

SECRETARIA
DE
PÓS GRADUAÇÃO

Universidade Estadual de Campinas

Ecologia Alimentar de Traupídeos (Aves: Thraupinae) em uma
área de Mata Atlântica do Estado de São Paulo.

Marcos Rodrigues

Este exemplar corresponde à redação final da tese
defendida pelo candidato Marcos Rodrigues e aprovada
pela Comissão julgadora.

Jacques Vielliard

12/06/91

Tese apresentada ao Instituto de Biologia
da Universidade Estadual de Campinas para
obtenção do título de Mestre em Ciências.

orientador: Dr. Jacques M.E. Vielliard

Campinas

1991

BC/3104657

R618e

13929/BC

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

Indice

AGRADECIMENTOS.....	01
RESUMO.....	05
ABSTRACT.....	06
1. INTRODUÇÃO.....	07
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	11
2.1 Frea de estudo.....	11
2.2.1 Vegetação.....	12
2.2.2 Artrópodos.....	16
2.2.3 Aves.....	17
2.2 Procedimento de coleta de dados.....	18
2.3 Análise dos dados.....	20
3. RESULTADOS.....	23
3.1 Espécies.....	23
3.2 Estimativa do nicho alimentar.....	42
4. DISCUSSÃO.....	53
4.1 Sobreposição no substrato de forrageamento.....	53
4.2 Sobreposição estratigráfica.....	54
4.3 Comportamento e seleção de micro-habitat.....	57
4.4 Diferenças morfológicas.....	59
4.5 Sobreposição na escolha dos frutos.....	62
4.6 Sobreposição global e competição.....	64
5. CONCLUSÕES.....	68
6. Literatura citada.....	71
Apêndices.....	79

AGRADECIMENTOS

Durante os três anos de trabalho recebi ajuda e apoio de inúmeras pessoas e algumas instituições. Entre elas desejo mencionar:

o Prof. Dr. Jacques Vielliard pela orientação e apoio
em todas as fases do projeto;

o Prof. Dr. Wesley R. Silva pelas idéias iniciais, co-
orientação, ajuda no trabalho de campo, amizade e piadinhas;

o Prof. Dr. Douglas Stotz pelas modificações decisivas e idéias na primeira versão da tese;

o Dr. Luiz Otávio Marcondes Machado pela leitura e sugestões no manuscrito;

o meu amigo Prof. Dr. Alexandre Rusczyck por ter participado ativamente de todas as fases do projeto, seja como cientista, amigo, colaborador, artista e pensador;

o Prof. Frederico Rocha por ler e criticar atentamente
com ótimas sugestões a primeira versão da Tese;

o Dr. Hélio Camargo que permitiu meu acesso à coleção de traupídeos do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo;

o Prof. Sérgio Mendes pela hospitalidade no Museu de Biologia Prof. Mello Leitão em Santa Tereza (ES), onde pude também consultar a coleção de aves e a biblioteca;

o Prof. Paulo Moutinho pela inestimável ajuda no tratamento dos dados e pelas sugestões matemáticas;

o "professor" Paulo
estatísticas;
pela leitura e sugestões

o Prof. Dr. Paulo S. Oliveira por participar da pré banca, pela amizade e ajuda em todos os momentos;

os meus colegas de campo, entre eles Fábio Olmos, Mauro Galetti, Isaac Simão, Marco A. Pizo, Caio G. Machado, Luciana Passos e Maristela Paschoal.

o "seu" Lima, ex-administrador da Fazenda Intervales, cuja inteligência e experiência no mato sempre me empolgaram;

os guias e monitores de campo: Luis, Jair, Zé Floido, Eliseu, Elias, Dito e "seu" Oliveiro;

Caio Graco Machado, pelas inúmeras idéias durante a última fase da Tese;

meus irmãos Mauro e Marcelo por tudo e pela ajuda no uso do microcomputador;

meus colegas de turma, entre eles, Rudi, Luciano, Kléber, Nena e Cláudia pela ajuda moral;

a Suzana M.R. Alvares, pela ajuda no campo, colaboração, amizade, namoro, apoio moral, sem a qual este trabalho jamais teria sido concluído;

aos meus pais, Moysés e Marilena por tudo que fizeram até hoje.

Este trabalho foi parcialmente financiado pela CAPES, Fundação para a Produção e Conservação Florestal do Estado de São Paulo e Fundação MB.

"Ecology teaches us that humankind is not the center of life
on the planet." GREENPEACE

à meus pais Moysés e Marilena e à Suzana

RESUMO

Ecologia alimentar de traupídeos (Aves:Thraupinae) em uma área de Mata Atlântica do Estado de São Paulo.

A partir de um ano de observações na Mata Atlântica do sul do Estado de São Paulo ($24^{\circ} 11' S$; $48^{\circ} 32' W$), procurou-se relacionar a coexistência entre 13 espécies de aves da subfamília Thraupinae com a sua ecologia alimentar. Foram calculados, a partir de um índice de similaridade, as sobreposições do nicho referente a três parâmetros: substrato explorado na vegetação; estratificação vertical; e tipo de alimento.

Todas as espécies possuem uma dieta mista de frutos e artrópodos, sendo o néctar um elemento também importante. A sobreposição na altura em que as espécies se alimentam não se mostrou como fator de isolamento ecológico, sendo que a segregação foi acentuada em relação ao substrato de captura de presas e mais ainda na dieta frugívora. Espécies taxonomicamente próximas se segregaram principalmente quanto ao substrato de forrageamento. A sobreposição global do nicho foi baixa entre todas as espécies. A dieta frugívora foi o eixo mais importante para redução de competição entre as espécies, contradizendo o esperado para aves frugívoras.

ABSTRACT

The coexistence of 13 species of tanagers at Atlantic forest of southeast Brazil was correlated with its feeding ecology. The observations was done in one year and, it was estimated niche overlap based on three axes: subtracts of prey capture; vertical feeding zones; and food type.

Nearly all the species concerned had a mixed diet mainly on insect and fruit; nectar is also an important element of the diet of some species. The overlap of vertical feeding zones do not showed itself as a mechanism of ecological isolation. The overlap was high for subtracts of prey capture too, but relatively low for fruit food item. Closely related species showed segregation mainly for subtracts of prey capture. The overall niche overlap was low for all the species. Fruit diet was the most important axes in reducing competition, and its conflict to general thought on frugivorous species.

1. Introdução

Os ecólogos tem concentrado esforços para entender as diferenças na utilização dos recursos entre as espécies de uma determinada comunidade. Nas últimas três décadas, os estudos sobre partilha de recursos se tornaram frequentes (Jackson, 1981), estimulados pelos trabalhos de MacArthur (1958) e Hutchinson (1959). Os estudos de partilha de recursos analisam os limites da competição interespecífica sobre o número de espécies que podem coexistir (Schoener, 1974).

A idéia de competição e partilha de recursos entre espécies foi conduzido por um conceito importante: o "nicho". Grinnell em 1917 foi o primeiro pesquisador a aplicar o termo "nicho ecológico". Desde então, o conceito de nicho tem sido definido de diferentes formas (Hutchinson, 1978; Vandermeer, 1972; Whittaker e Levin, 1975). Segundo Alley (1982): "um nicho ecológico consiste das condições necessárias para suportar as atividades vitais de um tipo de organismo". A mensuração do nicho de uma espécie, entretanto, não é simples uma vez que o nicho envolve um conjunto imenso de variáveis que influenciam um organismo. Por isso, o tratamento moderno do nicho é o de Hutchinson (1978), que define o nicho como um hipervolume de "n" dimensões, de "todas as condições necessárias para manter as atividades vitais de um organismo" (Alley, 1982). O nicho é a distribuição da frequência de utilização de cada uma de

suas dimensões (Schoener, 1974). MacArthur (1958), estudando cinco espécies de aves da família Parulidae numa floresta de coníferas, foi um dos primeiros pesquisadores a estimar o nicho (ou uma das suas dimensões) de um organismo. Esses parulídeos constituiam um aparente paradoxo da teoria do nicho, pois contrariavam o princípio da exclusão competitiva, já que essas cinco espécies taxonomicamente muito próximas ocorriam sintopicamente e pareciam forragear da mesma maneira utilizando os mesmos recursos. Contudo, MacArthur observou que as cinco espécies forrageavam em lugares específicos e distintos da vegetação, possuindo, cada uma, um modelo único de exploração do ambiente, ou seja, um nicho diferente.

As evidências que demonstram que os padrões de partilha de recursos entre espécies são resultados do efeito da competição ainda são um tema polêmico entre os ecólogos. Em duas revisões recentes sobre o assunto, Schoener (1983) e Connell (1983) enumeraram uma lista de estudos que envolvem partilha de recursos na natureza e discutiram a frequência de ocorrência de competição. Segundo Schoener, em 76% dos estudos, a competição ocorre, enquanto de acordo com Connell apenas 55%. Essa diferença foi devida a escolha de critérios diferentes. Enquanto Schoener incluiu qualquer estudo, Connell excluiu os estudos que não possuíam experimentos de controle.

Os tipos de partilha de recurso entre as espécies podem ser agrupados em três aspectos principais: habitat (espaço),

tipo de alimento, e tempo (Schoener, 1986). Habitat foi o modo de partilha mais comum encontrado por Schoener (1974), baseado em 81 estudos envolvendo três ou mais espécies de animais, desde protozoários até grandes mamíferos. Essa predominância é discutida por Schoener (1986).

Os mecanismos de coexistência entre espécies de aves não deixam de seguir os padrões acima. Coexistência é definida como a ocorrência de duas espécies que utilizam recursos limitados no mesmo habitat ; tal condição é possível devido a evolução de diferenças mínimas na utilização dos recursos (Cody, 1974). Os mecanismos de coexistência em aves podem se dar de várias maneiras: segregação por habitat, estratificação vertical, alimento e comportamento alimentar, e tempo (veja revisão em Cody 1974). As espécies de aves que ocorrem num mesmo habitat podem se separar, quanto à partilha de recursos, de diferentes formas: as atividades alimentares podem ser exploradas em diferentes partes das plantas ou em diferentes espécies de plantas; podem forragear preferencialmente numa determinada altura da vegetação; e podem comer diferentes tipos de alimentos com diferentes comportamentos. A todo esse conjunto pode-se chamar de ecologia alimentar das espécies (Cody, 1974).

O objetivo do presente trabalho foi o de caracterizar diferenças entre as espécies dentro do habitat, chamado aqui genericamente de Mata Atlântica. Procurou-se relacionar a coexistência entre espécies de aves da subfamília Thraupinae

com a sua ecologia alimentar (substrado explorado na vegetação; estratificação vertical; e tipo de alimento). Este grupo de aves foi escolhido pelas seguintes razões:(1) são aves relativamente abundantes e conspícuas;(2) muitas espécies são taxonomicamente estreitamente relacionadas, sendo que para dois géneros *Thraupis* e *Tangara*, existem 3 espécies congenéricas;(3) os traupídeos formam um grupo de frugívoros-insetívoros com características morfológicas, comportamentais e tróficas que os fazem pertencer a mesma guilda. A partilha de recursos é mais facilmente estudada entre membros simpátricos de um grupo de espécies que tenha alguma similaridade em seu papel trófico (Root, 1967 e Terborg e Robinson, 1986).

Ao analisar a partilha de recursos entre membros dessa subfamília testa-se a importância dos parâmetros ecológicos escolhidos, como também servem de subsídios para um melhor conhecimento da biologia dessas aves e da estrutura desse grupo no ambiente "Mata Atlântica", ainda muito pouco estudado quanto aos seus aspectos mais básicos.

2. Material e Método:

2.1 Área de Estudo:

A Fazenda Intervales (FI) é uma reserva estadual de 38000 ha cuja sede está localizada no município de Capão Bonito ($24^{\circ} 11' S$, $48^{\circ} 32' W$). A altitude varia desde o baixo Vale do Ribeira a 60 m do nível do mar até 1100 m. As observações foram efetuadas em áreas com cotas entre 800 e 900 m. A paisagem é constituída de estreitos e profundos vales, com terrenos íngremes cobertos por densa mata.

Os dados meteorológicos foram obtidos da Estação Posto Porto, no município de Capela do Alto ($23^{\circ} 33' S$; $47^{\circ} 45' W$), situada a 590 m de altitude e localizada a cerca de 20 km da área de estudo. Foram fornecidos pela seção de climatologia do Departamento de Águas e Energia Elétrica (DAEE) do Estado de São Paulo. A média anual total de precipitação durante os anos de 1986, 1987 e 1989 foi de 1481,3 mm.

A sazonalidade pode ser definida com duas estações: a úmida que começa em final de abril e se estende até agosto; e a superumida, de setembro a março. Convém notar que a diferença entre as duas estações é muito pouco pronunciada, pois a maior parte dos dias é nublado ou chuvoso. Assim pode-se classificar esse ambiente como Mata Nebular (veja Willis, 1989).

2.1.2 Vegetação:

O alto da Serra do Paranapiacaba é ocupado pela "Mata Pluvial da Encosta Atlântica", ou simplesmente "Mata Atlântica". Este tipo de formação vegetal distribui-se ao longo da costa leste do Brasil. Originalmente estendia-se desde próximo ao Cabo de São Roque ($5^{\circ} 45' S$) no estado do Rio Grande do Norte, até Osório ($29^{\circ} 50' S$) no estado do Rio Grande do Sul (Andrade-Lima, 1966).

No estado de São Paulo, a Mata Atlântica distribuía-se por toda a Serra da Mantiqueira e a Serra do Mar, que compreende a Serra da Bocaina e a Serra de Paranapiacaba. Entretanto, hoje, devido a ação antrópica, restam menos de 3% da cobertura vegetal original, espalhadas em pequenas ilhas que são na maioria reservas florestais. A Fazenda Intervales é uma dessas áreas remanescentes que faz divisa com outros três Parques estaduais (P.E. Carlos Botelho, P.E. Alto Ribeira e P.E. Xitué) que somam um total de mais de 200.000 ha de mata conservada (fig. 1).

A Mata Atlântica é um tipo de vegetação caracterizado por densos grupamentos arbóreos, um elevado número de epífitas (Bromeliaceae, Orquidaceae, Araceae, Piperaceae e Pteridófitas) e muitas lianas lenhosas.

Não existem estudos detalhados da flora e vegetação específicos da Fazenda Intervales. Jackson (1978), Klein (1980), Silva e Leitão-Filho (1982), e Morellato et al. (1989) enfocam a composição florística, ecologia e fenologia

SÃO PAULO

RIO DE JANEIRO

• SÃO PAULO

P.N. do Serra
da Bocaina



P.E. do Quilombo
Núcleo de Itaipava
Núcleo de Caraguatuba

Núcleo Picinguaba

P.E. Ilha Anchieta

Núcleo de Caraguatuba

P.E. Ilhabela

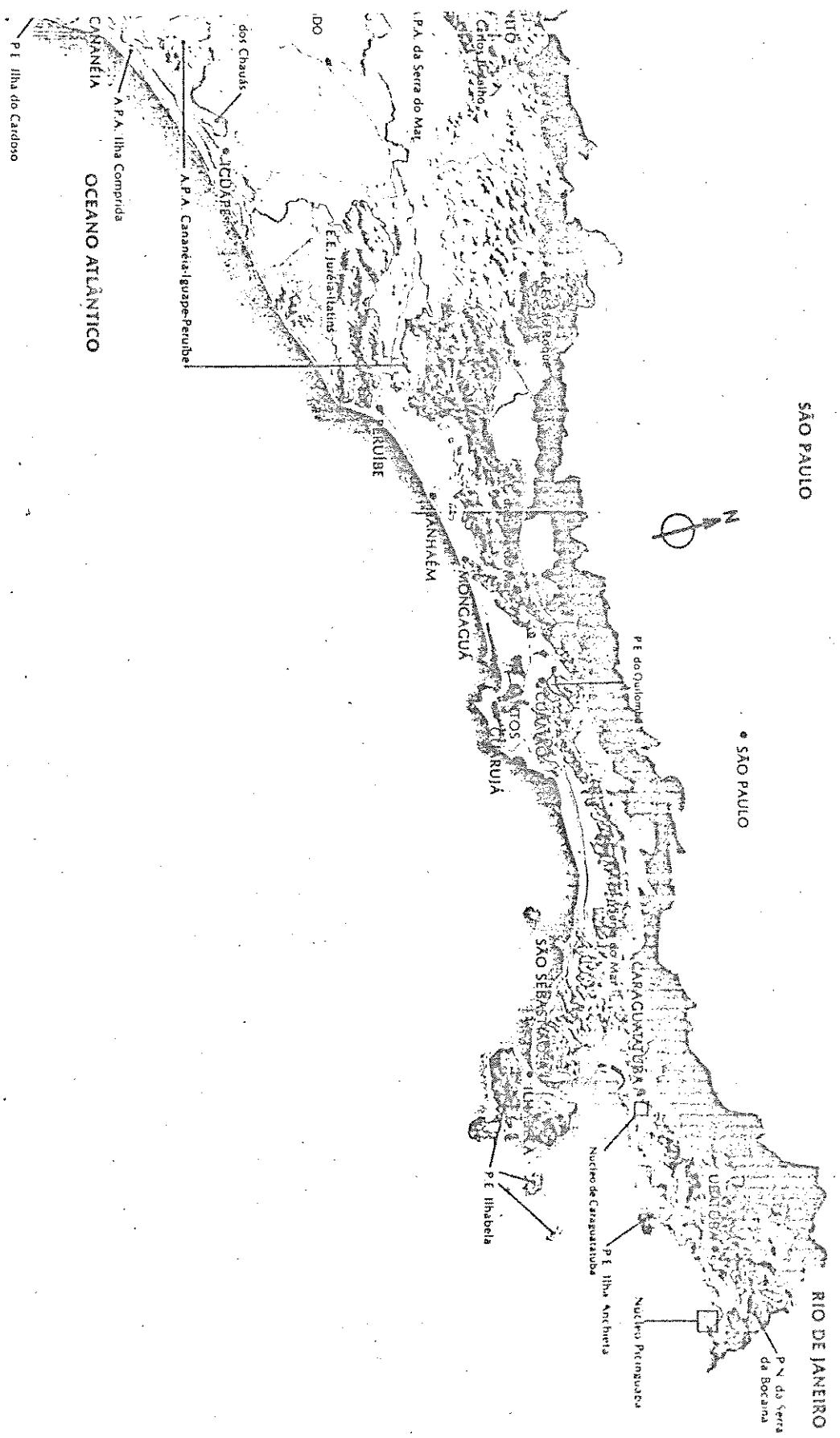


Figura 1: Mapa que localiza a Fazenda Intervales no sudeste do Estado de São Paulo.

de trechos da Mata Atlântica, que se assemelham em muitos aspectos à área de estudo.

