (1986) de várias fontes parece corresponder a um grito e poderia aplicar-se a *magellanicus*; o repertório de *fuscus* ainda não foi gravado, mas Housse (1948) descreve três tipos bastante elaborados de gritos, semelhantes mas distintos dos de *magellanicus s. s.* Por enquanto a única conclusão é que ocorreu uma diferenciação ao nível do rio Bio-Bio, que representa aliás uma importante divisão biogeográfica (linha tracejada na figura 5), inclusive para o par de aloespécies *Pteroptochos tarnii/P. castaneus*, rinocriptídeos bem diferentes de *Scytalopus*.

DISCUSSÃO

Avaliação dos processos de especiação. Vários experimentos de *play-back* cruzado foram realizados para testar as respostas de cada táxon ao canto dos dois outros. Não interessa entrar nos detalhes desses experimentos, já que nunca registramos uma reação em qualquer das combinações que foram realizadas, todas em pelo menos dois cantores diferentes, enquanto ao ouvir o canto da própria espécie eles sempre mostraram as respostas típicas relacionadas anteriormente. Esses experimentos simplesmente com-

provam o que pode ser deduzido da análise dos cantos: os três taxa representam três espécies biologicamente independentes e, em particular, com sinais de comunicação diferenciados.

Scytalopus speluncae, com sua nota repetida em séries monótonas, está perto do que parece ser o padrão ancestral de canto na família, encontrado em outras espécies e outros gêneros; os gritos são diversos e complexos, mas não particularmente elaborados como em certos outros *Scytalopus*. A frase do canto mostra somente uma diferenciação mínima na sua parte inicial e pode ser considerada como pouco



Figura 5. Distribuição global do gênero *Scytalopus*, com o número de espécies (pontilhado = 1, barrado = 2, quadriculado = 3 ou mais) e as possíveis vias de colonização. Linha tracejada: rio Bio-Bio.

evoluída, apesar de apresentar recordes em duração e rítmica.

Scytalopus indigoticus tem um repertório vocal particular, com o canto formado por frases relativamente curtas e bem definidas, e, entre seus gritos, um de estrutura bastante elaborada. Não é possível sugerir relações sem análises sonográficas, mas gritos elaborados foram descritos em outros *Scytalopus* e trinados, como a frase de *S. indigoticus*, são conhecidos no repertório de várias espécies, inclusive o canto de *Pteroptochos*, particularmente *P. tarnii*.

Scytalopus novacapitalis mostra no seu canto parâmetros semelhantes aos de *S. speluncae*. O padrão de nota repetida em longa série, num ritmo mais lento e menos regular do que o de *S. speluncae*, poderia ser considerado arcaico e mostra uma certa similaridade com o de *Melanopareia torquata*, mas a estrutura fina das notas, com as homologias que apontamos, sugere uma derivação direta a partir de *S. speluncae*. A frase do canto, com uma nítida diferenciação, indica também que este sinal de comunicação é mais evoluído.

A especiação de *S. novacapitalis* parece ter ocorrido a partir do estoque ancestral de *S. speluncae* e atingiu um nível de independência completa. O sinal de reconhecimento específico, que é o canto *sensu stricto* segundo nossa definição (Viellard 1987:103), contém nessas duas espécies parâmetros suficientemente distintos para garantir sua separação em duas entidades específicas. O processo pode ter ocorrido por vicariância ecológica em situação de parapatria; a população que deu origem a *S. novacapitalis* encontrou um ambiente biótico com menor diversidade específica e portanto menor competição para ocupação do espaço sonoro, liberando as coações exercidas sobre os parâmetros sonoros. O ritmo em particular, deixou de ser tão regular e diminuiu, dando ao canto um gasto energético menor, ao mesmo tempo que facilitou o reconhecimento a maior distância, uma necessidade num ambiente linear como a mata de galeria, onde os territórios tomam uma forma alongada. Assim a derivação pressuposta de *S. speluncae* para *S. novacapitalis* é coerente com as pressões evolutivas identificadas para esta última espécie: relaxamento da competição interespecífica para ocupação do espaço sonoro, e aumento do alcance útil para a comunicação no ambiente.

