



CENTRO UNIVERSITÁRIO DE BRASÍLIA - CEUB

PROGRAMA DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA

CHRISTYNE XERFAN COLARES

BRUNA NASCIMENTO MOREIRA PIO TEIXEIRA

**O PAPEL DE MACHOS E FÊMEAS E A VARIAÇÃO TEMPORAL NA DEFESA DE
TERRITÓRIOS NA CHOCA-DE-ASA-VERMELHA (*Thamnophilus torquatus*)**

BRASÍLIA

2023



CHRISTYNE XERFAN COLARES

BRUNA NASCIMENTO MOREIRA PIO TEIXEIRA

O PAPEL DE MACHOS E FÊMEAS E A VARIAÇÃO TEMPORAL NA DEFESA DE TERRITÓRIOS NA CHOCA-DE-ASA-VERMELHA (*Thamnophilus torquatus*)

Relatório final de pesquisa de Iniciação Científica apresentado à Assessoria de Pós-Graduação e Pesquisa.

Orientação: Prof. Dr. Raphael Igor Dias

BRASÍLIA

2023

DEDICATÓRIA

Dedicamos esse projeto aos nossos familiares e amigos, sem os quais essa experiência não seria possível. Com gratidão, compartilhamos os frutos deste trabalho com vocês, pois suas presenças nos inspiraram e nos sustentaram em cada passo do percurso. Obrigada por acreditarem na gente!

AGRADECIMENTOS

Gostaríamos de expressar nossa gratidão pela oportunidade que nos foi proporcionada durante uma pesquisa realizada sob sua orientação do professor Raphael Igor Dias, pela sua paciência, dedicação e disposição em ensinar que foram fundamentais para o desenvolvimento de nossos conhecimentos e habilidades científicas.

Também agradecer ao CEUB e ao CNPq pelo fomento às iniciativas científicas, que são tão importantes para o desenvolvimento acadêmico dos alunos. Sem esse apoio, não teríamos tido a oportunidade de realizar essa pesquisa e expandir nosso conhecimento científico.

Além disso, gostaríamos de agradecer aos nossos amigos de pesquisa, que tornaram nossos domingos mais animados e produtivos com sua companhia e trabalho em equipe, demonstrando nossa gratidão também aos nossos amigos guardas da ESECAE que nos auxiliaram em momentos de problemas com o carro e compartilharam em diversos momentos conosco os animais que encontravam pelo local quando não estávamos presentes. Também somos gratas pelo incentivo e apoio de nossos familiares, que nos acompanharam nessa jornada de nos tornar cientistas e pesquisadores.

"O verdadeiro propósito da pesquisa acadêmica é tornar o desconhecido conhecido e o incerto claro."

(Abraham Flexner)

RESUMO

A defesa territorial é uma estratégia adotada em muitas espécies de Passeriformes para proteger recursos vitais para a sobrevivência e reprodução contra membros da mesma espécie. O tamanho do território defendido varia de acordo com a espécie, podendo ter um tamanho similar ou menor do que a área de vida. Em algumas espécies, tanto os machos quanto as fêmeas atuam na defesa ativa do território. O choca-de-asa-vermelha (*Thamnophilus torquatus*), uma ave da Subordem Tyranni encontrada em extensas áreas da América do Sul, se caracteriza como um excelente modelo de estudo para compreender a territorialidade por apresentar uma boa responsividade a *playbacks*, com vocalizações específicas para a defesa territorial e, dicromatismo sexual que permite a fácil diferenciação entre machos e fêmeas. O objetivo do estudo foi caracterizar o papel de machos e fêmeas da choca-de-asa-vermelha (*Thamnophilus torquatus*) na defesa territorial, analisar a diferença de tamanho da área defendida por cada sexo e investigar possíveis diferenças de tamanho entre território e área de vida. A pesquisa foi realizada na Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE) em Brasília/DF. O estudo foi realizado entre 2022 e 2023. Os indivíduos foram capturados, marcados e monitorados durante todo o período. Foram registradas as coordenadas que representam pontos da área de vida e do território dos indivíduos monitorados. Os resultados sugerem que existem diferenças significativas entre a área de vida e o território, observando-se que a área de vida é estatisticamente maior em comparação com o território. Ao realizar a comparação territorial entre machos e fêmeas, os resultados obtidos indicam que ambos os sexos defendem a área de forma igualitária. Também foi possível observar que o tamanho do território defendido pelos machos é maior do que o defendido pelas fêmeas.

Palavras-chave: *área de vida; diferenças sexuais; territorialidade; Thamnophilidae.*

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	8
OBJETIVOS	10
2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	10
3. MÉTODO	12
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	14
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS (OU CONCLUSÕES)	18
REFERÊNCIAS	19

1. INTRODUÇÃO

As diferentes pressões seletivas exercidas sobre os processos de transmissão e uso de informações são fundamentais para os processos comunicativos, sendo ajustados de acordo com a sua relação de custo e benefício (Drury, 2015). A comunicação tem a capacidade de interferir na estrutura e dinâmica social dos grupos, através da transmissão de informações olfativas, auditivas, visuais ou táteis a um receptor capaz de receber, interpretar corretamente e tomar uma escolha comportamental (Brown, 1969). Sendo assim, um sinal mínimo precisa ser produzido e enviado por um emissor, e interpretado corretamente pelo receptor, o qual irá ajustar a sua resposta (ADAMS, 2001).