A maioria das árvores florescem e frutificam em estações bem definidas. Os botões florais aparecem predominantemente no final da estação seca. Para os arbustos de sub-bosque e orla da mata, as flores e frutos estão disponíveis o ano todo (principalmente Melastomataceae, S.M.R. Alvares, em preparação. fig 2), mas, aparentemente, há um aumento na diversidade de frutos durante a estação chuvosa (setembro a fevereiro). Entretanto, essas observações sistemáticas sobre a estação de frutos foram feitas em plantas cujos frutos são notadamente ornitocóricos (segundo a classificação de van der Pijl, 1972), e essas generalizações não podem ser aplicadas às espécies que produzem outro tipo de fruto.

A seguir são descritos os ambientes das quatro trilhas pré-existentes onde o estudo foi realizado:

Trilhas "A" e "B" (vegetação primária): Matas primárias são encontradas na base das encostas ("grotões"), que possuem aspectos de matas bem desenvolvidas com árvores altas (30 a 35 m), de copas densas, com sub-bosque pouco denso, de fácil penetração. Algumas espécies do estrato arbóreo mais comuns são: *Ocotea spp.*, *Sloanea sp.*, *Mabea sp.*, *Virola oleifera*, *Cedrela fissilis*, *Hymaea courbaril*, *Pterocarpus violaceus*, *Cabralea canjerana*, *Schizolobium parahyba*, *Cariniana sp.*, *Ficus spp.*, *Byrsonima sp.* No estrato médio dessa vegetação se encontra um grande número de árvores de 6 a 12m de

Melastomataceae

N = 8 spp

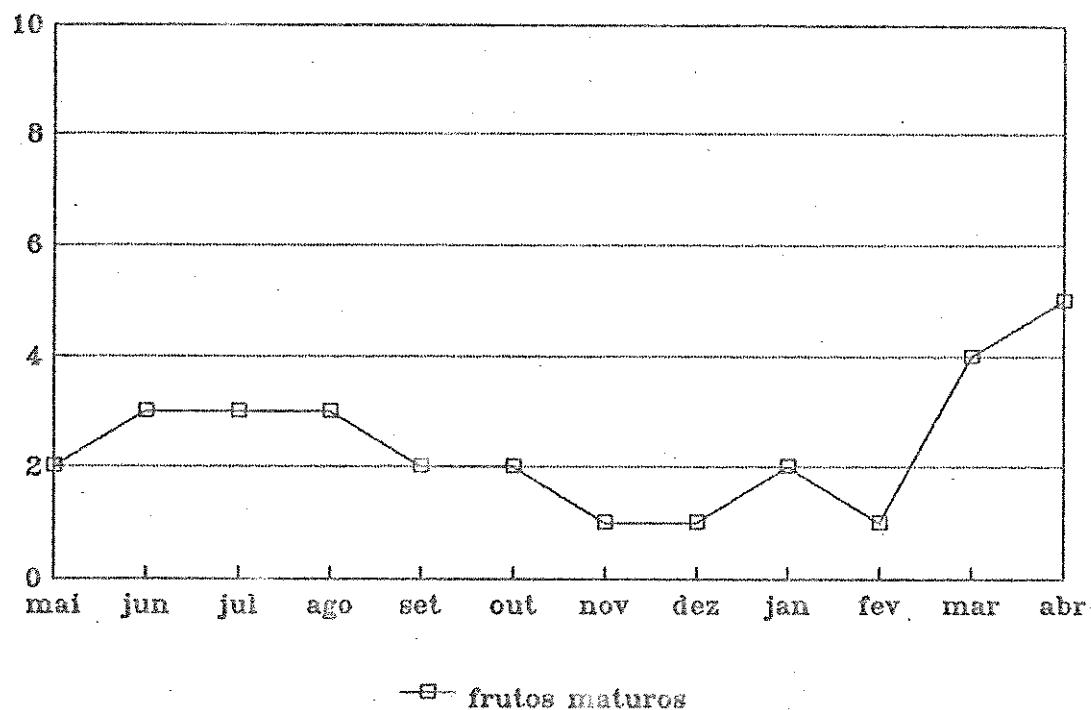


Figura 2: Variação anual do número de espécies de Melastomataceae com frutos ornitocárpicos maduros na FI. Dados referentes a maio de 1989 à abril de 1990 cedidos por Suzana M.R. Alvares (em preparação).

altura. Entre elas, o palmito *Euterpe edulis* (Palmae) que apesar de seu corte intensivo no passado, ainda é hoje abundante em algumas áreas. Há ainda um bambu de grande porte *Guadua angustifolia*, o taquarussú.

Trilha "C" (áreas com vegetação secundária recente): Existem diferenças entre os tipos de vegetação secundária devido a sua série sucessional. Segundo Klein (1980), os tipos predominantes na área de estudo são o "Rapanietum", constituído principalmente por *Rapanea ferruginea* (R e P) Mez, uma Myrsinaceae, e o "Tibouchinetum", dominado por *Tibouchina* sp. (Melastomataceae). Na área de estudo estas formações são cercadas por matas secundárias mais velhas. Estas áreas possuem um sub-bosque que pode variar desde muito denso, com a presença da taquarinha *Chusquea meyeriana* até locais abertos com os xaxins e uma grande quantidade de *Heliconia* sp. (Musacea).

Trilha "D": São áreas abertas em que estão as habitações humanas com pequenas hortas, pomares e plantações (principalmente o milho). Há também uma plantação de aproximadamente 1 ha de *Eucaliptus* sp. que florescem de abril a julho. Em alguns pontos isolados constata-se a presença de Melastomataceae na orla da mata e a invasora de plantações abandonadas *Phytolacca* sp. (Phytolaccaceae).

2.1.3 Artrópodos

Não existem estudos sobre a sazonalidade e abundância de insetos na FI. Ferrari (1986) trabalhando em mata

semidecidua mas ainda nos domínios da Mata Atlântica encontrou alta correlação positiva entre abundância de insetos e a pluviosidade mensal, (outros artrópodos também eram abundantes durante a estação mais úmida). A FI, um ambiente mais úmido do que o estudado por Ferrari, pode permitir uma maior estabilidade nas populações de artrópodos (veja Janzen e Schoener, 1968).

2.1.4 Aves

Na FI ocorrem cerca de 400 espécies de aves pertencentes a 38 famílias (J. Vielliard e W.R. Silva com. pess.). Os traupídeos formam uma subfamília heterogênea de aves das regiões Neotropical e Neartica conhecidos como sanhaços, gaturamos, saís, saíras e tiês (Sick, 1985). Estes formam um grupo taxonômico complexo entre os Oscines de nove primárias, aparentados aos parulídeos, emberizídeos e icterídeos. A nomenclatura segue o volume 13 do "Peters" Check-list of Birds of the World (Paynter, 1970) que reúne os traupídeos, alguns antigos Coerebidae ("Honeycreepers") e o gênero *Tersina* em uma subfamília (Thraupinae) de Emberizidae, proposta recentemente corroborada pelos estudos de hibridação de DNA de Sibley et al. (1988). Estas aves pertencem a uma guilda bem definida que usa insetos e pequenos frutos carnosos como principal recurso alimentar (Isler e Isler, 1987).

Na Mata Atlântica do sul do estado de São Paulo podem ocorrer 33 espécies de traupídeos segundo Isler e Isler

(1987). Foi acumulado um número adequado de observações para 13 espécies. Para quatro espécies (*Schistochlamys ruficapillus*, *Thraupis palmarum*, *Tangara preciosa* e *Pipraeidea melanonota*) o número de observações foi insatisfatório para análise quantitativa. As espécies como *Tachyphonus cristatus*, *Piranga flava*, *Ramphocelus bresilius* e *Chlorophanes spiza* tem distribuição restrita às baixadas próximas ao litoral e não ocorrem na área de estudo. As espécies de *Euphonia*, bem como *Chlorophonia cyanea*, *Orchesticus abeillei*, *Habia rubica* e *Pyrrhocoma ruficeps* são de ocorrência rara ou observação difícil, e por isso omitidos da análise.

2.2 Procedimento de coleta dos dados

Durante 13 meses (janeiro de 1989 a janeiro de 1990), observou-se o comportamento alimentar dos traupídeos que ocorrem na F.I. Escolheu-se quatro trilhas pré-existentes que cobrem três diferentes ambientes da área. Cada trilha foi percorrida ao longo das cinco ou seis primeiras horas após o nascer do sol (quando a atividade alimentar das aves é maior) duas vezes por mês, totalizando oito dias de amostragem em cada mês. Observações adicionais foram obtidas em outros períodos do dia. O método de anotação foi o mesmo usado por Hartley (1953) e Snow e Snow (1971), onde primeiro são definidas as unidades de comportamento, sendo cada ocorrência deste pontuada, obtendo-se sua frequência de ocorrência. Essa unidade de comportamento é referida como

"bout" (Lehner, 1979). A escolha e definição das unidades comportamentais foram baseadas em experiência de campo adquirida durante o ano de 1988, e na terminologia tradicional (ver referências em Isler e Isler 1987).

Para cada indivíduo de determinada espécie observada forrageando era estimada a altura na vegetação e registrado o estrato correspondente: baixo-bosque (estrato subarbustivo), médio-bosque (estrato arbustivo e arbóreo) e dossel (estrato arbóreo mais alto). Também era anotado o substrato em que a ave procurava a presa, ou seja, sobre galhos, folhas verdes, folhas mortas, musgos, epífitas ou solo. Foram incluídos também como substratos as categorias aéreo, correição de formigas, flores e frutos. Quando a ave era observada se alimentando de frutos, também foi registrado o comportamento seguindo a terminologia de Moermond e Denslow (1985), e a espécie vegetal.

Cada "bout" foi tomado a partir da primeira observação de um indivíduo ('observação pontual'). Quando possível, o indivíduo era seguido para se coletar um maior número de "bouts" ('observação sequencial'). Segundo Morrisson (1984), a 'observação pontual' revela-se incompleta a medida que os eventos relativamente raros não são coletados. Assim, a 'observação sequencial' é mais apropriada pois diminui desvios desse tipo na amostragem. Entretanto, a 'observação sequencial' é inviável em ambientes florestais de sub-bosque denso como os da Mata Atlântica, onde a primeira observação de um indivíduo é geralmente a única. Os desvios na

amostragem provenientes desse problema são esperados para todas as espécies, e possivelmente não devem alterar a interpretação dos resultados.

A vegetação da área de estudo é constituída por um mosaico de habitats (veja seção 2.1.). Devido a isso, neste trabalho foi possível registrar a ocorrência das aves em apenas dois tipos principais de habitat: mata, e áreas abertas.

Foi feito o acompanhamento de 28 espécies vegetais com características notadamente ornitocóricas (segundo a classificação de van der Pijl, 1969) presentes na orla da mata para quantificar a sobreposição da dieta das aves, bem como para observar o comportamento de captura dos frutos pelas mesmas. As espécies vegetais foram identificadas por S.M.R. Alvares com auxílio de especialistas do Departamento de Botânica da Universidade Estadual de Campinas.

2.3. Análise dos dados:

Para determinar a sobreposição de nicho em cada uma de suas dimensões (substrato de procura, ocupação vertical e espécie de fruto e flor) usou-se o índice de Horn (1966) modificado do índice de Morisita: $\alpha = 2 \sum X_i Y_i / (\sum X_i + \sum Y_i)$, onde X e Y são as proporções de determinado recurso i usado pelas espécies X e Y respectivamente. O índice de Morisita (1959), segundo Wolda (1981), mostra-se independente do tamanho da amostra e da diversidade, embora seja muito sensível a variações na

abundância de uma determinada espécie. A modificação por Horn (1966) compensa essa sensibilidade e o torna o mais adequado (Wolda, 1981).

As dimensões escolhidas para análise do nicho são independentes. A combinação mais apropriada para estimar a sobreposição do nicho total é: $P_{xi} P_{yi} (\sum h_{xij} \cdot h_{yij}) \sum s_{xij} \cdot s_{yij} + P_{xf} \cdot P_{yf} (\sum h_{xfj} \cdot h_{yfj}) \sum F_{xfj} \cdot F_{yfj} + P_{xn} \cdot P_{yn} (\sum h_{xnj} \cdot h_{ynj}) \sum F_{xnj} \cdot F_{ynj}$; onde P é a proporção de observações da espécie x ou y usando o recurso i (insetos), f (frutos) ou n (néctar); h é a proporção de observações da espécie x ou y enquanto usa o recurso i , f ou n na classe de altura j ; s é a proporção de observações da espécie x ou y enquanto forrageiam insetos no substrato j ; F é a proporção de observações da espécie x ou y enquanto forrageiam flores (n) ou frutos (f) (D. Stotz, com. pess.; veja May 1975). Essa equação inclui a classe de altura (ou estrato) em que o recurso "flor" foi usado. Entretanto, como essa variável não foi amostrada, aqui ela é tratada como se fosse 1 (sobreposição total) para todas as espécies. Isto pode resultar numa superestimativa de sobreposição, mas dá melhores resultados se o recurso néctar fosse retirado inteiramente da análise.

Outro parâmetro usado na estimativa da diferenciação do nicho entre as espécies é a morfologia do aparelho alimentar, no caso as aves, o tamanho e forma do bico (Hutchinson 1959, Klopfer e MacArthur 1960, Crowell 1962, Schoener 1965 e 1974, Root 1967, Grant 1972 e Willson 1972). Este parâmetro

foi utilizado apenas para corroborar evidências complementares.

Os dados morfométricos das aves foram obtidos de espécimes do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, onde teve-se o cuidado de amostrar apenas indivíduos coletados próximo a região da área de estudo (apêndice 1). Alguns dados foram complementados com espécimes do Museu de Biologia Prof. Mello Leitão, Espírito Santo. As aves foram medidas em sete diferentes dimensões: comprimento total, comprimento do tarso, comprimento da asa, comprimento da cauda, e comprimento, altura e largura do cílmen. As medidas foram tomadas com paquímetro com precisão de 0,05 cm. Os pesos foram obtidos de Sick (1985) e Isler e Isler (1987) (veja apêndice 1).

3. RESULTADOS

3.1. Espécies

Cissopis leveriana (Cis)

Esta é uma das maiores espécies de traupídeos, tendo em média 29 cm de comprimento (tab.1) com peso de 75 g nos machos e 69 g nas fêmeas (Isler e Isler, 1987). *C. leveriana* possui um dos maiores cílmens entre as espécies estudadas, sendo a única cuja relação asa/cauda é menor que 1 (tab. 1).

De 78 observações do comportamento alimentar, *C. leveriana* dispendeu 51,3% na coleta de frutos, 16,7% na captura de artrópodos e o restante (32%) visitando flores provavelmente em busca de néctar (tab. 2).

Quando procura artrópodos usou principalmente o estrato do dossel da mata (93,3%, N= 26) com predominância acima dos 10 m de altura (fig.3 e 4). *C. leveriana* capturou presas nas folhas (69%, N= 13) e galhos (31%) usando duas técnicas diferentes: (1) examina as folhas agarrando-se a elas, ficando algumas vezes com a cabeça para baixo ou com o corpo em posição horizontal, sempre com movimentos lentos; (2) pulando entre e ao longo dos galhos sem folhas do interior das copas fazendo pequenas pausas onde olha e eventualmente bica os lados de baixo e de cima destes.