Este mesmo fenômeno de deriva genética em parapatria aparece na população de *S. speluncae* do Itatiaia e, podemos deduzir, ao norte do rio Paraíba do Sul. Neste caso, a pressão evolutiva ambiental não mudou em relação à população presumida ancestral. Assim, a diferenciação somente se exerceu na estrutura fina da nota, sem alterar os parâmetros da comunicação. Seria lógico imaginar este processo mais recente do que o que levou à especificidade de *S. novacapitalis*, mas ele pode ser concomitante, seu estágio menos avançado devendo-se à falta de pres-

ção evolutiva. Um caso similar de processo de especiação por vicariância é o de *S. magellanicus/S. fuscus*, que encontra-se num estágio aparentemente intermediário, a ser avaliado.

Mais uma vez, a evolução da morfologia externa (ver frontispício) mostra-se pouco demonstrativa das afinidades filogenéticas e até enganadora. A coloração escura e pouco diferenciada de *S. speluncae* pode ser avaliada como um caráter ancestral, aliás bem adequado ao ambiente da espécie, enquanto a pigmentação mais clara e contrastada de *S. novacapitalis* pode ser uma adaptação ambiental mais recente e sua semelhança com *S. indigoticus* ser uma convergência para habitats onde entram mais manchas de luz.

Reconstituição filogenética e biogeográfica (figura 5). Nossa análise bioacústica permite definir as afinidades entre os três *Scytalopus* brasileiros, mas não responde às três alternativas levantadas: se a colonização do Sudeste brasileiro foi única ou dupla, se esta dispersão deu-se por uma via austral ou mais setentrional, e se o isolamento de *S. novacapitalis* foi concomitante ou subsequente.

A bioacústica poderia trazer argumentos para a primeira pergunta desde que a mesma análise estivesse disponível para as espécies andinas. Identificamos o padrão de canto de *S. speluncae* como ancestral, mas, sendo de caráter conservador, ele não implica numa colonização antiga, mas sim na ausência de pressão evolutiva. O padrão de canto de *S. indigoticus*, considerado mais evoluído, pode tanto ser derivado de um ancestral andino já evoluído, como talvez *S. latebricola*, quanto ter evoluído por deslocamento eto-ecológico em simpatria com a forma ancestral do padrão de *S. speluncae*.

As duas últimas alternativas continuam também no domínio da especulação. Aplicando o princípio de parcimônia, podemos reduzir essas quatro opções a duas. A primeira é uma dispersão por via austral com especiação subsequente de *S. novacapitalis*; a segunda dá-se pelo Brasil Central com a derivação concomitante de *S. novacapitalis* diretamente do estoque pré-*speluncae*. Em ambos os casos, a origem de *S. indigoticus* pode assumir qualquer opção da primeira alternativa.

A primeira opção recebeu, com fortes argumentos, os favores de Sick (1985b). A favor da segunda podemos apontar (figura 5) que o centro de diversificação do gênero encontra-se nos Andes setentrionais e que a colonização ao sul da Bolívia (*S. fuscus/S. magellanicus*) parece tão recente quanto a diferenciação de *S. speluncae*.

Seria talvez determinante identificar a origem de *S. indigoticus*. Por enquanto, nem é possível propor a origem monofilética dos *Scytalopus* brasileiros e nossa única recomendação é a de reunir *S. speluncae* e *S. novacapitalis* numa superespécie.

AGRADECIMENTOS

O estudo bioacústico das aves do Brasil está sendo desenvolvido desde 1973 com o apoio do CNPq, Academia Brasileira de Ciências, Fundação MB/FUNCAMP, Eucatex S. A., Duratex S. A., Transbrasil S. A., e graças à colaboração de inúmeros colegas e instituições de ensino e pesquisa. Agradeço a todos os responsáveis por essas instituições e colaboradores, lamentando não poder citá-los individualmente.

O fotolito do frontispício foi custeado por uma doação anônima.