Um território é descrito como uma área ocupada exclusivamente por um indivíduo ou grupo que é defendida ativamente através de lutas, exibições de aviso ou ameaça (Diatroptov; Opaev, 2023; Lopez-Sepulcre; Kokko, 2005; Maher; Lott, 1995). A defesa territorial pode ser exercida contra coespecíficos e heteroespecíficos, que utilizam o mesmo nicho ecológico (Bard, 2001; Blackburn, 2023; Dearborn, 1998; Orians; Wilson, 1964). Mais especificamente na relação entre coespecíficos, podemos considerar exibições de territorialidade entre vizinhos contíguos ou entre residentes estabelecidos e potenciais invasores (Ashton; Kennedy; Radford, 2020). Por outro lado, a área de vida representa todo o ambiente ocupado, mas não defendido pelos indivíduos. Possivelmente, os altos custos da territorialidade fazem com que o benefício da monopolização de recursos não compense o gasto para mantê-lo (Alcock, 2009; Powell, 2000; Laver, 2008).

A capacidade de defesa territorial tem um efeito significativo no valor adaptativo da espécie, garantindo o acesso a recursos pelos residentes do território, influenciando a distribuição e densidade populacional de outros indivíduos na área e regulando os sistemas sociais e padrões de utilização espacial das comunidades (Mathias; Duca, 2016; Kaufmann, 1983, Legge, 2004; Verner, 1977; Newton, 1992). Dessa maneira, a densidade populacional pode ser controlada através do comportamento territorial, o que impede uma distribuição livre ideal de novos indivíduos em uma determinada área e, conseqüentemente, os leva a ocupar novos territórios menos produtivos em recursos, o que pode reduzir o valor adaptativo desses indivíduos (Bensch; Hasselquist *et al.*, 1991).

Diversas espécies Neotropicais e Subtropicais manifestam respostas comportamentais perante estímulos específicos em sua circunstância ecológica (Khoury et al., 2012; Penteriani, 2003). Um exemplo é a percepção da presença de indivíduos da mesma espécie em sua área de vida, o que pode ser considerada uma ameaça. Como resultado, uma ou mais respostas associadas à territorialidade podem ser ativadas (Gill, 1975; Zorzal; Duca, 2016).

Dentro da família *Thamnophilidae*, seus integrantes possuem a tendência de apresentar laços sociais monogâmicos de longo prazo e cuidado biparental, favorecendo assim os aspectos associados à territorialidade (Tobias, 2016). Em várias espécies de Passeriformes tropicais ambos os sexos defendem, de forma coordenada, recursos ecológicos, muitas vezes na forma de duetos (Fedy; Stuchbury, 2005). Um estudo realizado com seis espécies da família *Thamnophilidae* demonstrou que todas as espécies apresentaram uma defesa conjunta do território e que variáveis de demografia e densidade estão associadas ao uso do território (MATHIAS; DUCA, 2016). Apesar da defesa conjunta de territórios por machos e fêmeas, estudos revelam que podem existir diferenças sexuais no comportamento territorial. Por exemplo, no formigueiro-malhado (*Hylophylax naevioides*), ao serem estimulados com *playbacks*, machos apresentaram respostas mais ativas, sendo as fêmeas mais responsivas em relação a vocalizações de outras fêmeas (BARD et al., 2002).

A choca-de-asa-vermelha (*Thamnophilus torquatus*), um suboscine Neotropical da família *Thamnophilidae* que apresenta dicromatismo sexual, é pouco estudada no que diz respeito ao seu comportamento e territorialidade (Zimmer; Isler, 2020). Estudos preliminares demonstraram que machos e fêmeas da choca-de-asa-vermelha estão envolvidos ativamente na defesa territorial.

O objetivo deste estudo é caracterizar o papel de machos e fêmeas da choca-de-asa-vermelha (*Thamnophilus torquatus*) na defesa do território. Investigar diferenças no tamanho e formato do território defendido por ambos os sexos, identificar diferenças comportamentais relacionadas à territorialidade e avaliar se há diferenças no território ao longo do ano. Ademais, avaliar diferenças nos tamanhos do território e da área de vida.

2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

A comunicação em animais desempenha um papel fundamental nos processos de interação, permitindo a transmissão de informações entre emissores e receptores, sejam eles da mesma espécie ou não (Brandbury; Vehrencamp, 1998). A forma como os animais se comunicam é influenciada por diversos fatores, incluindo a espécie, o ambiente e o comportamento, os quais são caracterizados com base em sua função, estrutura e evolução (Dugatkin, 2004; Gill, 2007). A comunicação animal desempenha uma função primordial na transmissão de informações vitais para a sobrevivência, reprodução e outras atividades essenciais (Bradbury; Vehrencamp, 1998; Andersson, 1994). Os grupos taxonômicos podem apresentar formas variadas de comunicação, por exemplo, a sinalização executada por alguns clados em aves em que machos e fêmeas colaboram na produção de exibições visuais e acústicas conjuntas para uma defesa territorial coordenada, uma estratégia de comunicação o qual é amplamente difundida em animais sociais (Tobias et al., 2016).