Quando apanha frutos, sempre o fez sobre um poleiro, podendo adotar posições de cabeça para baixo para alcançá-los. *C. leveriana* mandibulou (ato que consiste de movimentos

rápidos da mandíbula e maxila que acabam por separar a baga da casca e ou da semente do fruto) frutos pequenos (com até 9 mm de diâmetro), como os de *Leandra* spp. e *Miconia* spp. (Melastomataceae), mas engoliu frutos menores como *Rapanea ferruginea* (4 mm de diâmetro) (Myrsinaceae) e *Trema micanthra* (Ulmaceae). Também engole sementes ariladas grandes como a de *Cabralea cangerana* (Meliaceae). Captura frutos de *Solanum mauricianum* (Solanaceae) retirando-os da infrutescência com o bico e levando-o a um galho rígido de outra árvore onde apoiava-o e comia-o, arrancando pedaços. No caso de *Psidium catleyanum* (Myrtaceae), a ave arranca pedaços do fruto sem removê-lo do pecíolo e os engole no local deixando cair as sementes no solo ou sobre a vegetação.

Hemithraupis ruficapilla (Hem)

É uma espécie de pequeno porte (13 cm) com o menor peso dentre as estudadas, embora o tamanho do culmen seja intermediário entre as demais (tab. 1).

Em 41 observações sobre o comportamento alimentar dessa espécie, 63,4% foram empregadas na captura de artrópodos, 29,3% na remoção de frutos e 7,3% em coleta de néctar em flores (tab. 2).

Forrageia artrópodos principalmente nas copas da vegetação (92,3%, N= 26) acima dos 10 m de altura (96,1%) raramente descendo abaixo disso. Procura as presas em folhas (96,1%, N= 26) embora uma vez tenha sido observado capturando um inseto sobre um galho (tab. 3 e fig. 3 e 4). A

técnica de forrageamento usada é a de um "limpa-folhas" ("foliage-gleaner"), onde a ave se move rapidamente ao longo de um ramo com folhas, examinando-as com o bico uma a uma em ambas as superfícies. Algumas vezes, também usa o método no qual a ave pousa sobre um poleiro e observa as folhas próximas para então, esticar-se rapidamente sobre estas e capturar a presa. Este comportamento corresponde ao "peer and pick" de Isler e Isler (1987).

H. ruficapilla foi visto coletando apenas os frutos de *Trema micrantha* (Ulmaceae), uma árvore que cresce em estágios sucessionais secundários da vegetação, comum ao longo de trilhas. A maioria dos frutos foram retirados no dossel (83%, N= 12) a mais de 10 m de altura (91,7%) (fig. 3 e 4). A ave retira os frutos sempre sobre um poleiro pegando-os diretamente ("pick") e engolindo-os por inteiro sem mandibulação. Pode também esticar-se até um fruto ficando em posição de cabeça para baixo ("reach").

Orthogonyx chloricterus (Ort)

É uma espécie de porte relativamente grande (18 cm) com aproximadamente 40 g de peso, possuindo o maior cúlmen entre as estudadas (2,0 cm)(tab. 1).

As 146 observações do comportamento alimentar estão quantificadas na tabela 2. Na procura por artrópodos usa exclusivamente o dossel da mata (100%) sempre em árvores altas em folhas (67,6%, N= 111), epífitas (20,7%) e galhos (11,7%) (tab. 3). Usa a técnica de "limpa-folhas", como

descrito para *Hemithraupis ruficapilla* quando forragea sobre as folhas, assemelhando-se a um *Phylidor* sp. (Furnariidae, "limpa-folhas-verdadeiro"). Procura presas em epífitas, principalmente bromélias, onde pousa nas inserções das folhas e estica o corpo para dentro destas onde procura com o bico, sempre se deslocando rapidamente.

Esta espécie desce ao sub-bosque (64,3%, N= 14) para apanhar frutos, mas evitou alturas menores que 3 m (fig. 3 e 4). Quando apanha os frutos, sempre o faz sobre um poleiro. *O. chloricterus* come os frutos de *Ficus* sp. tirando-os do caule e arrancando pedaços sem ajuda de um apoio e deixando cair vários pedaços no solo ou sobre a vegetação. Engole totalmente o fruto de *Rapanea ferruginea* (Myrsinaceae). *O. chloricterus* coleta néctar de árvores de grande porte com flores grandes e vistosas, entre elas as Bombacaceae (*Pseudobombax* e *Bombax*) e o *Eucalyptus*.

Tachyphonus coronatus (Tac)

É uma espécie de médio porte com 16 cm de comprimento total e aproximadamente 28,5 g de peso e com culmen grande (tab. 1).

A tabela 2 mostra a proporção dos principais itens alimentares da dieta de *Tachyphonus coronatus* ao longo do ano.

T. coronatus procurou artrópodos predominantemente no estrato mais baixo, o baixo-bosque (54,9%, N= 31) e médio-bosque (29%) raramente forragendo o estrato superior

(16,1%). A altura preferida de forrageamento foi entre 0 e 3 m (64,5%)(fig. 3 e 4). Esta ave procura suas presas em folhas (64,5%), galhos (19,4%,), no solo (12,9%) e também em musgos sobre galhos (3,2%)(Tab.3). Com movimentos rápidos, *T. coronatus* pula entre ramos com folhas, examinando-as com o bico (semelhança a um "limpa-folhas"), porém capture as presas fazendo ataques em vôo ("sallying").

Frutos de várias espécies vegetais compõe a dieta de *T. coronatus*. Ele as obtém no baixo-bosque (62,5%, N= 40) à altura de até 3 m (62,5%) (fig. 3 e 4). O fruto pode ser retirado de várias formas: bicando pedaços diretamente sobre um poleiro ("from a perch - pick") no caso do moranguinho silvestre; ainda pousado, engole por inteiro o fruto de *Rapanea ferruginea* (Myrsinaceae); capture frutos de *Gomidesia* sp (Myrtaceae), *Leandra* spp. (Melastomataceae), *Lantana* sp. (Verbenaceae) e *Morus* (Moraceae) em vôo ("on the wing"), e adeja e retira frutos de bromélias (Bromeliaceae) como *Aechmea* spp.

Trichothraupis melanops (Tri)

Esta é também uma ave de médio porte com 16 cm de comprimento total e 23 g de peso. Seu culmen (1,48 cm) é similar a de *Hemithraupis ruficapilla*, *Dacnis cayana* e as três espécies de *Thraupis* (tab. 1).

Das 52 observações de forrageamento, 63,5% foram empregados na procura de artrópodos e o restante na coleta de frutos (tab. 2).

Trichothraupis melanops forrageia artrópodos no baixo e médio bosque (39,4% e 54,5% respectivamente, N= 33), principalmente entre 3 e 10 m (51,5%), mas desceu ao solo (9,1%) quando acompanhava correções de formigas (tab.3 e fig. 3 e 4). Capturou insetos principalmente em vôo (39,4%) geralmente associado a bandos mistos de aves, onde aproveita a movimentação das espécies que espantam os insetos cripticos. Outro recurso importante são as correções (27,2%). Também pega insetos nas folhas (21,2%) usando o método de "ataque repentino" ("sallying") ou o "peer and pick" como descrito para *Hemithraupis ruficapilla* (veja tab. 3).

A procura por frutos, foi exclusivamente no baixo e médio bosque (47,4% e 52,6% respectivamente, N= 19), não tendo sido observado em alturas maiores de 10 m (fig. 3 e 4). As Melastomataceae constituiram a principal fonte de frutos para essa ave, que geralmente retiram-os em vôo ("salling"). Também foram retirados quando a ave estava sobre um poleiro, esticando o corpo para alcançar o fruto (sem batimento de asas).

Thraupis sayaca (Ths)

Apesar de ter o menor comprimento entre seus congêneres (*cyanoptera* e *ornata*), seu cúlmen é maior, apresentando similaridade com *Trichothraupis* e *Dacnis cayana* (tab. 1).

A frequência de artrópodos, frutos e flores na dieta de *T. sayaca* está indicada na tabela 2.

Thraupis sayaca forrageia artrópodos no dossel da mata ou nas copas de árvores isoladas (73%, N= 48), em áreas abertas, e em alturas diversas entre 3 a mais de 10 m (91,6%)(fig. 3 e 4). Procura as presas principalmente em galhos (45,8%). Usa a técnica de saltar regularmente ao longo de galhos sem folhas, examinando-os com o bico. Também percorre galhos com folhas, de uma ponta a outra do ramo fúcando-as até o topo (22,9%) onde pode parar e retornar para outro galho ou esvoaçar sobre alguma presa espantada, e assim a capturar em vôo (10,4%)(tab. 3).

Thraupis sayaca se alimenta de frutos de várias espécies vegetais, coletando-os sempre pousado sobre um poleiro ("from a perch"). Esta espécie procura pelos frutos principalmente nas copas (57,5%, N= 47) porém em alturas entre 3 e 10 m (66%)(fig. 3 e 4). Frequentemente arrancam pedaços de frutos sobre um poleiro como é o caso de *Ficus* spp. (Moraceae), *Psidium cattleyanum* (Myrtaceae), *Morus* (Moraceae) e *Citrus medica* (Rutaceae). *T. sayaca* retira o fruto de *Solanum mauritianum* (Solanaceae) e se desloca para outra árvore onde usa um galho como apoio para arrancar pedaços do fruto. Esse comportamento também foi observado com outras espécies de Solanaceae. Também pode engolir o fruto totalmente sem mandibulação, como os de *Schinus terebinifolius* (Anacardiaceae) e *Gomidesia* sp. (Myrtaceae). *T. sayaca* mandibula os pequenos frutos de *Rapanea ferruginea* (Myrsinaceae), e foi o único traupídeo que se alimentou das sementes de *Tibouchina* aff. *mutabilis* (Melastomataceae),

embora com baixa freqüência: a ave se dependura sobre a infrutescência e fica retirando as sementes do fruto que é seco e desacente. *Pterocarpus violaceus* foi também outra espécie cujo fruto foi retirado apenas por *Thraupis sayaca* e *T. ornata*.

Thraupis ornata (Tho)

Esta é uma espécie maior que a anterior com 18 cm de comprimento total, mas com culmen menor (tab. 1).

A tabela 2 indica a freqüência de artrópodos e frutos na dieta de *Thraupis ornata*.

Thraupis ornata forrageou artrópodos preferencialmente no dossel da mata (94,1%, N= 17) e frequentemente em árvores emergentes com cerca de 30 m de altura (fig. 3 e 4). Os galhos são o substrato em que *T. ornata* mais captura artrópodos (64,7%), seguido por folhas (23,5%) e musgos (11,8%). Esta espécie usa técnica semelhante a de *T. sayaca*, porém por vezes fica dependurado nos galhos finos com a cabeça para baixo adotando posições mais acrobáticas.

Thraupis ornata desce ao baixo e médio-bosque para apanhar frutos, principalmente entre 3 e 10 m (fig. 3 e 4). Esta ave retira os frutos sempre sobre um poleiro ("from a perch") engolindo-os por inteiro como no caso de *Trema micrantha* (Ulmaceae), *Clusea* sp. (Cluseaceae). Mandibula os frutos de *Rapanea ferruginea* (Myrsinaceae) e *Phytolacca* sp. (Phytolaccaceae), aparentemente deixando cair somente a casca no solo.

Thraupis cyanoptera (Thc)

Espécie muito similar no tamanho e plumagem com *T. sayaca*, porém com bico mais grosso (tab. 1).

A preferência por frutos e artrópodos na dieta de *T. cyanoptera* está na tabela 2.

Quando forrageia artrópodos há preferência pela copa das árvores, sendo as emergentes como *Carianiana* sp. (Lecythidaceae) e *Hymenea* sp. (Caesalpiniaceae) entre as mais preferidas. O comportamento de procura por artrópodos é similar ao de *T. sayaca* e *T. ornata*, havendo preferência por folhas (55,6%) e galhos (22,2%), mas *T. cyanoptera* também capturou presas em musgos (7,4%), epífitas (7,4%) e no ar (7,4%) (tab. 3).

Thraupis cyanoptera usa todos os estratos quando foragea por frutos (fig. 3 e 4), descendo ao solo para apanhar frutos caídos nos pomares (2,3%) ou a alturas muito baixas para comer *Phytolacca* (Phytolaccaceae), *Morus* sp. (Moraceae), *Psidium catleyanum* (Myrtaceae) e *Solanum* sp. (Solanaceae). Em geral, o fruto era retirado com o animal pousado sobre um poleiro, podendo-o engolir totalmente (*Schinus terebentifolius*) ou retira pedaços (*Solanum mauritianum*, *Psidium catleyanum* e *Morus* sp.). Faz mandibulação quando apanha frutos de *Phytolacca*, deixando cair a casca e engolindo a baga. Foi o único traupídeo visto se alimentando de pedaços do fruto de *Philodendrum* (Araceae).

Stephanophorus diadematus (Ste)

Apesar de ser uma espécie de porte grande com 19 cm de comprimento total, seu culmen é mais semelhante a de *Hemithraupis ruficapilla* e *Tangara cyanocephala* (tab. 1).

A tabela 2 mostra a predominância dos itens alimentares na dieta desta espécie.

Esta ave procura artrópodos na copa (58,3%, N= 12) e médio-bosque, a alturas de 3 m (16,6%) a mais de 10 m (41,7%)(fig. 3 e 4). As folhas são o principal substrato onde esta ave captura suas presas (50%), seguido de galhos (25%), ar (16,7%) e musgos (8,3%)(tab. 3). *Stephanophorus diadematus* usa a técnica de "foliage-glean" (limpa-folhas), já descrita, porém com movimentos mais lentos, e examina com o bico galhos como descrito para *Thraupis*.

S. diadematus forrageia frutos localizados nas copas (55,8%, N=34), médio-bosque (38,3%) e raramente no baixo-bosque (2,9%), sendo que a maioria é coletado entre 3 e 10 m (76,5%), com 17,6% para alturas superiores a 10 m e, 5,9% inferiores a 3 m (fig. 3 e 4).

Esta espécie sempre retira o fruto quando está pousada sobre um poleiro, adotando posições com a cabeça voltada para baixo sem bater as asas (por exemplo, bagas de Melastomataceae). Ela pode engolir o fruto por inteiro, como no caso de *Schinus terebentifolius*, *Rapanea ferruginea* e *Solanum* sp. Arranca pedaços de *Psidium catleyanum* e *Morus* sp., e retira o fruto de *Solanum mauritianum* levando-o a um galho de apoio para arrancar os pedaços, sempre deixando

cair alguns destes no solo.

Tangara seledon (Tse)

Esta é a espécie de *Tangara* com o menor cúlmen e cauda (tab. 1).

A Tabela 2 indica a frequência dos principais itens alimentares na dieta desta ave.

Tangara seledon forrageia insetos nas copas (79,4%, N= 34) e médio-bosque (20,6%), nunca abaixo dos 3 m, sendo que 64,7% o fazem acima de 10 m (fig. 3 e 4). Captura os insetos principalmente em galhos (50%), saltando entre eles e examinando ambas as faces, porém nunca foi visto pendurado com a cabeça para baixo. Também utiliza em sua alimentação itens sobre musgos (35,3%) e folhas (11,8%), examinando-as com o bico como limpa-folhas. Também examina epífitas (2,8%).

Quando procura frutos desce ao médio-bosque (38,9%, N= 36), mas também o faz nas copas (33,3%) e baixo-bosque (27,8%), mas principalmente em alturas entre 3 e 10 m (63,9%) e abaixo de 3 m (27,8%), ficando somente 8,3% acima de 10 m (fig. 3 e 4).

Os principais frutos da dieta de *T. seledon* são os de Melastomataceae (tab. 4). Sempre retira o fruto quando pousado sobre um poleiro podendo esticar o corpo e ficar com a cabeça para baixo. Mandíbula deixando cair a casca e parte das sementes sobre a vegetação. Engole o fruto todo de *Rapanea ferruginea* e *Trema micrantha*.

Tangara cyanocephala (Tcy)

É a espécie de *Tangara* que apresenta o menor cílmen, se relacionando apenas com *Stephanophorus diadematus*, e as outras duas congenéricas (tab. 1). Também tem o menor tarso em relação às *Tangara* (tab. 1).

A frequência de frutos e artrópodos na dieta de *T. cyanocephala* está indicada na tabela 2.