REFERÊNCIAS

- Antas, P. de T. Z. (1989) Situação de vulnerabilidade de duas aves endêmicas do Brasil Central. In: Congresso Brasileiro de Zoologia, 16, João Pessoa, 1989. *Resumos...* João Pessoa: Universidade Federal da Paraíba, p. 146-147.
- Belton, W. (1985) Birds of Rio Grande do Sul, Brazil. Part 2. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 180: 1-242.
- Brown, K. S., Jr. (1979) *Ecologia geográfica e evolução nas florestas neotropicais*. Campinas: Universidade Estadual de Campinas.
- Frost, D. R., org. (1985) *Amphibian species of the world*. Lawrence, Kansas: Allen Press.
- Gonzaga, L. P. (1984) Voa araponga, voa macuco, que o homem vem af... *Ciência Hoje* 2(11): 18-24.
- Goodall, J. D., A. W. Johnson e R. A. Philippi (1946) *Las aves de Chile*, 1. Buenos Aires: Platt Establ. Gráficos S.A.
- Greenewalt, C. H. (1968) *Bird song: acoustics and physiology*. Washington, D. C.: Smithsonian Institution Press.
- Hilty, S. L. e W. L. Brown (1986) *A guide to the birds of Colombia*. Princeton: Princeton University Press.
- Housse, E. (1948) Nqtes sur l'avifaune du Chili. *Alauda* 16: 21-39.
- Negret, A. e R. Cavalcanti (1985) Censo populacional de duas aves da região de Brasília: *Scytalopus novacapitalis* e *Melanopareia torquata* (Rhinocryptidae). In: Congresso Brasileiro de Zoologia, 12, Campinas, 1985. *Resumos...* Campinas: Editora da UNICAMP, p. 271.
- Negret, A. e D. M. Teixeira (1983) Notas sobre duas aves ameaçadas de extinção: *Scytalopus novacapitalis* (Rhinocryptidae) e *Taoniscus nanus* (Tinamidae). In: Congresso Brasileiro de Zoologia, 10, Belo Horizonte, 1983. *Resumos...* Belo Horizonte: Imprensa Universitária, p. 357.
- Parker, T. A., III, T. S. Schulenberg, G. R. Graves e M. J. Braun (1985) The avifauna of the Huancabamba region, northern Peru. In: P. A. Buckley et al. (orgs.) *Neotropical ornithology*. Washington, D. C.: American Ornithologists' Union (Ornithological Monographs, 36), p. 169-197.
- Pinto, O. M. de O. (1938) Catálogo das aves do Brasil, 1ª parte. *Rev. Mus. Paul.* 22: 1-566.
- Robbins, M. B., T. A. Parker e S. E. Allen (1985) The avifauna of Cerro Pirre, Darién, eastern Panama. In: P. A. Buckley et al. (orgs.) *Neotropical ornithology*. Washington, D. C.: American Ornithologists' Union (Ornithological Monographs, 36), p. 198-232.
- Sick, H. (1958) Resultados de uma excursão ornitológica do Museu Nacional a Brasília, novo Distrito Federal, Goiás, com a descrição de um novo representante de *Scytalopus* (Rhinocryptidae, Aves). *Bol. Mus. Nac.*, nova série, Zool. 185: 1-20.
- (1960) Zur Systematik und Biologie der Bürzelstelzer (Rhinocryptidae), speziell Brasiliens. *J. Orn.* 1101: 141-174.
- (1985a) *Ornitologia brasileira, uma introdução*, 2. Brasília: Editora Universidade de Brasília.
- (1985b) Observations on the Andean-Patagonian component of Southeastern Brazil's avifauna. In: P. A. Buckley et al. (orgs.) *Neotropical ornithology*. Washington, D. C.: American Ornithologists' Union (Ornithological Monographs, 36), p. 233-237.
- Vielliard, J. (1983) Um caso de especiação por vicariância ecológica: *Embernagra longicauda*, ave endêmica da Serra do Espinhaço (MG-BA). In: Congresso Brasileiro de Zoologia, 10, Belo Horizonte, 1983. *Resumos...* Belo Horizonte: Imprensa Universitária, p. 336.
- (1987) O uso da bioacústica na observação de aves. In: Encontro Nacional de Anilhadores de Aves, 2, Rio de Janeiro, 1986. *Anais...* Rio de Janeiro: Editora UFRJ, p. 98-121.
- Wetmore, A. (1972) *The birds of the Republic of Panama*, Part 3. Washington, D. C.: Smithsonian Institution Press.
- Weygoldt, P. e O. L. Peixoto (1985) A new species of horned toad (*Proceratophrys*) from Espírito Santo, Brazil. *Sencenbergiana biol.* 66: 1-8.