A evolução da comunicação animal usualmente ocorre por meio da seleção de características comunicativas que proporcionam vantagens adaptativas em um determinado contexto ecológico (Reeman; Herron, 2009; Freeman, 2009). No caso das aves, a comunicação desempenha um papel importante em contextos reprodutivos, auxiliando na obtenção de parceiros e na manutenção do vínculo entre o casal, além de ser fundamental para a defesa de território (Brown, 1964). Ao contrário do que se pensava inicialmente, em algumas espécies de aves as fêmeas também emitem vocalizações, cantos e chamados, e, conseqüentemente, participam da defesa territorial, juntamente com os machos ou de maneira individual (Boiten, 2023; Mikula, 2020; Morton; Derrickson, 1996). Por exemplo, um estudo realizado com aves do gênero *Fringilla*, pertencentes à ordem Passeriformes, observou que as fêmeas defendem o território durante todo o ano (Cooper; Garcia-Del-Rey; Lachlan, 2023). Por outro lado, um estudo com o tiranídeo *Myrmeciza longipes* demonstrou que, apesar da defesa conjunta do território ocorrer ao longo de todo o ano, a escassez sazonal de recursos favorece uma maior agressividade por parte de ambos os sexos, especialmente quando ocorre a invasão do território (Fedy; Stutchbury, 2005). Outros estudos indicam também que fêmeas apresentam variação sazonal na intensidade da defesa do território,

umentando a territorialidade durante o período reprodutivo (Bonnatto, 2017). Além disso, existem registros de defesa de território individual por parte das fêmeas, como no caso do Passeriformes *Malurus cyaneus*, na qual elas defendem o território na ausência dos parceiros (Cooney; Cockburn, 1995).

A territorialidade é ajustada pelas relações entre custos e benefícios associados a esse comportamento (Baker, 1983). Geralmente, os custos energéticos e os riscos associados à defesa de recursos são compensados pelos benefícios obtidos, principalmente quando a monopolização desses recursos afeta diretamente a sobrevivência e reprodução dos indivíduos dominantes (Drury, 2015). As relações de custo e benefício desempenham um papel importante na regulação dos comportamentos de territorialidade, favorecendo variantes comportamentais que apresentam um equilíbrio favorável entre benefício e custo, acarretando alterações demográficas, regulação populacional e mudanças na ecologia espacial (Adams, 2001; Carpenter, 1987). Nas aves, uma variedade de comportamentos relacionados à defesa de recursos é observada, como a produção de vocalizações territoriais e a exibição de comportamentos ameaçadores, como sinais de advertência, perseguição e até mesmo ataques físicos (Fedy; Stutchbury, 2005). Dentre as vocalizações, o canto, um tipo de vocalização mais elaborada que é composta por um conjunto de sílabas em uma ordem específica (Sosa-López; Mennill, 2013), desempenha um papel tanto na atração de parceiros (Collins et al, 2009) quanto na competição intraespecífica e defesa de território (Grafe; Bitz, 2004).

A comunicação animal, especialmente no contexto da territorialidade e da defesa de recursos, desempenha um papel essencial na interação entre indivíduos, influenciando a dinâmica populacional, a organização social e a estratégia reprodutiva (Khoury; Boulad; Janaydeh, 2012; Martínez-Hestekamp, 2018). A família *Thamnophilidae* é caracterizada por espécies que apresentam processos comunicativos voltados para a territorialidade em machos e fêmeas. Dentre as espécies da família temos a choca-da-asa-vermelha (*Thamnophilus torquatus*), uma ave territorial e residente encontrada em grande parte do Brasil que ocupa áreas de borda de mata e ambientes savânicos e que apresenta dicromatismo sexual (Zimmer; Isler, 2020). Análises preliminares sugerem que a espécie apresenta comportamentos de territorialidade em machos e fêmeas da espécie.

3. MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado na Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), localizada na região na região administrativa de Planaltina/DF, e dista cerca de 46 km do centro de Brasília. A pesquisa abrangeu o período de 2022 a 2023, também sendo considerados dados obtidos em projetos anteriores. O clima na região é classificado como subtropical, marcado por uma estação fria e seca durante o inverno, seguido por uma estação quente e chuvosa durante o verão (Danni-Oliveira, 2007). A vegetação de Cerrado local é caracterizada por fitofisionomias que variam desde áreas campestres, formações savânicas como áreas de cerrado *stricto sensu* e formações florestais como áreas de Cerradão e Mata de Galeria (Felfili, 2008; França, 2009).

Procedimentos básicos

Os indivíduos foram detectados através de buscas ativas com o auxílio da execução de *playbacks* com as vocalizações da espécie. Após serem localizados, as coordenadas geográficas (latitude e longitude) foram registradas com o uso de um dispositivo GPS (Garmin Etrex 10) para identificar a localização geográfica do território. Para as capturas, foram utilizadas redes de neblina, de dimensões 14x3m, e essas capturas foram realizadas entre 06:00 e 11:00. Após capturados, os indivíduos foram medidos com paquímetro de precisão 0,02, e tiveram a massa corporal averiguada com uma balança de mola Pesola®. Posteriormente, foram identificados com uma sequência única de quatro anilhas coloridas e soltos em seguida.

Registros espaciais

Foram registradas as coordenadas (latitude e longitude) e datas de observação dos pontos onde os indivíduos realizaram o canto territorial e a defesa ativa (usados para estimar

o tamanho do território) e dos pontos que consistem de áreas de passagem e forrageamento (usados para estimar o tamanho da área de vida). A combinação única de anilhas foi utilizada para a identificação dos indivíduos. Quando não anilhados, os indivíduos receberam uma identificação numérica, dada por ordem de encontro.

Aspectos éticos

Este estudo foi realizado de acordo com a legislação brasileira, e teve autorização do Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade - SISBIO (N.º 32375-10) para a captura das aves, do Instituto de Meio Ambiente Recursos Hídricos do Distrito Federal - IBRAM (SEI-GDF N.º 45469152/2020) e seguiu as instruções de boas práticas animais da Comissão de Ética no Uso de Animais do UniCEUB - CEUA (Parecer nº 006.19).