T. cyanocephala forrageia artrópodos quase que exclusivamente nas copas (92,5%, N= 40) sendo que o baixo-bosque e o médio-bosque foram pouco utilizados (com 5% e 2,5% respectivamente) (fig. 3 e 4). No que se refere a altura de forrageamento, este é feito principalmente acima dos 10 m (52,5%) e entre 3 e 10 m (40%), sendo pouco frequente abaixo dos 3 m (7,5%) (fig. 3 e 4). Divide entre galhos (55%) e folhas (40%) como os principais substratos de captura das presas (tab. 3). *Tangara cyanocephala* usa a técnica descrita para os *Thraupis* quando examina galhos, porém não adota posições com a cabeça voltada para baixo. Também procura presas em epífitas (Bromeliaceae) examinando com o bico a inserção das folhas com as rosetas ("glean foliar and stem surfaces" segundo Nadkarni e Matelson, 1989).

Esta ave procura por frutos no médio-bosque (52%, N= 25), copa (40%) e baixo-bosque (8%) (Fig. 3 e 4). Alimenta-se de várias espécies de Melastomataceae (tab. 4) sempre retirando o fruto sobre um poleiro, adotando posições com a cabeça voltada para baixo e o corpo esticado sem bater as

asas, para assim, alcançá-los. Após a captura do fruto, a ave voa até um poleiro firme e o mandíbula deixando cair alguns pedaços na vegetação ou solo. Também pode engolir o fruto inteiro sem mandibular, como por exemplo *Rapanea ferruginea*.

Tangara desmaresti (Tde)

Esta é a espécie que apresenta os maiores tamanhos de tarso, cauda e asa entre os seus congénéricos (tab. 1).

Os frutos representam 54,4% na preferência alimentar de *Tangara desmaresti* (tab. 2).

Tangara desmaresti procura por artrópodos no dossel (76%, N= 104), médio-bosque (17,3%) e baixo-bosque (6,7%), mas nunca a alturas inferiores a 3 m, (fig. 3 e 4). Captura as presas principalmente nas folhas (67,7%) adotando a técnica de "limpa-folhas", assim como em galhos (36,5%) como descrito para *Tangara cyanocephala*, e musgos (5,8%).

Forrageia frutos no baixo-bosque (81,4%, N= 145) e médio-bosque (18,6%) principalmente entre 0 e 3 m de altura (81,4%)(fig. 3 e 4). As bagas de Melastomataceae são o principal item na dieta frugívora desta espécie (tab. 4). *T. desmaresti* retira o fruto sempre de um poleiro como descrito para *Tangara cyanocephala*. Engole inteiramente os frutos de *Trema micrantha* e *Rapanea ferruginea*. As sementes de *Clusia* sp. também fazem parte de sua dieta.

Dacnis cayana (Dac)

Esta ave tem um cálmen relativamente longo porém fino e tem o menor tamanho dentre as espécies estudadas (tab. 1).

Das 68 observações do comportamento alimentar, 50% delas foram de coleta de néctar em flores, tendo sido o *Eucaliptus* sp. a espécie mais visitada (tab. 2).

Forrageia artrópodos na copa (77,3%, N= 22), baixo-bosque (13,6%) e médio-bosque (9,1%), mas principalmente a alturas maiores que 10 m (59,1%). Captura as presas nas folhas (72,3%) adotando posições com a cabeça voltada para baixo e o corpo esticado, onde examina ambas as superfícies, voando para outra folha onde repete o comportamento. Também usa a técnica de inspecionar as folhas pulando ao longo do galho onde pode fazer ataques repentinos ("sally") no ar sobre algum inseto que foge. Examina galhos (22,7%) pulando e voando entre eles, dentro da copa da árvore, onde não há ramos com folhas. Foi visto apenas uma vez examinando com o bico folhas de bromélias (tab. 3).

Coleta frutos na copa (50%, N= 12) e médio-bosque (41,7%), entre 3 e 10 m (91,7%) (fig. 3 e 4). Foi visto apenas se alimentando de *Clusia* sp. e *Rapanea ferruginea*, sempre retirando o fruto pousado sobre um poleiro, engolindo-o por inteiro.

Tabela 1. Médias das medidas (em cm) e pesos (em g) dos traupídeos da Fazenda Intervales (os desvios de cada média se encontram no apêndice 1).

sp.	PESO	COMP	TARSO	ASA	CAUDA	CULMEN	ALTU	LARG
Cis	75	29	2,5	11,8	16,4	1,82	1,04	0,93
Hem	14	13	1,4	6,3	5,5	1,33	0,52	0,51
Ort	40	18	2,2	9,0	8,0	2,00	0,77	0,76
Tac	28,5	16	2,5	8,0	7,2	1,77	0,88	0,74
Tri	23	16	1,95	8,2	7,4	1,48	0,53	0,74
Ths	32	16	2,0	9,2	6,6	1,54	0,73	0,84
Tho	38	18	2,0	9,5	7,2	1,52	0,67	0,68
Thc	44	18	2,0	9,3	6,8	1,52	0,88	0,95
Ste	38	19	1,6	9,4	8,3	1,20	0,83	0,77
Tse	20	13	1,6	6,5	4,4	1,02	0,54	0,54
Tcy	20	13	1,5	6,5	4,6	1,06	0,53	0,51
Tde	20	13	1,8	7,0	5,0	1,04	0,52	0,56
Dac	15	11,5	-	6,8	4,5	1,38	0,44	0,47

altu = altura do bico; larg = largura do bico. Os dados originais encontram-se no Apêndice 1. A relação dos nomes das espécies encontra-se na seção 3.1.

Tabela 2. Frequência dos principais itens alimentares na dieta dos traupídeos da Fazenda Intervales (os números entre parenteses indicam as porcentagens).

sp*	N	ARTROPODOS	FRUTOS	FLORES
Cis	78	13(16,7)	40(51,3)	25(32)
Hem	41	26(63,4)	12(29,3)	3(7,3)
Ort	146	111(76)	14(9,6)	21(14,4)
Tac	82	31(37,8)	40(48,8)	11(13,4)
Tri	52	33(63,5)	19(36,5)	0
Ths	119	48(40,3)	47(39,5)	24(20,2)
Tho	70	17(24,3)	42(60)	11(15,7)
Thc	76	27(35,5)	44(57,9)	5(6,6)
Ste	59	12(20,3)	34(57,7)	13(22)
Tse	74	34(45,9)	36(48,7)	4(5,4)
Tcy	65	40(61,5)	25(38,5)	0
Tde	266	104(39,1)	145(54,5)	17(6,4)
Dac	68	22(32,3)	12(17,7)	34(50)
T	1196	518(43,3)	510(42,6)	168(14,1)

* veja seção 3.1 para lista das espécies; dados referentes de janeiro de 1989 à março de 1990.

Tabela 3. Frequência de forrageamento de artrópodos nos diferentes substratos por traupídeos da Fazenda Intervales (os números entre parenteses indicam as porcentagens). Dados referentes de janeiro de 1989 à março de 1990.

sp*	N	FOLHAS	GALHOS	MUSGO	EPΣF.	SOLO	CORR.	AR
Cis	13	9(69)	4(31)	-	-	-	-	-
Hem	26	25(96,1)	1(3,9)	-	-	-	-	-
Ort	111	75(67,6)	13(11,7)	-	23(20,7)	-	-	-
Tac	31	20(64,5)	6(19,4)	1(3,2)	-	4(12,9)	-	-
Tri	33	7(21,2)	2(6,1)	-	-	2(6,1)	9(27,2)	13(39,4)
Ths	48	11(22,9)	22(45,8)	8(16,7)	2(4,2)	-	-	5(10,4)
Tho	17	4(23,5)	11(64,7)	2(11,8)	-	-	-	-
Thc	27	15(55,6)	6(22,2)	2(7,4)	2(7,4)	-	-	2(7,4)
Ste	12	6(50)	3(25)	1(8,3)	-	-	-	2(16,7)
Tse	34	4(11,8)	17(50)	12(35,3)	1(2,9)	-	-	-
Tcy	40	16(40)	22(55)	-	2(5)	-	-	-
Tde	104	60(57,7)	38(36,5)	6(5,8)	-	-	-	-
Dac	22	16(72,7)	5(22,7)	-	-	-	-	-
Tot	518	268(51,7)	150(29)	32(6,2)	31(6)	6(1,2)	9(1,7)	22(4,2)

* veja Apêndice II para listagem das espécies; epif= epífitas; corr= correição de formigas.

Tabela 4: Espécies estudadas em beira de mata secundária na Fazenda Intervales que possuem frutos ornitocóricos.

Família/Espécie	número
Acanthaceae	
<i>Mendoncia puberula</i> Nees.	1
<i>M. velloziana</i> Ness.	2
Celastraceae	
<i>Maytenus alaternoides</i> Reiss	3
Flacourtiaceae	
<i>Casearia cf. decandra</i>	4
Lauraceae	
<i>Nectandra leucantha</i> Ness & Mart. ex Ness	5
<i>Ocotea aff. lanceolata</i> Ness.	6
Melastomataceae	
<i>Leandra barbinevis</i> Cogn.	7
<i>L. levigata</i> Cogn.	8
<i>L. regnellii</i> Cogn.	9
<i>L. scabra</i> DC.	10
<i>L. xanthostachia</i> Cogn.	11
<i>Leandra</i> sp.	12
<i>Leandra</i> sp.2	13
<i>Miconia rigidiuscula</i>	14
Meliaceae	
<i>Cabralea canjerana</i> Sald.	15
Moraceae	
<i>Ficus enormis</i> Mart. ex Miq.	16
Myrsinaceae	
<i>Rapanea</i> sp.	17
<i>R. umbellata</i> Mat. ex DC.	18
<i>R. ferruginea</i>	19
Myrtaceae	
<i>Gomidesia</i> sp.1	20
<i>Gomidesia</i> sp.2	21
<i>Psidium catleyanum</i>	22
Rubiaceae	
<i>Psychotria sessilis</i> Vell.	23
<i>Psychotria</i> sp.	24
Solanaceae	
<i>Solaunum inaequale</i> Vell.	25
<i>S. inodorum</i> Vell.	26
<i>S. mauricianum</i>	27
Ulmaceae	
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	28

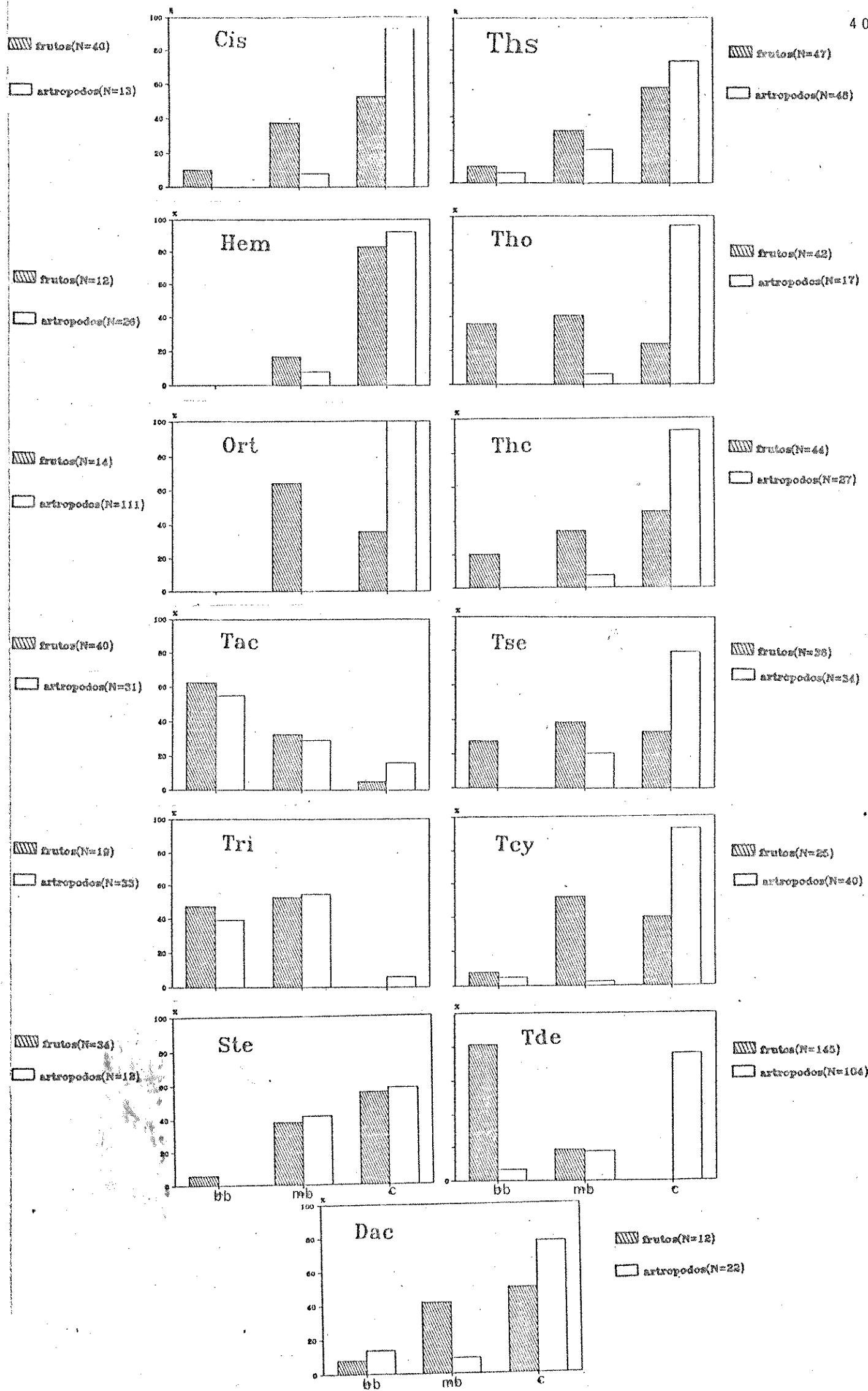


Figura 3: frequência com que as 13 espécies de traupídeos da Fazenda Intervales utilizam microhabitats durante o forrageamento de frutos (barras achuradas) e artrópodos (barras brancas) em relação aos estratos: bb= baixo bosque; mb= médio bosque; c= copas (dossel).

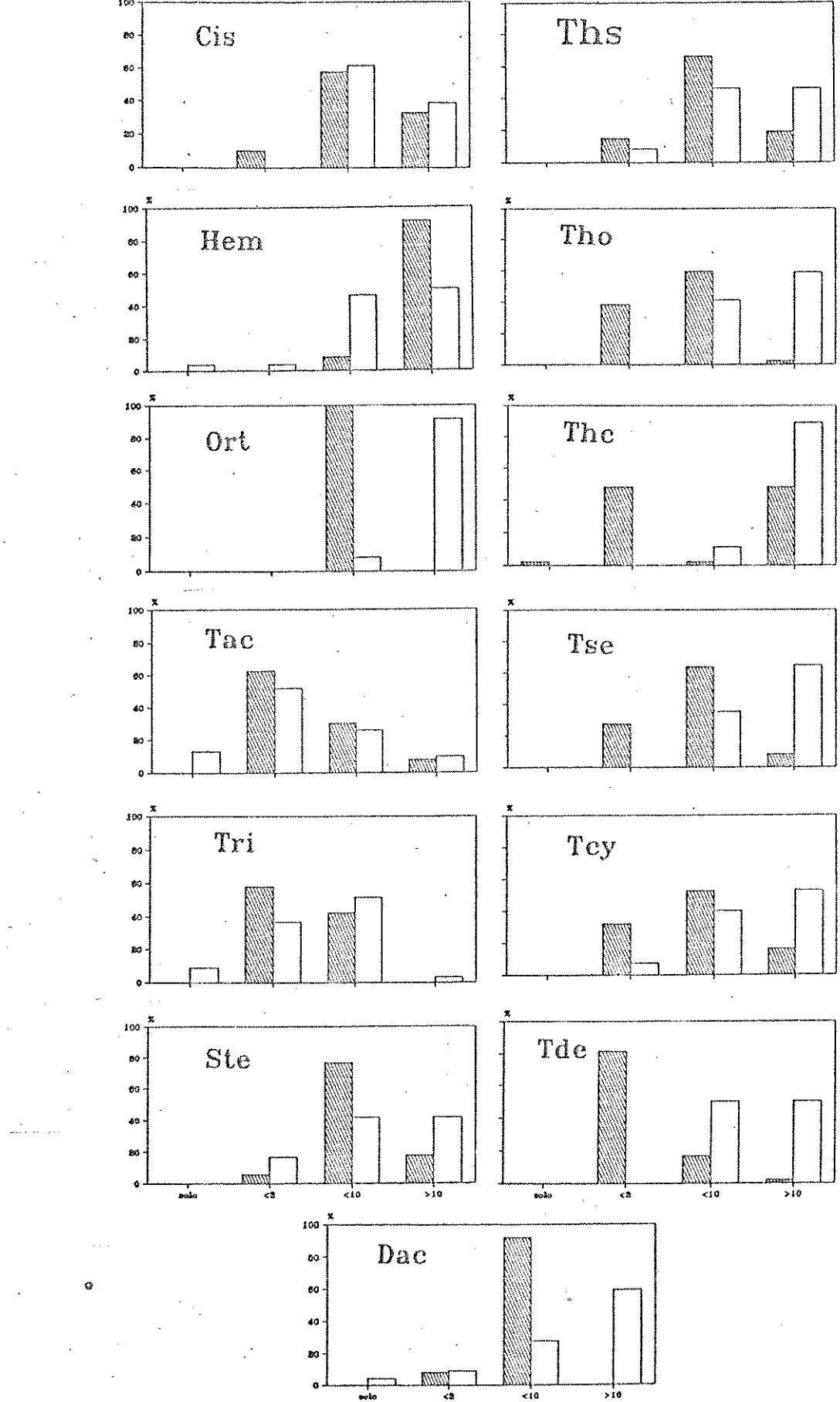


Figura 4: frequência com que as 13 espécies de traupídeos da Fazenda Intervales utilizam microhabitats durante o forrageamento de frutos (barras achuradas) e artrópodos (barras brancas) em relação a altura (em m): <3= abaixo de 3 metros; <10= entre 3 e 10 m; >10= acima de 10 m. O número de observações é o mesmo da figura 3.