Análises estatísticas

Foram estimados os tamanhos dos territórios e áreas de vida apenas dos indivíduos com mais de cinco registros coletados. Para as estimativas do tamanho do território e área de vida, foi usado o método do Mínimo Polígono Convexo, sendo considerados 95%, 99% e 100% dos pontos. Para investigar o efeito do sexo (macho vs fêmea) e da estação (reprodutiva vs não reprodutiva) no tamanho do território e da área de vida de indivíduos da choca-de-asa-vermelha, foram utilizados testes de duas amostras independentes (teste t ou Mann-Whitney), considerando as premissas dos testes, . A normalidade das amostras foi avaliada com o teste de Shapiro-Wilk. Os dados descritivos foram apresentados na forma de média \pm desvio padrão. Para estimar o tamanho das áreas foi utilizada a função *mpc* do pacote *adehabitatHR*. Todas as análises foram realizadas com o uso do software R (versão 4.2.1, R DEVELOPMENT CORE TEAM 2022).

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Foram registrados 630 pontos de localização de indivíduos de choca-de-asa-vermelha correspondentes às áreas de vida e territórios, sendo 168 e 462, respectivamente. Os machos defenderam o território 320 vezes e tiveram 89 pontos de área de vida registrados. As fêmeas defenderam o território 123 vezes e foram registrados 79 pontos referentes à área de vida. Ademais, indivíduos com o sexo não identificado tiveram 19 registros de defesa do território. Os indivíduos cujos pontos foram elegíveis para análise, aqueles com pelo menos cinco registros, totalizaram 32 territórios e 10 áreas de vida (Figura 1).

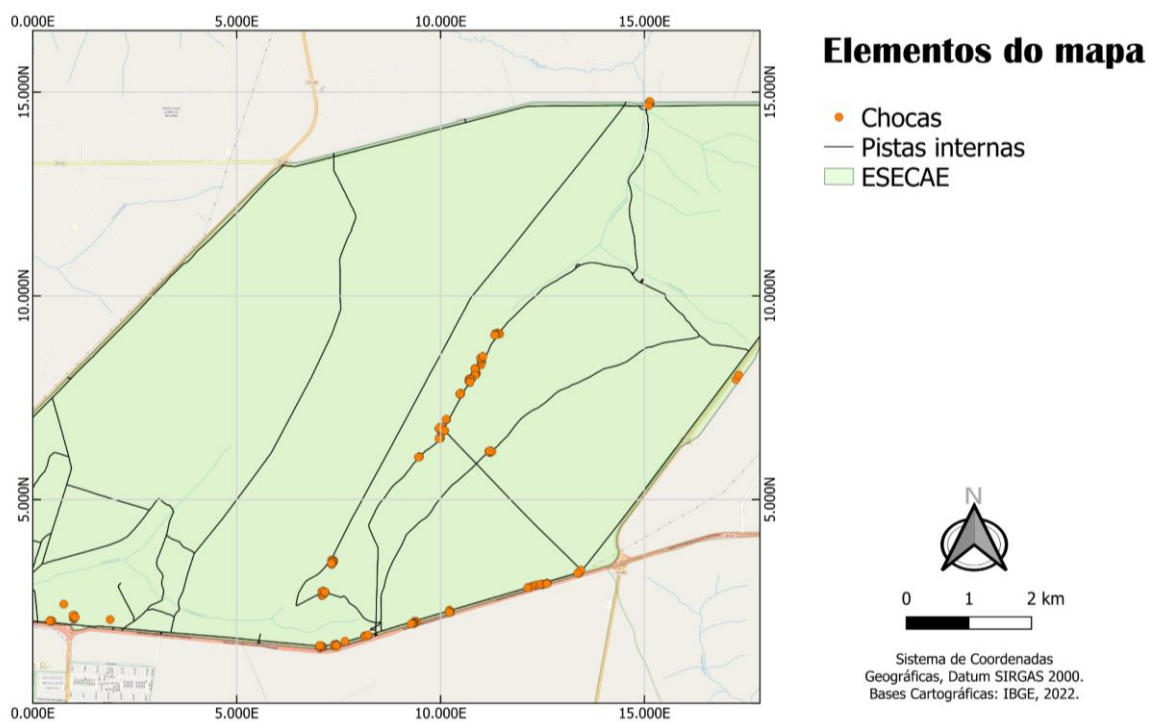


Figura 1: Mapa dos pontos de ocorrência dos territórios da choca-de-asa-vermelha (*Thamnophilus torquatus*) na Estação Ecológica de Águas Emendadas.

O tamanho médio do território de *T. torquatus* foi de $3,56 \pm 1,31$ ha e a área de vida foi em média $3,96 \pm 3,34$ ha, considerando 95% dos pontos. Apesar da proximidade no tamanho de ambas as áreas, os resultados indicaram que há diferença significativa entre o

tamanho do território e da área de vida para 95% dos pontos (Mann-Whitney; $U = 75,5$; $P = 0,013$), sendo que o tamanho da área de vida é estatisticamente maior do que o tamanho do território. Quando a área de vida excede o tamanho do território, geralmente significa que os indivíduos estão utilizando áreas adjacentes ao território, mas não investem na defesa das mesmas. Ao se utilizar de diferentes áreas, temos uma relação de custo e benefício o qual precisa ser levada em conta, considerando fatores como disponibilidade de recursos, densidade populacional, qualidade do território e condições ambientais. Em determinadas ocasiões as aves podem optar por não defender um território, especialmente se os custos superarem os benefícios, ou podem ajustar sua estratégia comportamental de acordo com as mudanças ambientais. Essa tomada de decisão é uma parte importante da ecologia comportamental das aves e de muitas outras espécies animais (Tobias, 2011; Kattan; Beltran, 2002; Kajiki, 2023). Essa estratégia de uso de áreas territoriais e não territoriais pode ser vantajosa para algumas espécies de aves, especialmente aquelas que vivem em habitats onde os recursos são dispersos ou reduzidos (Estades, 2001). A utilização de áreas adjacentes permite a exploração de diferentes locais em busca de alimento e locais de descanso, além de reduzir a competição intraespecífica e ampliar as oportunidades de acasalamento (Fujikawa; Tubelis, 2020). Dentre as espécies que apresentam uma área de vida superior ao território, pode-se destacar a Mariquita-de-bico-longo (*Limnothlypis swainsonii*), a qual utiliza-se de regiões contíguas para a realização de diversas atividades complementares, tais como o forrageamento (Anich; Benson; Bednarz, 2009).

A título de ilustração, ao sobrepor o território e a área de vida de um indivíduo de choca-de-asa-vermelha, percebe-se que o polígono referente a área de vida possui uma área maior se em comparação com o polígono referente ao território, em concordância com o resultado obtido com as análises estatísticas (Figura 2).

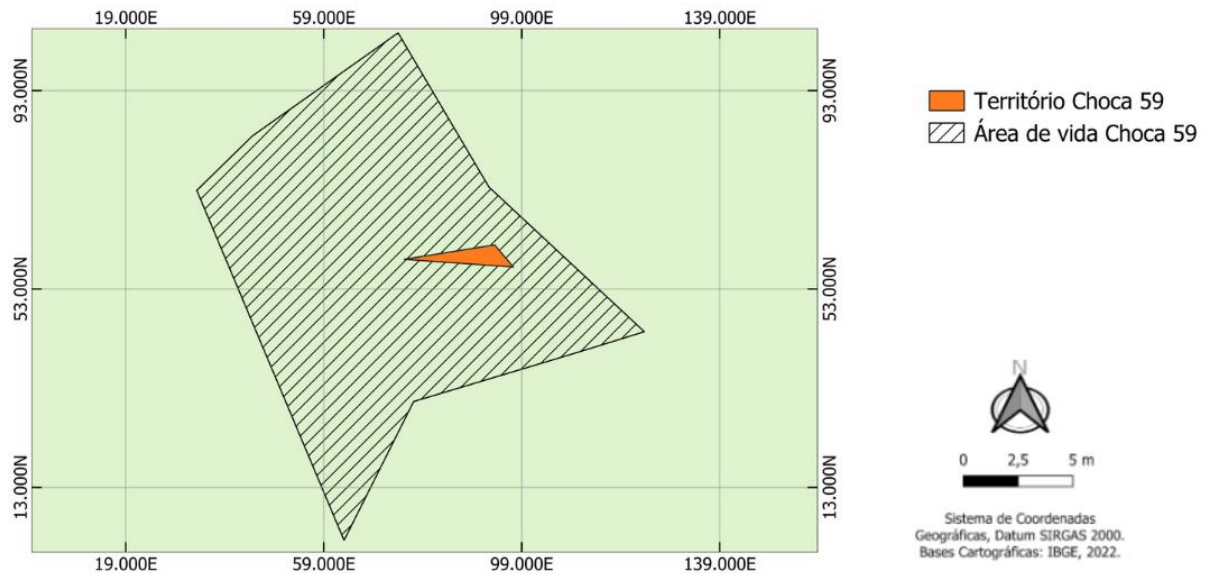


Figura 2: Mapa dos pontos de território e área de vida da choca-de-asa-vermelha (*Thamnophilus torquatus*) na Estação Ecológica de Águas Emendadas.

Ao investigar possíveis diferenças sexuais no tamanho da área defendida, observou-se que o tamanho do território de machos ($5,22 \pm 1,67$ ha) foi numericamente superior ao observado para as fêmeas ($1,37 \pm 1,02$ ha). No entanto, não foi observada diferença significativa no tamanho do território defendido entre machos e fêmeas (Mann-Whitney; $U = 63$; $P = 0,955$). Similarmente, o tamanho da área de vida dos machos ($4,04 \pm 4,62$ ha; $n = 5$) e das fêmeas ($3,82 \pm 2,30$ ha; $n = 4$) não diferiu estatisticamente (Teste t ; $t = 0,084$; $P = 0,935$; Figura 3).

A similaridade no tamanho do território e área de vida entre machos e fêmeas pode ser atribuída a uma série de fatores interligados. Em relação à área de vida, essa semelhança pode estar relacionada ao uso compartilhado de recursos e ao deslocamento conjunto do par, o que permite que ambos os sexos explorem áreas adjacentes em busca de alimentação, abrigo (Fujikawa; Tubelis, 2020). A similaridade no tamanho do território defendido pode ocorrer devido ao fato da espécie ser residente e manter o vínculo com o parceiro ao longo do ano, fatores que podem favorecer um aumento na sobrevivência e no sucesso reprodutivo reprodução dos indivíduos (Fedy; Stichbury, 2005). A evolução da defesa conjunta do

território pode estar associada a uma maior eficiência na proteção dos recursos ou mesmo da escassez de ambientes adequados para a espécie (Adams, 2001; Khoury, 2012).