3.2 ESTIMATIVA DO NICHO ALIMENTAR

A sobreposição do nicho alimentar foi estimada para as 13 espécies que ocorrem na área de estudo, calculadas pelo índice de similaridade de Horn (1966), baseada em três parâmetros: tipo de substrato de forrageamento (tab. 6); espécie de fruto (tab. 7); e ocupação estratigráfica (tab. 8, 9, 10, 11).

Na matriz de sobreposição do tipo de substrato (tab. 6), a variação foi de 0,16 (*Tri* x *Tse*) até 0,99 (*Cis* x *Dac*), sendo que a média foi 0,71. *Trichothraupis melanops* foi a espécie com os menores índices, 11 dos quais abaixo de 0,5 e com uma média de 0,36, sendo relativamente alto apenas com *Stephanophorus diadematus* (0,60). *Tangara seledon* teve seis índices menores que 0,5, seguido por *H. ruficapilla* (4), *O. chloricterus* (3) e *Thraupis ornata* (3). *S. diadematus* foi a única espécie que não teve índices menores que 0,5.

Com base nessa matriz, foi feito o dendrograma, com o método de agrupamento de média ponderada com o número "N" de observações, que mostra quais espécies estão mais correlacionadas entre si. A figura 5 mostra a divisão de 3 grupos principais que são caracterizados por espécies que usam como substrato principal as folhas (*Cis*, *Dac*, *Tac*, *Tho*, *Ste*, *Hem*, *Ort*), galhos (*Tho*, *Tcy*, *Ths* e *Tse*) e o ar (formado apenas por *Tri*).

Foram feitas quatro matrizes a partir da ocupação estratigráfica das espécies de acordo com o tipo de alimento

envolvido, ou seja, artrópodos e frutos (veja os dados brutos no apêndice 2).

A tabela 8 mostra a sobreposição estratigráfica entre as espécies quando estas procuram por artrópodos nos 3 principais estratos da vegetação (baixo-bosque, médio-boaque e copa) enquanto a tabela 9 mostra a mesma sobreposição quando estes estratos são divididos em porções numéricas (solo, até 3 m, entre 3 e 10 m, e maior que 10 m). Os dendrogramas das respectivas matrizes estão representadas nas figuras 6 e 7, onde o primeiro separa *Tachyphonus coronatus* e *Trichothraupis melanops* das demais espécies e no segundo, além dessa separação, *O. chloricterus* e *Thraupis cyanoptera* formam um novo grupo.

As tabelas 10 e 11 mostram as sobreposições (estratigráfica e numérica) quando as espécies forrageiam frutos. Os dendrogramas dessas matrizes (fig. 8 e 9) mostram uma nítida separação de três conjuntos de espécies, sendo o primeiro formado apenas por *Hemithraupis ruficapilla*, o segundo por *Trichothraupis melanops*, *Tachyphonus coronatus*, *Tangara desmaresti* (fig. 8) com a inclusão de *Thraupis cyanoptera* no dendograma da figura 9.

A tabela 5 mostra o número de vezes que cada espécie de ave foi vista se alimentando de uma determinada espécie de fruto. A partir desta, foi calculado o índice de sobreposição alimentar (tabela 7).

A matriz que estima sobreposição do nicho alimentar a partir do tamanho do cílmen (tab. 12) mostra que 28,2% dos

pares de espécies tem proporções menores ou iguais a 1,14. Quando os pares são ordenados por peso, somente 16,7% entre o grupo das de maior peso (Cis, Ort, Thc e Ste) tem índices menores ou iguais a 1,14; as de peso intermediário (Tac, Tri, Ths e Tho) tem 50% menor ou igual a 1,14; e as de pouco peso (Hem, Tse, Tcy, Tde e Dac) tem 40% menor ou igual a 1,14.

A tabela 13 representa a matriz com a estimativa do nicho global das espécies baseada nos parâmetros estudados (substrato, ocupação estratigráfica e dieta frugívora e nectarívora)(veja a equação na seção 2.3).

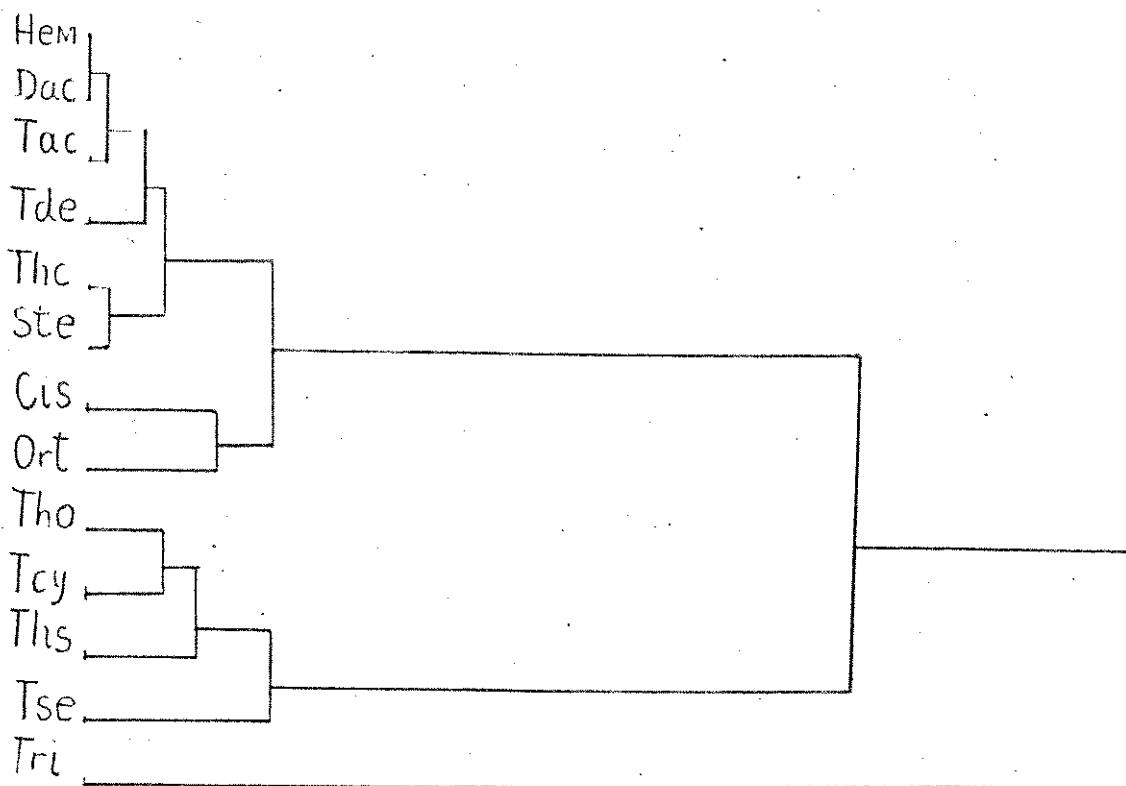
Tabela 5: Frequência com que cada espécie de Thraupinae foi observada alimentando-se dos frutos das plantas estudadas.

Espécie	número das espécies de plantas *										
	7	8	12	14	15	19	20	22	26	27	28
Hem	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18
Cis	0	2	0	2	0	1	0	0	0	0	0
Ort	0	0	0	0	0	1	0	0	8	0	0
Tac	1	0	0	7	0	4	0	0	0	0	1
Tri	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Ths	0	0	0	0	0	6	6	1	0	5	0
Tho	1	1	0	1	0	6	3	0	0	0	3
Thc	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	9
Ste	1	0	0	0	0	24	0	2	0	2	0
Tse	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tcy	1	1	0	1	0	10	0	0	0	0	9
Tde	3	10	59	1	0	1	0	0	0	0	0
Dac	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

* 7= *Leandra barbinervis*, 8= *L. levigata*, 12= *L. sp1*, 14= *Miconia rigidiuscula*, 15= *Cabralea cangerana*, 19= *Rapanea ferruginea*, 20= *Gomidesia sp1*, 22= *Psidium catleyanum*, 26= *Solanum inodorum*, 27= *S. mauricianum*, 28= *Trema micrantha*.

	Hem	Cis	Ort	Tac	Tri	Ths	Tho	Thc	Ste	Tse	Tcy	Tde	Dac
Hem	0,90	0,91	0,90	0,34	0,39	0,35	0,83	0,77	0,20	0,58	0,82	0,94	
Cis		0,93	0,97	0,39	0,68	0,68	0,95	0,92	0,49	0,86	0,98	0,99	
Ort			0,93	0,38	0,53	0,47	0,94	0,85	0,32	0,70	0,88	0,96	
Tac				0,21	0,62	0,85	0,95	0,91	0,43	0,78	0,94	0,97	
Tri					0,40	0,23	0,49	0,60	0,16	0,32	0,38	0,39	
Ths						0,89	0,74	0,80	0,91	0,90	0,80	0,62	
Tho							0,66	0,69	0,90	0,94	0,74	0,59	
Thc								0,97	0,54	0,83	0,96	0,96	
Ste									0,58	0,83	0,94	0,90	
Tse										0,76	0,63	0,41	
Tcy											0,92	0,80	
Tde												0,96	
Dac													

Tabela 6: matriz da sobreposição do nicho em relação ao substrato de captura de presa.



.992

.521

.403

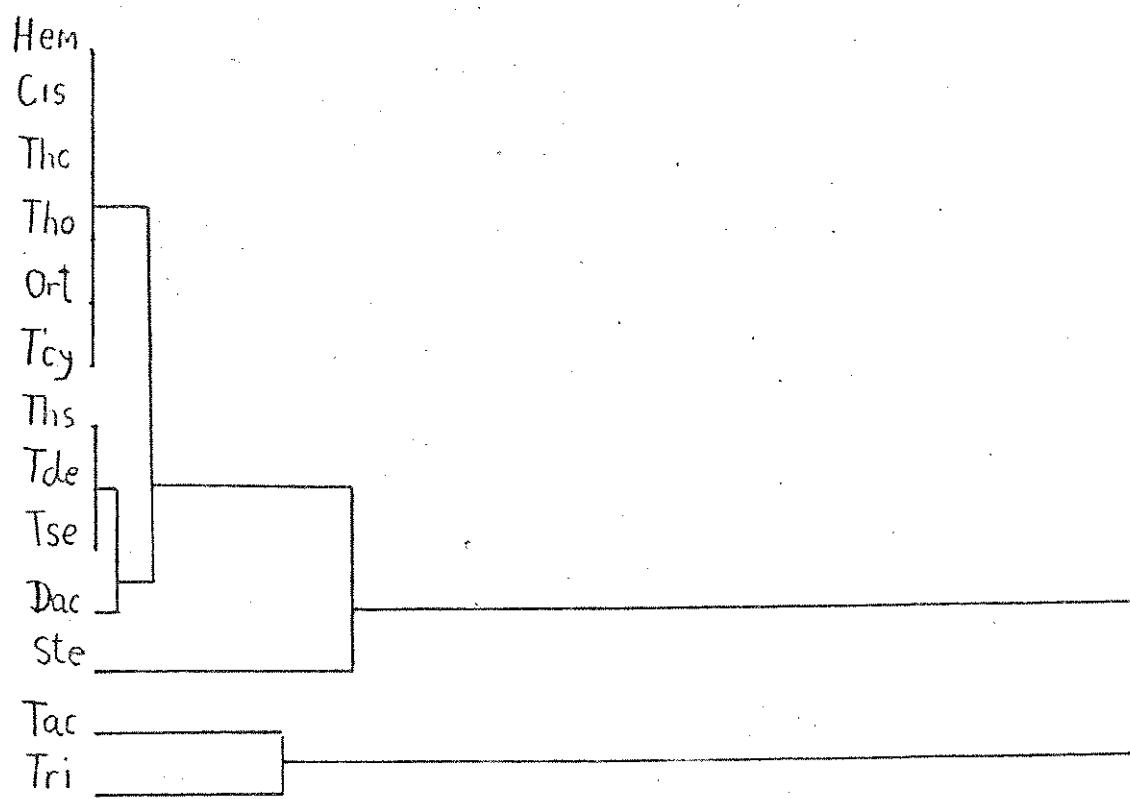
Figura 5: dendrograma mostrando a similaridade das espécies em relação ao substrato de captura de presa.

Cis	Hem	Ort	Tac	Tri	Ths	Thc	Tho	Ste	Tcy	Tde
Cis	0,00	0,08	0,51	0,09	0,80	0,05	0,78	0,80	0,60	0,04
Hem		0,00	0,11	0,79	0,00	0,93	0,32	0,00	0,59	0,00
Ort			0,06	0,00	0,05	0,00	0,08	0,12	0,08	0,00
Tac				0,10	0,21	0,21	0,55	0,47	0,51	0,03
Tri					0,00	0,81	0,38	0,00	0,59	0,09
Ths						0,01	0,51	0,59	0,32	0,01
Thc							0,37	0,02	0,63	0,00
Tho								0,74	0,86	0,04
Ste									0,69	0,19
Tcy										0,03
Tde										

Tabela 7: Matriz da sobreposição do nicho alimentar em relação aos frutos utilizados pelos traupídeos na FI.

	Hem	Cis	Ort	Tac	Tri	Ths	Tho	Thc	Ste	Tse	Tcy	Tde	Dac
Hem	1	0,99	0,27	0,15	0,96	1	1	0,83	0,98	1	0,97	0,97	
Cis		0,99	0,27	0,15	0,96	1	1	0,83	0,98	1	0,97	0,97	
Ort			0,23	0,08	0,92	1	0,99	0,77	0,95	0,99	0,94	0,95	
Tac				0,89	0,43	0,26	0,27	0,46	0,35	0,29	0,41	0,44	
Tri					0,35	0,13	0,15	0,54	0,28	0,14	0,31	0,28	
Ths						0,95	0,96	0,94	0,99	0,95	1	0,98	
Tho							1	0,82	0,97	1	0,97	0,97	
Thc								0,83	0,98	1	0,97	0,97	
Ste									0,92	0,80	0,92	0,86	
Tse										0,97	0,89	0,97	
Tcy											0,97	0,97	
Tde												0,97	
Dac													0,99

Tabela 8: Matriz da sobreposição do nicho em relação ao estrato ocupado na vegetação quando as aves forrageiam artrópodos.



1.0

835

451

Figura 6: dendrograma mostrando a similaridade das espécies em relação ao estrato ocupado na vegetação quando as aves forrageiam artrópodos

	Hem	Cis	Ort	Tac	Tri	Ths	Tho	Thc	Ste	Tse	Tcy	Tde	Dac
Hem	0,96	0,75	0,45	0,61	1	0,99	0,78	1	0,96	0,99	1	0,95	
Cis		0,58	0,44	0,70	0,96	0,92	0,61	0,92	0,87	0,96	0,97	0,82	
Ort			0,18	0,11	0,71	0,84	1	0,68	0,89	0,80	0,74	0,88	
Tac				0,88	0,52	0,37	0,20	0,64	0,34	0,48	0,41	0,45	
Tri					0,67	0,50	0,14	0,74	0,42	0,59	0,60	0,46	
Ths						0,97	0,75	0,99	0,94	1	0,99	0,94	
Tho							0,86	0,94	0,99	0,99	0,99	0,97	
Thc								0,71	0,91	0,82	0,77	0,90	
Ste									0,91	0,97	0,95	0,93	
Tse										0,98	0,96	0,98	
Tcy											0,98	0,97	
Tde												0,93	
Dac													

Tabela 9: Matriz da sobreposição do nicho em relação a altura em metros ocupada na vegetação quando as aves forrageiam artrópodos.