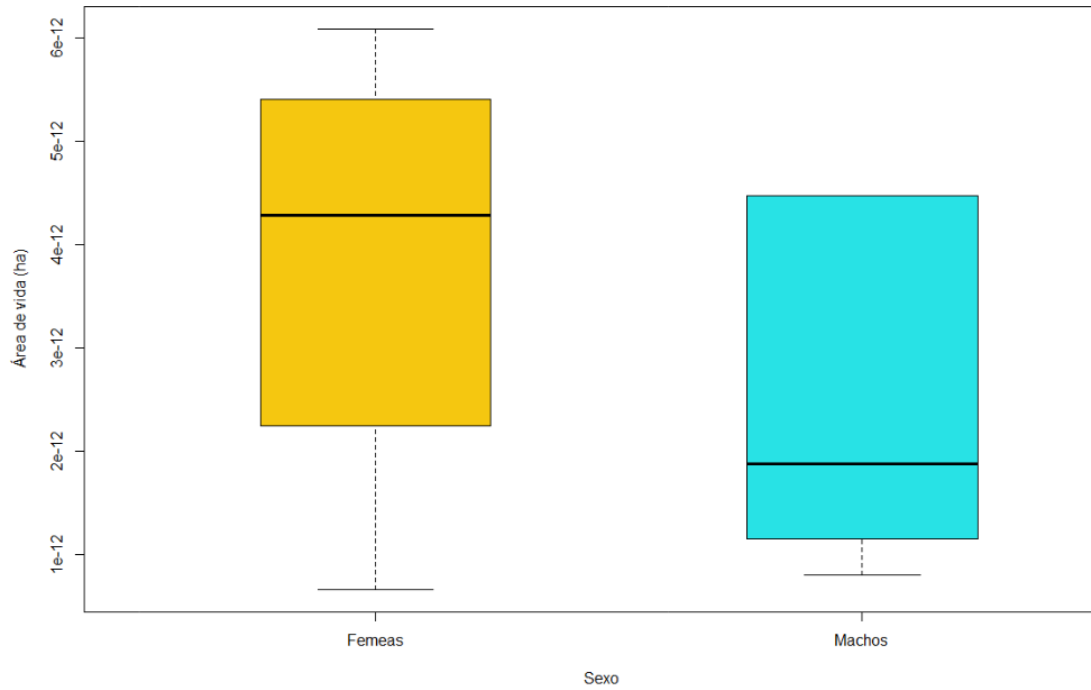


Figura 3: Área de vida de machos e fêmeas da choca-de-asa-vermelha (*Thamnophilus torquatus*) na Estação Ecológica de Águas Emendadas

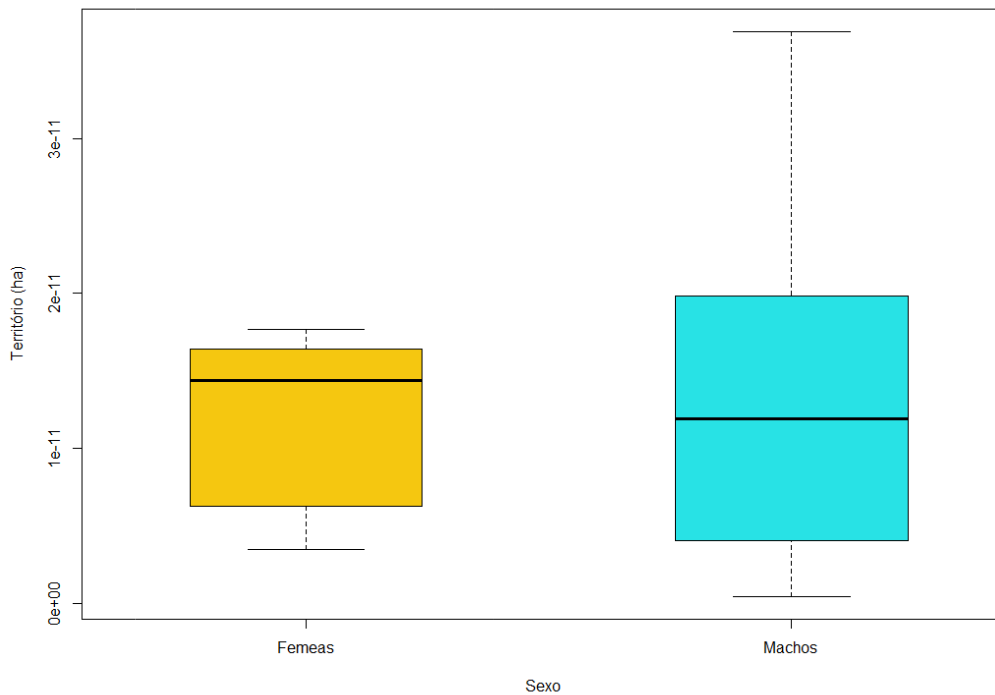


Figura 4: Território de machos e fêmeas da choca-de-asa-vermelha (*Thamnophilus torquatus*) da Estação Ecológica de Águas Emendadas.

Não foi observada diferença significativa no tamanho dos territórios entre os períodos reprodutivo ($6,56 \pm 1,86$ ha) e não reprodutivo ($5,79 \pm 4,88$ ha; Mann-Whitney; $U = 43$; $P = 0,155$). As razões para uma agressividade constante em períodos reprodutivos e não reprodutivos podem ser atribuídas à disponibilidade limitada de recursos alimentares e áreas de nidificação (Adams, 2001). Resultado semelhante foi observado no papa-figos tropical (*Icterus icterus*), que mantiveram tamanhos semelhantes de territórios durante as estações reprodutiva e não reprodutiva, sugerindo que os territórios funcionam como fontes para a aquisição de recursos durante todo o ano (Odom, 2019).

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A territorialidade na choca-de-asa-vermelha é caracterizada por uma defesa conjunta e cooperativa entre machos e fêmeas. Acredita-se que essa forma de comportamento territorial tenha evoluído como um mecanismo para limitar o acesso de indivíduos da mesma espécie aos recursos escassos do ambiente. Além da territorialidade, comum em espécies de Tamnofilídeos, a diferença no tamanho do território entre machos e fêmeas não foi perceptível, o qual sugere um papel homogêneo na defesa territorial. Uma vez que a defesa territorial pode estar associada a vantagens mútuas, como o aumento na chance de sobrevivência dos filhotes, proteção de recursos e aumento do sucesso reprodutivo dos indivíduos, favorecendo o estabelecimento de vínculos duradouros entre os parceiros.

No entanto, para uma compreensão mais abrangente sobre o papel de machos e fêmeas na territorialidade e seu impacto no valor adaptativo, são necessárias considerações adicionais. Estudos futuros podem aprofundar nosso conhecimento sobre como essas estratégias de defesa territorial atuam sobre o valor adaptativo da choca-de-asa-vermelha.

REFERÊNCIAS

- ADAMS, E. S. **Approaches to the study of territory size and shape**. Annual Review of Ecology and Systematics, v. 32, p. 277–303, 2001.
- ALCOCK, J. **Comportamento animal: uma abordagem evolutiva**. São Paulo: Artmed, 2009.
- ANDERSSON, M. B. **Sexual selection**. Princeton University Press, 1994.
- ANICH, N. M.; BENSON, T. J.; BEDNARZ, J. C. **Estimating territory and home-range sizes: Do singing locations alone provide an accurate estimate of space use?**. The Auk, 126, 626–634, 2009.
- ASHTON, B. J.; KENNEDY, P.; RADFORD, A. N. **Interactions with conspecific outsiders as drivers of cognitive evolution**. Nat Commun, v. 11, p. 4937, 2020.
- BAKER, R. R. **Insect territoriality**. Annual Review of Entomology, v. 28, p. 65–89, 1983.
- BARD, S. et al. **Vocal distinctiveness and response to conspecific playback in the spotted antbird, a neotropical suboscine**. The Condor, v. 104, p. 387–394, 2002.
- BENSCH, S.; HASSELQUIST, D. **Territory infidelity in the polygynous great junco warbler *Acrocephalus arundinaceus*: o efeito da variação na atratividade do território**. Journal of Animal Ecology, v. 60, p. 857–871, 1991.
- BLACKBURN, G.; RIDLEY, A. R.; DUTOUR, M. **Australian Magpies discriminate between the territorial calls of intra- and extra-group conspecifics**. Ibis, v. 165, p. 1016–1021, 2023.
- BOITEN, G. et al. **Females Are More Aggressive Than Males towards Same- and Opposite-Sex Intruders in the Blue Tit (*Cyanistes caeruleus*)**. Animals, v. 13, p. 585, 2023.
- BONNATTO, F. et al. **Female Intrasexual Territoriality and its Potential Adaptive Significance: The Pampean Grassland Mouse as an Ecological Model Species**. Ethology, v. 123, p. 230–241, 2017.
- BRANDBURY, J. W.; VEHRENCAMP, S. L. **Introdução**. In: **Principles of animal communication**. Massachusetts: Sinauer, 1998, pp. 1–11.
- BROWN, J. L. **The integration of agonistic behavior in the Steller's jay *Cyanocitta stelleri* (Gmelin)**. UC Publ Zoo, v. 60, p. 223–328, 1964.
- BROWN, J. L. **Territorial behavior and population regulation in birds: a review and re-evaluation**. Wilson Bulletin, v. 81, p. 293–329, 1969.
- CALENGE, C. **The package “adehabitat” for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals**. Ecological Modelling, v. 197, n. 4, p. 516–519, 2006.

CARPENTER, F. L. **The study of territoriality: Complexities and future directions.** The American Zoologist, v. 27, p. 401-409, 1987.

COLLINS, S. *et al.* Migration strategy and divergent sexual selection on bird song. **Proc. R. Soc. B.**, v. 276, p. 585-590, Feb. 2009.

COONEY, R.; COCKBURN, A. Territorial defence is the major function of female song in the superb fairy-wren, *Malurus cyaneus*. **Animal Behaviour**, v. 49, p. 1635-1647, 1995.

COOPER, J.; GARCIA-DEL-REY, E.; LACHLAN, R. Evolution of female song and duetting in the chaffinch (*Fringilla*) species complex. **Journal of Avian Biology**, v. 2023, 2023.

DEARBORN, D. **Interspecific Territoriality by a Rufous-Tailed Hummingbird (*Amazilia tzacatl*): Effects of Intruder Size and Resource Value.** Biotropica, v. 30, n. 3, p. 306-313, 1998.

DIATROPTOV, M.; OPAEV, A. **Bigger male Eurasian nuthatches (*Sitta europaea*) behave more aggressively in playback-simulated territorial intrusion.** J Ethol, v. 41, p. 185–193, 2023.

DRURY, J. *et al.* **Reproductive interference explains persistence of aggression between species.** Proceedings of the Royal Academy of London B, v. 282, p. 20142256, 2015.

DUGATKIN, L. A. **Principles of animal behavior.** New York, New York, USA: WW Norton, 2004.

ESTADES, C. F. **The effect of breeding-habitat patch size on bird population density.** Landscape Ecology, v. 16, n. 2, p. 161-173, 2001.

FEDY, B.; STUCHBURY, B. **Territory defense in tropical birds: are females as aggressive as males?** Behavioral Ecology and Sociobiology, v. 58, p. 414-422, 2005.

FELFILI, J. M. *et al.* **Fitofisionomias e flora.** In: F. O. Fonseca (Org.). Águas Emendadas. Brasília: SEDUMA, 2008, p. 152-155.