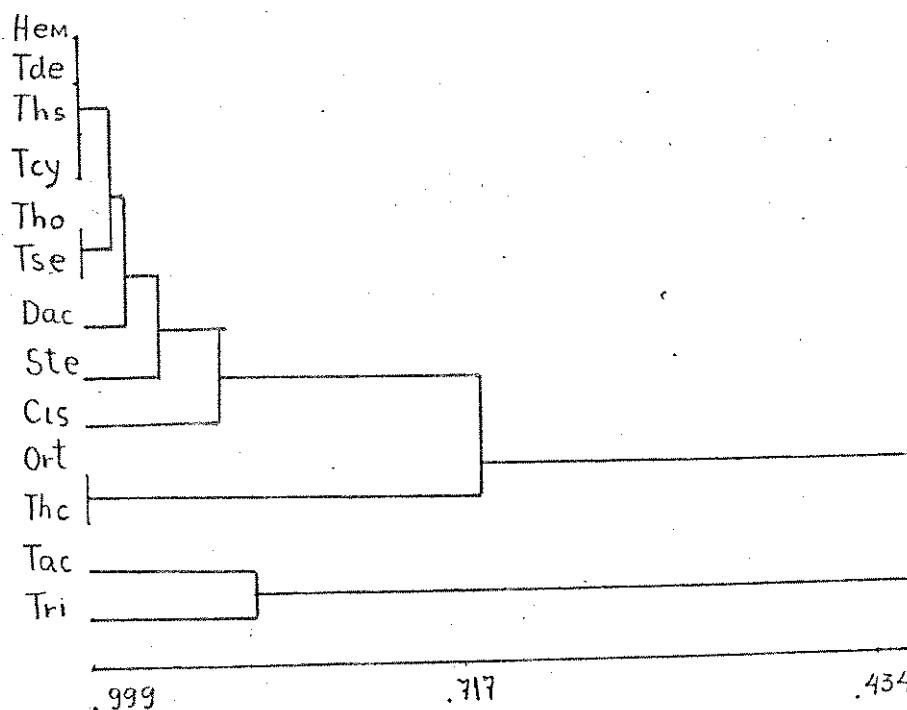
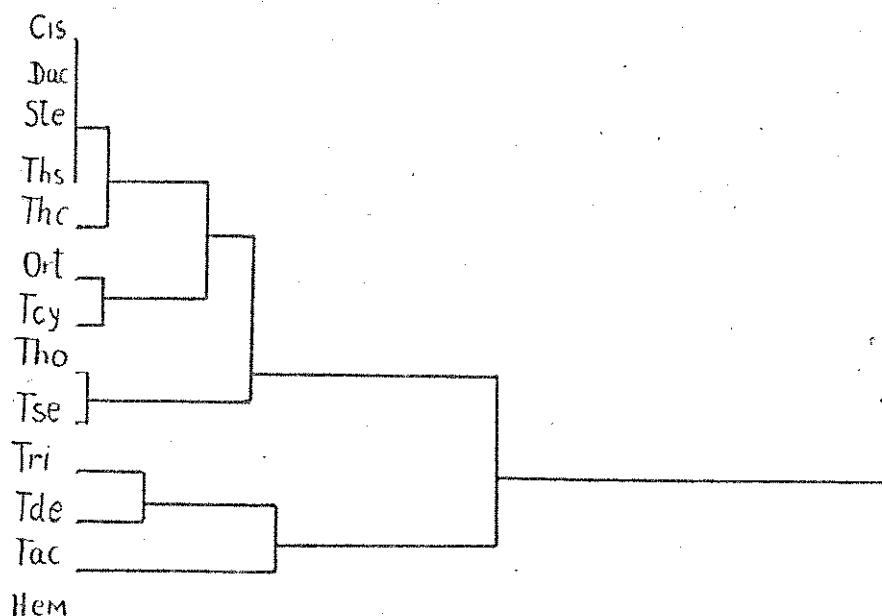


Figura 7:dendrograma mostrando a similaridade das espécies em relação a altura ocupada na vegetação quando as aves forrageiam artrópodos.

	Hem	Cis	Ort	Tac	Tri	Ths	Tho	Thc	Ste	Tse	Tcy	Tde	Dac
Hem	0,87	0,64	0,16	0,14	0,91	0,50	0,80	0,89	0,64	0,72	0,18	0,84	
Cis		0,89	0,45	0,53	0,99	0,81	0,98	1	0,91	0,96	0,58	1	
Ort			0,44	0,65	0,83	0,78	0,84	0,89	0,84	0,98	0,81	0,92	
Tac				0,93	0,42	0,87	0,60	0,39	0,75	0,51	0,76	0,46	
Tri					0,46	0,90	0,64	0,48	0,80	0,66	0,94	0,55	
Ths						0,77	0,97	0,99	0,88	0,92	0,50	0,98	
Tho							0,90	0,76	0,97	0,94	0,63	0,97	
Thc								0,96	0,97	0,94	0,63	0,97	
Ste									0,88	0,95	0,55	0,99	
Tse										0,92	0,77	0,91	
Tcy											0,77	0,98	
Tde												0,63	
Dac													

Tabela 10: Matriz da sobreposição do nicho em relação ao estrato ocupado na vegetação quando as aves forrageiam frutos.



997

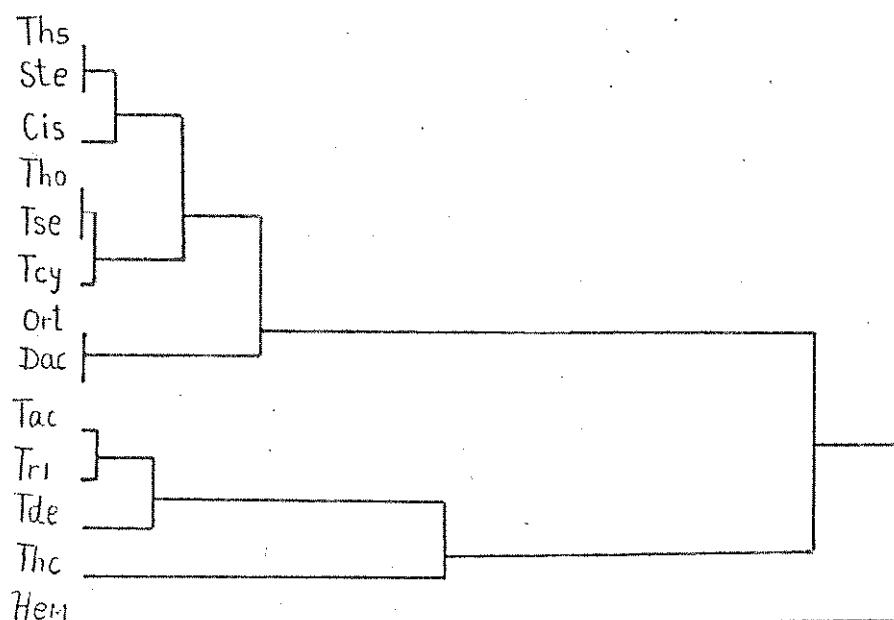
685

476

Figura 8: dendrograma mostrando a similaridade das espécies em relação ao estrato ocupado na vegetação quando as aves forrageiam frutos.

	Hem	Cis	Ort	Tac	Tri	Ths	Tho	Thc	Ste	Tse	Tcy	Tde	Dac
Hem	0,53	0,09	0,14	0,05	0,34	0,11	0,67	0,31	0,19	0,30	0,04	0,09	
Cis		0,79	0,55	0,63	0,97	0,82	0,48	0,94	0,90	0,91	0,32	0,88	
Ort			0,40	0,56	0,88	0,79	0,03	0,94	0,86	0,74	0,20	0,99	
Tac				0,98	0,62	0,85	0,72	0,50	0,76	0,83	0,95	0,50	
Tri					0,72	0,93	0,59	0,63	0,86	0,89	0,90	0,64	
Ths						0,91	0,37	0,48	0,92	0,94	0,40	0,92	
Tho							0,43	0,86	0,98	0,97	0,69	0,86	
Thc								0,24	0,39	0,56	0,70	0,09	
Ste									0,93	0,87	0,27	0,92	
Tse										0,97	0,56	0,91	
Tcy											0,64	0,81	
Tde												0,29	
Dac													

tabela 11: Matriz da sobreposição do nicho em relação a altura ocupada na vegetação quando as aves forrageiam frutos.



.993

.366

Figura 9: dendrograma mostrando a similaridade das espécies em relação a altura ocupada na vegetação quando as aves forrageam frutos.

Cis	Hem	Ort	Tac	Tri	Ths	Tho	Thc	Ste	Tse	Tcy	Tde	Dac
Cis	1,37	1,10	1,03	1,23	1,18	1,20	1,20	1,52	1,78	1,72	1,75	1,30
Hem		1,50	1,33	1,11	1,16	1,14	1,14	1,11	1,30	1,25	1,29	1,05
Ort			1,13	1,35	1,30	1,32	1,32	1,67	1,96	1,89	1,92	1,43
Tac				1,20	1,15	1,16	1,16	1,47	1,73	1,67	1,70	1,26
Tri					1,04	1,03	1,03	1,23	1,45	1,40	1,42	1,06
Ths						1,01	1,01	1,28	1,51	1,45	1,48	1,10
Tho							1,00	1,27	1,45	1,43	1,46	1,09
Thc								1,27	1,49	1,43	1,46	1,09
Ste									1,18	1,13	1,15	1,17
Tse									1,04	1,02	1,37	
Tcy										1,02	1,32	
Tde											1,35	
Dac												

Tabela 12: matriz da relação do tamanho do culmen (maior/menor) como índice de sobreposição segundo Schoener (1965) (veja explicação no texto).

Cis	Ort	Tac	Tri	Ths	Tho	Thc	Ste	Tse	Tcy	Tde	Dac	
Hem	0,118	0,444	0,070	0,032	0,111	0,093	0,318	0,098	0,061	0,274	0,201	0,223
Cis		0,166	0,116	0,015	0,269	0,271	0,091	0,333	0,054	0,202	0,088	0,212
Ort			0,081	0,015	0,180	0,114	0,260	0,139	0,113	0,327	0,255	0,296
Tac				0,061	0,084	0,181	0,078	0,112	0,033	0,101	0,149	0,091
Tri					0,036	0,080	0,125	0,042	0,013	0,072	0,046	0,022
Ths						0,208	0,116	0,107	0,177	0,257	0,142	0,180
Tho							0,182	0,134	0,105	0,327	0,086	0,123
Thc								0,014	0,090	0,313	0,133	0,140
Ste									0,062	0,229	0,115	0,160
Tse										0,208	0,115	0,087
Tcy											0,220	0,154
Tde												0,152
Dac												

Tabela 13: sobreposição do nicho total entre os traupídeos da FI. Calculado como o produto entre as dimensões estudadas: substrato, estratigrafia e espécie de fruto e flores. (veja seção 2.3).

4. Discussão

4.1. Sobreposição no substrato de forrageamento

Os principais substratos explorados pelos traupídeos quando procuram suas presas são "folhas" e "galhos" (tab.3).

Dentro dos gêneros *Thraupis* e *Tangara*, os índices de sobreposição se mostram baixos em relação às outras espécies (tab. 6), entretanto das três espécies de *Thraupis* da área de estudo, *T. sayaca* e *T. ornata* são as que apresentam sobreposição mais alta (0,94). *T. sayaca* ocupa ambientes não florestais (áreas abertas, plantações e locais de habitação humana), enquanto *T. ornata* vive na mata juntamente com *T. cyanoptera*, avançando eventualmente nessas áreas abertas quando há oferta de algum recurso abundante (veja Willis, 1966b), durante a floração do eucaliptal, frutificação das espécies vegetais dos pomares e frutificação de espécies pioneiras na orla da mata (e.g. *Rapanea ferruginea*). *Thraupis cyanoptera* e *T. ornata* ocupam o mesmo ambiente (matas altas) e são encontrados comumente vocalizando juntos em árvores emergentes (onde chegam inclusive a nidificarem na mesma árvore na mesma época do ano). A segregação entre essas duas espécies é bem maior a nível de substrato que forrageam (tab. 3 e 6). Isso fica bem claro no dendrograma da figura 4. As espécies de *Thraupis* estão separadas em grupos diferentes em relação ao substrato de captura de presas. *Thraupis ornata* e *T. sayaca* estão no grupo das

"examinadoras" de galhos e *T. cyanoptera* no grupo dos "limpa-folhas".

No caso do gênero *Tangara* estes padrões também se repetem. O índice de sobreposição mais alto é entre *T. cyanocephala* e *T. desmaresti* (0,92). A segregação entre estas espécies não se dá ao nível de substrato de captura de presas (veja seção 4.5). *Tangara seledon* apresenta índices relativamente baixos com as suas congêneres, pois forrageia principalmente em galhos (um substrato mais fixo), possivelmente devido ao seu comportamento pouco acrobático, ou seja a ave não fica em posições com a cabeça voltada para baixo (seção 4.2). O fato de espécies congenéricas apresentarem índices de sobreposição menores em relação às outras espécies é semelhante àquele encontrados por Snow e Snow (1971) com os traupídeos de Trinidad.

Trichothraupis melanops é a espécie mais generalista entre os traupídeos estudados em relação ao substrato em que captura a presa, não se associando a nenhum grupo no dendrograma da figura 5. Com os menores índices de sobreposição nesse eixo (substrato de captura de presa) do nicho, *T. melanops* evita sobreposição com os demais traupídeos.

4.2. Sobreposição estratigráfica

Espécies que coexistem num mesmo habitat podem separar suas atividades espacialmente, ou seja, pela segregação

vertical nas áreas de forrageamento (e.g. MacArthur, 1972; Powell, 1989; veja revisão em Cody, 1974).

Os resultados mostram que a ocupação dos estratos da vegetação pelas espécies de aves se dá diferentemente quanto ao tipo de alimento que forrageam (veja figs. 3 e 4). Os traupídeos estudados descem ao sub-bosque para procurar frutos. Este fato é esperado, uma vez que em florestas neotropicais, arbustos e árvores do sub-bosque apresentam mais frutos carnosos comumente dispersos por aves do que árvores emergentes ou que formam a copa (Stiles, 1985). O mesmo padrão também foi encontrado por Snow e Snow (1971) com os traupídeos de Trinidad.

Os índices de sobreposição assumem valores muito altos em relação ao eixo "ocupação estratigráfica" devido ao pequeno número de divisões dos estratos considerado nos métodos, tanto em relação ao bosque (apenas três classes) quanto em relação à altura em metros (quatro classes).

Os dendrogramas das figuras 6 e 7 mostram que a maioria das espécies tem alta similaridade em relação ao forrageamento por artrópodos. Pode-se observar que somente *Trichothraupis melanops* e *Tachyphonus coronatus* formam um grupo deslocado dos demais, pois são duas espécies típicas de sub-bosque, enquanto as demais são consideradas de dossel (Isler e Isler, 1987). Em relação a procura de frutos, os índices de sobreposição assumem valores médios menores que quando procuram por artrópodos. Isto pode ser explicado pelo fato de que algumas espécies são muito mais insetívoras

(*Hemithraupis ruficapilla*, *Orthogonyx chloricterus*, *Trichothraupis melanops*) (tab. 2), o que provoca um desvio na média, pois estas espécies descem muito pouco ao sub-bosque (veja também as figuras 3 a 4 e os dendrogramas das figuras 8 e 9). Os dados mostram que a ocupação estratigráfica não é um parâmetro que define algum isolamento para a maioria das espécies com exceção daquelas que habitam o sub-bosque, *Trichotraupis melanops* e *Tachyphonus coronatus*. Esse padrão concorda com aquele encontrado por Willis (1960 e 1966a) para o gênero *Habia*, também típico de sub-bosque. Segundo Cody (1974), espécies que habitam sub-bosque tendem a se segregar muito mais espacialmente (estratos da vegetação) do que aquelas que vivem na copa. Entretanto, tal premissa é difícil de ser testada em ambientes tropicais, uma vez que a diversidade de estratos da vegetação é grande e não permite ao observador precisar o local exato em que uma determinada ave forrageia logo abaixo do dossel da mata. Além disso, Jackson (19--) mostra que existem diferenças na abundância e tipo de presas nos diversos substratos da vegetação. Assim, a copa de uma árvore não pode ser definida como um elemento único do ambiente, mas, como o sub-bosque, pode apresentar várias sub-divisões onde a disponibilidade de presas provavelmente não é a mesma. Os resultados desse estudo podem apenas predizer que há dois grupos: (1) aqueles que habitam o dossel (Cis, Hem, Ort, Ste, Ths, Tho, Thc, Tse, Tcy, Tde, e Dac); e (2) as que habitam sub-bosque (Tri e Tac).

4.3. Comportamento e seleção de micro-habitat

O comportamento alimentar é uma variável importante na qual as espécies podem diferir e então reduzir a sobreposição da dieta (Cody, 1974). Embora esse parâmetro não tenha sido quantificado, algumas generalizações podem ser feitas.

A especialização do comportamento é afetada pelo substrato em que os artrópodos são capturados. A qualidade de um determinado substrato é refletida pela disponibilidade de presas, competição potencial com outras espécies e eficiência com a qual a ave pode localizar e atacar a presa (Greenberg e Gradwohl, 1980).

A eficiência com que cada ave captura suas presas em determinado habitat é analisada pelo seu comportamento (seção 3.1) e em relação a tabela 3, que mostra que as espécies procuram suas presas com diferentes frequências em cada substrato. *Cissopis leveriana*, *Stephanophorus diadematus* e *Trichothraupis melanops* capturam suas presas em folhas com movimentos mais lentos em relação às demais espécies. As presas capturadas por eles são possivelmente mais estacionárias (larvas ou insetos cripticos). No caso de *Cissopis leveriana*, o forrageamento em grupo pode aumentar a vulnerabilidade dessas presas cripticas (Powell, 1985; Boinski e Scott 1988), embora evidências concretas não tenham sido observadas. Já *Trichothraupis melanops* acompanha bandos mistos de aves e correções de formigas do gênero

Eciton e bandos de macacos (*Cebus appela*) onde há evidências de que aproveita dos insetos afugentados (Alvarez 1991). Nesse caso, *T. melanops* é mais adaptado a captura de presas em vôo (tab. 6).

Há um outro grupo de espécies que podem ser considerados "limpa-folhas" ("foliage-gleaners"): *Hemithraupis ruficapilla*, *Orthogonyx chloricterus*, *Tangara cyanocephala*, *T. desmaresti* e *Dacnis cayana*. Com movimentos rápidos examinam com o bico ambas as superfícies das folhas enquanto se deslocam ao longo dos ramos. Este comportamento faz com que a ave encontre mais rapidamente novos lugares de forrageamento, capturando insetos mais expostos. Todas estas espécies participam de bandos mistos de aves, provavelmente não somente para se aproveitarem dos insetos afugentados, mas porque o bando pode ainda conferir caráter de proteção a predadores. Outra hipótese é a de que algumas destas aves (*Orthogonyx chloricterus*, e *Tangara spp.*) seriam as espécies nucleares, que ao invés de seguirem bandos, são seguidos por estes segundo uma das definições de espécie núcleo proposta por Powell (1985). *O. chloricterus* deve figurar como espécies nuclear (C. G. Machado, com. pess. e M. Rodrigues, obs. pess.). As espécies de *Tangara* tem um comportamento diferenciado e não devem atuar como espécies núcleo tradicionais (C. G. Machado e D. Stotz, com. pess.).

Comportamentos semelhantes são esperados entre espécies com diferenças morfológicas mínimas. Dentro do gênero *Thraupis*, o comportamento de forrageamento é muito

semelhante, o que não é um parâmetro que define segregação na coexistência dessas três espécies. Entretanto Snow e Snow (1971) observaram diferenças comportamentais entre *Thraupis palmarum* e *T. episcopus* suficientes para diferirem na escolha dos substratos de procura.

Entre as três espécies do gênero *Tangara*, tal premissa é correta apenas para *T. cyanocephala* e *T. desmaresti*. Estas se mostram muito mais rápidas e ágeis quando procuram insetos nas folhas do que *Tangara seledon*. Estas observações contrastam com Isler e Isler (1987), que dizem que *T. seledon* é uma espécie versátil e acrobática. Sem dúvida o é, mas não quando comparada às suas congêneres sintópicas. A pouca versatilidade de *T. seledon* faz ela escolher galhos e musgos (que vivem sobre galhos) como principal substrato de procura, que é uma superfície mais rígida na árvore. As demais espécies de *Tangara* usam as folhas como principal substrato. Essa diferença comportamental que faz as espécies escolherem um determinado substrato, no caso de *Tangara*, é um parâmetro importante na redução da competição interespecífica. Snow e Snow (1971) mostram diferenças comportamentais entre três *Tangara*, sendo que o diâmetro do galho usado como substrato de captura de presa é a principal diferença entre duas espécies.

4.4. Diferenças morfológicas

Os índices de sobreposição derivados das comparações entre os tamanhos dos bicos mostram que a maioria das

espécies diferem por mais de 1,14, que é a diferença mínima encontrada por Schoener (1965) para permitir coexistência (tab. 12). Baseado nesse parâmetro, Schoener (1965) concluiu que pares de espécies que usam substratos similares e com razão do maior tamanho do bico para o menor, próxima a 1,14, eram considerados com alta sobreposição de nicho. Entretanto essa questão tem recebido outras análises (Roth 1981, Simberloff e Boecklen 1981, Boecklen e NeSmith 1985, Tonkyn e Cole 1986, Eadie et al. 1987). Estes resultados, porém, devem ser comparados a tabela 2, que mostra a proporção de insetos na dieta de cada ave. Pode-se notar que algumas são mais insetívoras (veja também Isler e Isler, 1987). Estas espécies insetívoras (*Hemithraupis*, *Orthogonyx* e *Trichotraupis*) uma vez consideradas mais especialistas, podem divergir nas razões do tamanho do bico encontradas por Schoener. Outro exemplo é o de *Dacnis cayana*, que apresenta um formato de bico bem diferente das outras espécies. *Dacnis* pertence ao grupo dos Thraupinae adaptados a se alimentar de néctar (Storer, 1969). O tamanho e a forma do bico reflete até certo grau o tamanho da presa, mas, em locais de alta abundância de alimento, a sobreposição pode ser extremamente alta (Klopfer e MacArthur, 1961). A partilha de recursos em traupídeos deve ser mais importante quando analisarmos outras dimensões (seção 4.1 e 4.5).

O bico, como outros caracteres morfológicos, não exibe padrão adaptativo para frugivoria (Karr e James, 1975; Ricklefs, 1977). Entretanto, Herrera (1984) demonstrou que

espécies dispersoras de sementes no sul da Espanha possuem bicos mais achatados e largos do que espécies predadoras. Diferenças nos métodos de captura e manipulação dos frutos levam a adaptações ligeiras da forma do bico. Frugívoros que possuem um bico largo e achatado capturam os frutos voando (Moermond e Denslow, 1985). Dentre as espécies estudadas, apenas *Tachyphonus coronatus* e *Trichothraupis melanops* exibiram comportamento de capturar o fruto em vôo. Mesmo assim, tal comportamento foi visto com baixa frequência e dependente da espécie do fruto ingerido. *Rapanea ferruginea* (Myrsinaceae), que apresenta "caulicarpia", não restringe o acesso das aves para o consumo dos seus frutos, enquanto as espécies de *Leandra* (Melastomataceae) podem restringir o acesso das mesmas por apresentarem infrutescência terminal (Rodrigues et al. 1991, veja também Moermond e Denslow, 1983; veja seção 4.5). A acessibilidade do fruto pode levar a ave a adotar comportamentos diferentes de captura, o que ocorre com *T. coronatus* e *T. melanops*. Estas duas espécies não possuem bico mais chato e largo que as demais. Moermond e Denslow (1985) mostram vários exemplos em que o formato do bico influencia qual fruto pode ser capturado mais eficientemente, porém nenhum padrão pode ser generalizado com as espécies estudadas.

Será que o tamanho e a forma do bico restringem o diâmetro dos frutos que as espécies de aves ingerem? *Thraupis sayaca*, *T. cyanoptera*, *Stephanophorus diadematus* e *Cissopis leveriana* são capazes de arrancar pedaços de frutos

grandes como *Psidium catleyanum* (Myrtaceae) e *Solanum mauricianum* (Solanaceae). *T. coronatus* arranca pedaços de *Morus* sp. (Moraceae). A habilidade destas aves para ingerir pedaços de frutos aumenta o número de espécies de frutos que podem ser explorados por elas. Este comportamento de arrancar pedaços não foi observado em mais nenhuma espécie de traupídeo estudado, o que nestes casos, o tamanho dos frutos ingeridos pode ser limitado pela abertura do bico (veja Wheelwright, 1985).

4.5 Sobreposição na escolha dos frutos

Snow e Snow (1971) encontraram que para os traupídeos de Trinidad, existe mais sobreposição na dieta frugívora das espécies do que na dieta insetívora. Minhas observações na FI se restringiram a apenas 28 espécies de plantas com frutos ornitocóricos que habitam a orla da mata. Dentro deste âmbito, constatei que os índices de sobreposição na dieta de frutos são menores do que em outros parâmetros analisados (substrato, estrato e morfologia) (tab. 7).

É conhecido que as aves frugívoras neotropicais de pequeno porte (entre elas os Thraupinae) exploram muitas espécies de frutos (Eisenmann 1961, Willis 1966, Leck 1971, Snow e Snow 1971). Esses dados levaram Howe e Estabrook (1977) a solidificar a hipótese que alguns frugívoros, especialmente as pequenas espécies que se alimentam de pequenos frutos, não são seletivos, escolhendo os frutos oportunisticamente. A preferência da ave por uma determinada

espécie de fruto é consequência de vários fatores: (1)abilidade da ave em capturar, manusear e ingerir o fruto; (2) qualidade nutritiva (Herrera, 1985); (3) coloração e gosto; (4) eficiência de digestão. Uma revisão detalhada sobre o assunto foi feita por Moermond e Denslow (1985), onde os autores sugerem que a chave para entender as diferenças na escolha dos frutos está centrada principalmente na morfologia e no comportamento da ave.

Quanto aos métodos de captura, manuseio e ingestão, os traupídeos são conhecidos como espécies que capturam o fruto pousado e mandibulam-no para separar as sementes e depois ingerir (Moermond, 1983). Somente *Tachyphonus coronatus* e *Trichothraupis melanops* foram observados capturando algumas espécies de frutos em vôo, mas geralmente o fazem sobre um poleiro.

Os dados deste estudo mostram que entre as plantas estudadas, as aves tem preferência por determinada especie de fruto , uma vez que os índices de sobreposição são baixos para a maioria das espécies. A dieta alimentar das espécies estudadas se mostrou um fator importante na segregação das mesmas, o que contradiz a idéia clássica de que os pequenos frugívoros apanham os frutos oportunisticamente, a medida que os encontram (Howe e Estabrook 1977, Fleming 1979, Sorenson 1981, Worthington 1982). Esse resultado é, provavelmente, consequência do tamanho da amostra, ou seja, o número de plantas analisadas e as observações de frugivoria foram muito reduzidos e não suportam uma rejeição

à hipótese de Howe e Estabrook (op. cit.). Além disso, o número de frutos disponíveis é bem maior que o número de substratos de captura de artrópodos e de estratos na vegetação, e isso cria uma tendência para que a sobreposição calculada para o eixo "dieta frugívora" seja bem menor. Somente observações detalhadas sobre o comportamento das espécies de aves em cada espécie de fruto, como aquele feito por Sorensen 1981 e Snow e Snow (1988) podem mostrar se este é um fator decisivo na escolha de um recurso e consequentemente no isolamento ecológico entre elas.

4.6. Sobreposição global e competição

A sobreposição global do nicho foi baixa para a maioria das espécies (tab. 13). O maior índice de sobreposição foi entre *Hemithraupis ruficapilla* e *Orthogonys chloricterus* (0,444). Estas duas espécies não tem sobreposição em relação aos frutos estudados, o que sugere que estes índices estejam subestimados se levarmos em conta que elas podem ter sobreposição de outros frutos não estudados. *H. ruficapilla* ainda apresenta um índice relativamente alto com *Thraupis cyanoptera* (0,313). *Tangara seledon*, também uma espécie de pequeno porte como *H. ruficapilla*, apresentou índices de sobreposição relativamente altos com *O. chloricterus* (0,327), *T. ornata* (0,327) e *T. cyanoptera* (0,313). As diferenças no tamanho do bico entre estas espécies de pequeno porte com as demais corroboram a hipótese de coexistência de Schoener (1965). Segundo Hespenheid (1971),

a média do tamanho da presa aumenta com o tamanho do predador. Embora essas diferenças sejam pequenas entre as espécies estudadas (veja tab. 1), indicam que *H. ruficapilla* e *T. cyanocephala* escolham presas menores do que *O. chloricterus*, *T. ornata* e *T. cyanoptera*.

Trichothraupis melanops foi a espécie com os menores índices de sobreposição ($\text{Tri} \times \text{Tse} = 0,013$). Esta espécie é bem diferenciada das demais em todos os aspectos estudados, pois ocupa exclusivamente o sub-bosque, usa o ar como principal substrato de captura de presa, não usa o néctar como fonte de alimento e é principalmente insetívora.

No presente estudo, o eixo mais importante na redução da sobreposição ecológica entre as espécies foi o da dieta frugívora (tab. 7), pois mostrou os menores índices. Entretanto, o baixo valor desses índices já foi discutido na seção 4.5 e provavelmente estão subestimados. Para alguns casos, a dieta frugívora realmente pode ser o eixo mais importante no isolamento das espécies. Por exemplo, as espécies do gênero *Tangara* mostraram grande preferência por frutos de espécies vegetais da família Melastomataceae, enquanto as do gênero *Thraupis* pouco usaram este recurso. Escolha de habitat pode ser um fator importante. Espécies que frequentam áreas abertas (*Thraupis sayaca*, *Stephanophorus diadematus* e *Cissopis leveriana*), por exemplo, alimentam-se de frutos que só ocorrem nesse habitat (e.g. *Solanum mauritianum*), sendo rara a observação destas

se alimentando de arbustos de sub-bosque (e.g. *Leandra spp.*).

Outro eixo importante para diminuição da sobreposição é o tipo de substrato de captura de presas (tab. 6). Esse eixo destaca *O. chloricterus*, *T. melanops* e *Tangara seledon* das demais espécies por explorarem mais tipos de substratos do que as outras (tab. 3).

Em alguns casos, a morfologia (tamanho do bico e massa corporal) (Hespenheid 1971, 1975) pode ajudar a diminuir a sobreposição entre as espécies estudadas. Porém generalizações podem ser prematuras sem um estudo objetivando apenas o aspecto da dieta insetívora das espécies (veja Sherry 1984).

Sobreposição de nicho não implica necessariamente competição (Schoener, 1986; Alley, 1982). A competição pode não ocorrer se os recursos são abundantes. Vários fatores podem limitar as populações e assim permitir coexistência (fatores climáticos, predadores, parasitas, abundância de recursos, abrigo e locais para nidificação).

Os dados aqui apresentados mostram um retrato de quão larga é a sobreposição nos eixos estudados e em que aspectos as espécies estão adaptadas a ocupar o ambiente. Sobreposição de nicho não é uma condição suficiente para haver competição, mas é necessária (veja Alley, 1982).

Observações conduzidas em um grande número de anos consecutivos podem aumentar o conhecimento sobre a partilha de recursos, uma vez que nem as espécies e nem o ambiente

são entidades estáticas. Além disso, os fatores reguladores de populações acima citados também devem ser objetos de análise num estudo de longo prazo.

5. Conclusões

A sobreposição ecológica global entre as espécies estudadas foi baixa, o que indica que a partilha de recursos é bem pronunciada nesse grupo de espécies (Thraupinae). Os parâmetros (ou eixos) analisados nesse estudo são os tradicionalmente estudados quando se focaliza o assunto da coexistência. A idéia de que quanto mais dimensões forem utilizadas menor será a sobreposição na utilização delas (Schoener 1985) é verdadeira. Quanto mais subdivisões forem encontradas no sub-bosque da mata ou mesmo na copa de uma árvore menor será a sobreposição na utilização (e.g. McArthur 1972 quanto a ocupação espacial de Formicariidae). O mesmo aconteceria se o número de substratos de captura de presas fosse mais detalhado e assim sub-dividido. O eixo "dieta frugívora", entretanto, é um exemplo que pode inverter esta premissa. A medida que forem analisados mais espécies de frutos ornitocóricos, a tendência da sobreposição é aumentar (veja Snow e Snow 1971) segundo a hipótese de "frugívoros oportunistas" de Howe e Estabrook (1977). Assim, espécies similares em uma dimensão devem ser dissimilares em outras (Cody 1968). Um estudo detalhado sobre a preferência das aves por determinada espécie de fruto relacionando à sua abundância, disponibilidade e conteúdo energético poderia responder se o eixo "dieta frugívora" realmente tem um papel importante, como o mostrado nesse trabalho.

A seguir são apresentadas os principais resultados e conclusões do presente estudo:

1) As 13 espécies de traupídeos possuem uma dieta mista de artrópodos e frutos, sendo o néctar importante para *Dacnis cayana* (50% N= 68), *Cissopis leveriana* (32% N=78), *Stephanophorus diadematus* (22% N=59), e *Thraupis sayaca* (20% N=119).

2) A sobreposição foi alta nos parâmetros de substrato de captura de presa e altura de forrageamento na vegetação, e relativamente baixa na dieta frugívora.

3) Quanto a sobreposição no substrato de captura de presa:

a) espécies taxonomicamente próximas tiveram de um modo geral índices de sobreposição baixos em relação às outras.

b) *Trichothraupis melanops* é a espécie mais generalista.