FRANÇA, L. F. *et al.* **Passeriformes: nest predators and prey in a neotropical Savannah in Central Brazil.** Zoologia, v. 26, p. 799-802, 2009.

FREEMAN, S.; HERRON, J. C. **Análise evolutiva.** Artmed, 2009.

FUJIKAWA, A., & TUBELIS, D. P.. (2020). **Área de vida de *Cistothorus platensis* (Aves: Troglodytidae) no Cerrado brasileiro.** Iheringia. Série Zoologia, 110, e2020006.

GRAFE, T.; BITZ, J. Functions of duetting in the tropical boubou, *Laniarius aethiopicus*: territorial defence and mutual mate guarding. **Animal Behaviour**, v. 68, p. 193-201, Nov. 2004

GILL, F. B. **Ornithology.** Macmillan, 2007.

GILL, F. B.; WOLF, L. L. **Economics of Feeding Territoriality in the Golden-Winged Sunbird.** Ecology, v. 56, n. 2, p. 333-345, 1975.

KAUFMANN, J. H. **On the definitions and functions of dominance and territoriality.** Biological Reviews, v. 58, n. 1, p. 1–20, 1983.

KATTAN, G. H.; BELTRAN, J. W. **Rarity in antpittas: territory size and population density of five *Grallaria* spp. in a regenerating habitat mosaic in the Andes of Colombia.** Bird Conservation International, v. 12, n. 3, p. 231-240, 2002.

KHOURY, F.; BOULAD, N.; JANAYDEH, M. **Territory size variations in wintering Finsch's Wheatears, *Oenanthe finschii*.** Zoology in the Middle East, v. 57, n. 1, p. 35-43, 2012.

LAVER, P. N.; KELLY, M. J. **A critical review of home range studies.** The Journal of Wildlife Management, v. 72, n. 1, p. 290-298, 2008.

LEGGE, S. et al. **Territoriality and density of an Australian migrant, the Buff-breasted Paradise Kingfisher, in the New Guinean non-breeding grounds.** Austral Ornithology, v. 104, n. 1, p. 15-20, 2004.

KAJIKI, L. N. et al. **Individual territoriality in lekking species: the case of the Helmeted Manakin.** Emu - Austral Ornithology, v. 123, n. 1, p. 35-48, 2023.

LOPEZ-SEPULCRE, A.; KOKKO, H. **Territorial defense, territory size and population regulation.** American Naturalist, v. 166, n. 2, p. 317-329, 2005.

MAHER, C. R.; LOTT, D. F. **Definitions of territory used in the study of variation in vertebrate spacing system.** Animal Behaviour, v. 49, n. 6, p. 1581-1597, 1995.

MARTÍNEZ-HESTERKAMP, S. et al. **Territoriality in diurnal raptors: relative roles of recent evolution, diet and nest site.** Biological Journal of the Linnean Society, v. 124, p. 126-137, 2018.

MATHIAS, L.; DUCA, C. **Territoriality of Six *Thamnophilidae* Species in A Cloud Forest in Southeastern Brazil.** BioOne, v. 128, p. 752-759, 2016.

MIKULA, P. et al. **Female solo song and duetting are associated with different territoriality in songbirds.** Behavioral Ecology, v. 31, p. 322-329, 2020.

MORTON, E.; DERRICKSON, K. **Song ranging by the dusky antbird, *Cercomacra tyrannina*: ranging without song learning.** Behavioral Ecology and Sociobiology, v. 39, p. 195-201, 1996.

NEWTON, I. **Experiments on the limitation of bird numbers by territorial behavior.** Biological Reviews, v. 67, n. 2, p. 129-173, 1992.

ODOM, K. J. et al. **Females and males maintain similar-sized, stable territories between breeding and nonbreeding seasons in a tropical oriole (*Icterus icterus*).** The Wilson Journal of Ornithology, v.131, n. 3, p.524-533, 2019.

ORIAN, G.; WILSON, M. **Interspecific Territories of Birds**. Ecological Society, v. 45, n. 4, p. 736-745, 1964.

PENTERIANI, V. et al. **Simultaneous effects of age and territory quality on fecundity in Bonelli's Eagle *Hieraetus fasciatus***. Ibis, v. 145, n. 2, p. E77-E82, 2003.

POWELL, R. A. **Animal home ranges and territories and home range estimators**. Research techniques in animal ecology: controversies and consequences, v. 442, n. 1, p. 65-110, 2000.

R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org>, 2022.

SOSA-LÓPEZ, J.; MENNIL, D. **The vocal behavior of the Brown-throated Wren (*Troglodytes brunneicollis*): song structure, repertoires, sharing, syntax, and diel variation**. J Ornithol, v. 155, p. 435-446, Nov. 201

TOBIAS, J. A. et al. **Territoriality, Social Bonds, and the Evolution of Communal Signaling in Birds**. Frontiers in Ecology and Evolution, v. 4, p. 1-15, 2016.

TOBIAS, J. A. et al. **Territoriality, Social Bonds, and the Evolution of Communal Signaling in Birds**. Journal of Evolutionary Biology, v. 24, n. 4, p. 2118–2138, 2011.

VERNER, J. **On the Adaptive Significance of Territoriality**. American Naturalist, v. 111, n. 5, p. 769-775, 1977.

ZIMMER, K.; ISLER, M. L. **Rufous-winged Antshrike (*Thamnophilus torquatus*), version 1.0**. In Birds of the World, Cornell Lab of Ornithology, 2020.

ZORZAL, R.; DUCA, C. **Effects of pairing *Thamnophilus ambiguus* males with females on the behavioral responses by males to playback**. Brazilian Journal of Ornithology, v. 24, n. 4, p. 300-302, 2016.