4) Quanto a sobreposição estratigráfica:

a) a exceção de *Trichothraupis melanops* e *Tachyphonus coronatus*, todas as espécies tiveram altos índices de sobreposição, mostrando que não há separação nas atividades alimentares em relação a altura na vegetação.

b) a ocupação dos estratos é diferencial de acordo com o tipo de alimento procurado pela espécie. Quando forrageam insetos o fazem na copa e quando forrageam frutos descem ao sub-bosque.

5) Dois grupos principais foram observados quanto ao comportamento: os "limpa-folhas" e os "limpa-galhos".

Trichothraupis melanops não se incluiu em nenhum dos dois grupos.

6) Os traupídeos estudados possuem preferência específica em relação a dieta frugívora.

6. Literatura citada

- Alley, T.R. 1982. Competition theory, evolution, and the concept of an ecological niche. *Acta Biotheoretica* 31: 165-179.
- Alvares, S.M.R.; Machado, C.G.; Galetti, M. e Rodrigues, M. 1991. Associação de *Trichothraupis melanops* com macacos, correição de formigas e bandos mistos de aves. In: Resumos XVIII Congresso Brasileiro de Zoologia, Salvador - Bahia.
- Andrade-Lima, D. 1966. Vegetação. In: *Atlas Nacional do Brasil*. IBGE, Rio de Janeiro.
- Boecklen, W.J. and NeSmith, C. 1985. Hutchinsonian ratios and Lognormal distributions. *Evolution* 39: 695-698.
- Boinski, S. and Scott, P.E. 1988. Association of birds with monkeys in Costa Rica. *Biotropica* 20: 136-143.
- Cody, M.L. 1968. On the methods of resource division in grassland bird communities. *Am. Nat.* 102: 107-147.
- 1974. *Competition and the structure of bird communities*. Princeton University Press.
- Connell, J.H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *Am. Nat.* 122: 661-696.
- Crowell, K. 1962. Reduced interspecific competition among the birds of Bermuda. *Ecology* 43: 75-78.
- Eadie, J.M., Broekhonem, L. and Colgan, P. 1987. Size ratios and artifacts: Hutchinson's rule revisited. *Am. Nat.* 129: 1-7.

- Eisenmann, E. 1961. Favorite foods of neotropical birds: flying termites and *Cecropia* catkins. *Auk* 78: 636-637.
- Ferrari, S. 1986. The behaviour and ecology of the Buffy-Headed Marmoset, *Callithrix flaviceps* (O. Thomas, 1903). Unpubl. Ph.D thesis. University of London.
- Fleming, T.H. 1979. Do tropical frugivores compete for food? *Am. Zool.* 19: 1157-1172.
- Grant, P.R. 1972. Bill dimensions of the species of *Zosterops* on Norfolk Islands. *Syst. Zool.* 21: 289-291.
- Greenberg, R. and Gradwohl, J. 1980. Leaf surface specializations of birds and arthropods in a Panamian forest. *Oecologia* 46: 115-124.
- Grinnell, J. 1917. The niche relationships of the California thrasher. *Auk* 34: 427-433.
- Hartley, P.H.T. 1853. An ecological study of the feeding habits of the English titmice. *J. Anim. Ecol.* 22: 261-288.
- Herrera, C.M. 1984. Adaptations to frugivory of Mediterranean avian seed dispersers. *Ecology* 65: 609-617.
- _____. 1985 . Determinants of plant-animal coevolution: The case of mutualistic vertebrate seed dispersal systems. *Oikos* 44: 132-141.
- Hespenheid, H.A. 1971. Food preferences and the extend of overlap in some insectivorous birds with special reference to the Tyrannidae. *Ibis* 113: 59-72.

- ____ 1975. Prey characteristics and predator niche width.
In: Cody, M.L. and Diamond, J.(eds), Ecology and evolution of communities. Harvard University Press, Cambridge, Mass., pp. 158-180.
- Horn, H.S. 1966. Measurement of overlap in comparative ecological studies. Am. Nat. 100: 419-424.
- Howe, H.F. and Estabrook, G.F. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. Am. Nat. 111: 817-832.
- Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? Am. Nat. 93: 145-159.
- ____ 1978. An introduction to population ecology. New Haven, Yale University Press.
- Isler, M.L. and Isler, P.R. 1987. Tanagers: Natural History, Distribution and Identification. Smithsonian Institution Press. Washington, DC.
- Jackson J.A. 1979. Tree surfaces as foraging substrates for insectivorous birds. In: The role of insectivorous birds in forest ecosystems, Jackson et al (eds). Academic Press Inc.
- Jackson, J.B.C. 1981. Interspecific competition and species' distributions: the ghost of theories and data past. Amer. Zool. 21: 889-901.
- Janzen, D. and Schoener, T.W. 1968. Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. Ecology 49: 96-110.

- Karr, J.R. and James, F.C. 1975. Ecomorphological configurations and convergent evolution. In: Ecology and Evolution of Communities. M.L. Cody and J.M. Diamond (eds.). Belknap Press, Cambridge, Mass.
- Klein, R.M. 1980. Ecologia da flora e vegetação do vale do Itajaí. Sellowia 32.
- Klopfer, P.H. and MacArthur, R.H. 1960. Niche size and faunal diversity. Am. Nat. 94: 293-300.
- _____. 1961. On the causes of tropical species diversity: niche overlap. Am. Nat. 95: 223-226.
- Leck, C.F. 1973. Observations of birds at *Cecropia* trees in Puerto Rico. Wilson Bull. 84: 498-500.
- Lehner, P.N. 1979. Handbook of Ethological Methods. Garland STPM Press.
- MacArthur, R. 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. Ecology 39: 599-619.
- _____. 1972. Geographical Ecology. Harper & Row, New York.
- May, R. 1975. Some notes on estimating the competition matrix alpha. Ecology 56: 737-741.
- Moermond, T.C. 1983. Suction-drinking in tanagers Thraupidae and its relation to frugivory. Ibis 125: 545-549.
- _____. and Denslow, J.S. 1983. Fruit choice in neotropical birds: effects on fruit type and accessibility on selectivity. J. Anim. Ecol. 52: 407-420.
- _____. 1985. Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology and nutrition, with consequences

- for fruit selection. In: Neotropical Ornithology, P.A. Buckley et al. (eds.). Ornith. Monogr. 36: 865-897.
- Morellato, L.P.C.; Rodrigues, R.R.; Leitão-Filho, H.F. e Joly, C.A. 1989. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semi-decidua na serra do Japi, Jundiaí, SP. Rev. Bras. Bot. 12: 85-98.
- Morisita, M. 1959. Measuring of interspecific association and similarity between communities. Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., Ser. E. Bio. 3: 65-80.
- Morrison, M.L. 1984. Influence of sample size and sampling design on analysis of avian foraging behavior. Condor 86: 146-150.
- Nadkarni, N.M. and Matelson, T.J. 1989. Bird use of epiphyte resources in neotropical trees. Condor 91: 891-907.
- Paynter, R.A. (ed.) 1970. Check-list of birds of the world Vol XIII. Cambridge: Mus. Comp. Zool. Harv. Univ.
- Powell, G.V.N. 1985. Sociobiology and adaptative significance of interspecific foraging flocks in the neotropics. In: Neotropical Ornithology, P.A. Buckley et al. (eds.). Ornith. Monogr. 36: 713-732.
- _____. 1989. On the possible contribution of mixed species flocks to species richness in neotropical avifaunas. Behav. Ecol. Sociobiol. 24: 387-393.
- Ricklefs, R.E. 1977. A discriminant functions analysis of assemblages of fruit-eating birds in Central America. Condor 79: 228-231.

Rodrigues, M.; Alvares, S.M.R. e Silva, W.R. 1991.

Acessibilidade dos frutos e comportamento alimentar de aves em *Rapanea ferruginea* (Myrsinaceae). In: Resumos XVIII Congresso Brasileiro de Zoologia, Salvador - Bahia.

Root, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher. Ecol. Monogr. 37: 317-350.

Roth, V.L. 1981. Constancy in the size ratios of sympatric species. Am. Nat. 118: 394-404

Schoener, T.W. 1965. The evolution of bill size differences among sympatric species of birds. Evolution 19: 189-213.

_____. 1974. Resource partitioning in ecological communities. Science 185: 27-39.

_____. 1983. Field experiments on interspecific competition. Am. Nat. 122: 240-285.

_____. 1986. Resource partitioning. In: Community Ecology: Patterns Process. J.Kikkawa and D.J. Anderson (eds.). Blacwell Scientific Publications.

Sherry, T.W. 1984. Comparative dietary ecology of sympatric insectivorous neotropical flycatchers (Tyrannidae). Ecol. Monogr. 54(3): 313-338.

Sibley, C.G.; Ahlquist, J.E. and Monroe Jr., B.L. 1988. A classification of the living birds of the world based on DNA-DNA hybridization studies. Auk 105: 409-423.

Sick, H. 1985. Ornitologia Brasileira, uma introdução. Ed. Univ, Brasilia. Brasília.

- Silva, A.F. e Leitão-Filho, H.F. 1982. Composição florística e estrutura de um trecho da Mata Atlântica de encosta no município de Ubatuba, São Paulo. Rev. Bras. Bot. 5: 43-52.
- Simberloff, D. and Boecklen, W. 1981. Santa Rosalia reconsidered. Evolution 35: 1206-1228.
- Snow, B.K. and Snow, D.W. 1971. The feeding ecology of tanagers and honeycreepers in Trinidad. Auk 88: 291-322.
- _____. 1988. Birds and berries. T & AD Poyser.
- Sorensen, A.E. 1984. Interactions between birds and fruits in a temperate woodland. Oecologia 50: 242-249.
- Stiles, F.G. 1985. On the role of birds in the dynamics of neotropical forests. In: Conservation of Tropical Forests Birds, A.W. Diamond and T. Lovejoy (eds.). ICBP technical publications # 4.
- Storer, R.W. 1969. What is a tanager? Living Bird 8: 127-136.
- Terborg, J. and Robinson, S. 1986. Guilds and their utility in ecology. In: Community Ecology: Patterns and Process, J. Kikkawa and D.J. Anderson (eds.). Blacwell Scientific Publications.
- Tonkyn, D.W. and Cole, B.J. 1986. The statistical analyses of size ratios. Am. Nat. 128: 66-81.
- van der Pijl, L. 1969. Principles of Dispersal in Higher Plants. Springer-Verlag, Berlin.
- Vandermeer, J.H. 1972. Niche Theory. Ann. Rev. Ecol. Syst. 3: 107-132.

- Wheelwright, N.T. 1983. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. Ecology 66: 808-818.
- Whittaker, R.H. and Levin, S.A. (eds.) 1975. Niche theory and application. Stroudsburg, Pennsylvania, Dowden, Hutchinson and Ross.
- Willis, E.O. 1960. A study of foraging behavior of two species of ant-tanagers. Auk 77: 150-170.
- _____. 1966 a. Ecology and behavior of the crested ant-tanager. The Condor 68: 56-71.
- _____. 1966 b. Competitive exclusion and birds at fruiting trees in western Colombia. Auk 83: 479-480.
- _____. 1989. Mimicry in bird flocks of cloud forests in southeastern Brazil. Rev. Bras. Biol. 49: 615-619.
- Willson, M.F. 1972. Seed size preferences in finches. Wilson Bull. 84: 449-455.
- Wolda, H. Similarity Indices, Sample Size and Diversity. Oecologia 50: 296-302.
- Worthington, A. 1982. Population sizes and breeding rhythms of two species of Manakins in relation to food supply. Pp. 213-225, In: E. G. Leigh, Jr et al. (eds), The ecology of a tropical forest. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.

Apêndice 1: Dados morfométricos e local de origem das espécies estudadas:

Cissopis leveriana (Cis):

origem *		peso (g)	cúlmen	alt. (mm)	larg.	cauda (cm)
MZUSP	24415	-	1,8	0,95	0,89	-
	24417	-	1,9	1,12	0,94	15,7
	31250	-	1,7	1,0	0,95	-
	24416	-	1,8	1,04	0,92	14,9
	26248	-	1,9	1,07	0,93	14,5
MBML	6085	95	1,7	-	-	16,4
	DP		(0,09)	(0,06)	(0,02)	(0,85)

Hemithraupis ruficapilla (Hem):

MZUSP	63390	-	1,4	0,52	0,58	-
	43827	-	1,3	0,52	0,58	-
	43828	-	1,3	0,52	0,49	-
	36381	-	1,3	0,51	0,51	-
	34112	-	1,4	0,55	0,50	-
	03139	-	1,3	0,52	0,51	-
MBML	6044	-	1,2	-	-	5,4
	6045	15	1,2	-	-	5,7
	6041	14	1,1	-	0,55	5,4
	DP		(0,1)	(0,01)	(0,04)	(0,17)

Orthogonyx chloricterus (Ort):

MZUSP	31721	-	1,9	0,7	0,73	-
	49097	-	2,0	0,8	0,79	-
	1203	-	2,0	0,82	0,75	-
	4814	-	2,1	0,78	0,75	-
	31524	-	2,0	0,75	0,77	-
MBML	5949	40	-	-	-	8,0
	DP		(0,07)	(0,05)	(0,02)	

Tachyphonus coronatus (Tac):

MZUSP	66118	-	1,8	0,83	0,77	-
	62866	-	1,7	0,83	0,77	-
	62861	-	1,7	0,96	0,77	-
	62863	-	1,7	0,96	0,77	-
	55645	-	1,8	0,84	0,63	-
	57788	-	1,7	0,89	0,78	-
MBML	5965	33	1,6	-	-	7,3
	5972	27	1,6	-	-	7,1
	5970	27	1,6	-	-	7,1
	DP	(3,46)	(0,08)	(0,08)	(0,06)	(0,11)

(apêndice 1, cont.)

Trichothraupis melanopsis (Tri):

MZUSP	27089	-	1,6	0,67	0,78	-
	63700	-	1,5	0,63	0,75	-
	29410	-	1,5	0,69	0,75	-
	15850	-	1,4	0,57	0,65	-
	33982	-	1,5	0,65	0,74	-
	31733	-	1,4	0,64	0,78	-
MBML	6018	-	1,4	-	-	7,3
	6019	-	1,3	0,64	0,77	7,5
	DP		(0,09)	(0,04)	(0,04)	(0,14)

Stephanophorus diadematus (Ste):

MZUSP	11872	-	1,2	0,82	0,77	-
	27077	-	1,2	0,83	0,70	-
	11745	-	1,2	0,85	0,76	-
	11750	-	1,2	0,84	0,82	-
	34893	-	1,2	0,84	0,82	-
MBML	5822	-	1,1	0,79	0,84	8,3
	DP		(0,04)	(0,02)	(0,05)	

Thraupis sayaca (Ths):

MZUSP	63152	-	1,5	0,7	0,85	-
	49010	-	1,5	0,68	0,86	-
	49031	-	1,6	0,76	0,82	-
	63913	-	1,6	-	-	-
	63146	-	1,5	0,73	0,84	-
	DP		(0,05)	(0,03)	(0,02)	

Thraupis cyanoptera (Tho):

MZUSP	55550	-	1,5	0,88	0,91	-
	55552	-	1,7	0,90	1,02	-
	55551	-	1,4	0,88	0,92	-
	55540	-	1,5	0,85	0,92	-
	55544	-	1,52	0,88	0,95	-
	DP		(0,11)	(0,01)	(0,04)	

Apêndice 1 (cont.)

Thraupis ornata (Tho):

MZUSP	55567	-	1,5	0,74	0,66	-
	49056	-	1,5	0,68	0,70	-
	11885	-	1,5	0,57	0,67	-
	55565	-	1,6	0,67	0,66	-
	55571	-	1,5	0,67	0,68	-
	DP		(0,04)	(0,06)	(0,01)	

Tangara seledon (Tse):

MZUSP	61682	21	1,1	0,53	0,50	-
	55510	-	1,0	0,52	0,62	-
	62879	-	0,9	0,54	0,50	-
	61683	21	1,0	0,54	0,54	-
MBML	5736	-	1,1	-	-	5,0
	5735		0,9	-	-	3,8
	5734	19	0,9	-	-	4,2
	5732	-	1,3	-	-	4,5
	DP	(1,15)	(0,14)	(0,01)	(0,06)	(0,5)

Tangara cyanocephala (Tcy):

MZUSP	64503	-	1,0	0,51	0,46	-
	64504	-	1,0	0,53	0,50	-
	63243	-	1,1	0,53	0,50	-
	63244	-	1,1	0,54	0,53	-
	61118	-	1,1	0,53	0,51	-
MBML	5746	-	1,2	-	-	4,5
	5745	-	-	-	-	4,6
	5750	-	1,1	-	-	4,7
	DP		(0,07)	(0,01)	(0,02)	(0,1)

Tangara desmaresti (Tde):

MZUSP	61676	21	1,1	0,54	0,53	-
	31728	-	1,0	0,56	0,59	-
	15846	-	1,0	0,50	0,57	-
	10503	-	1,1	0,50	0,52	-
	343	-	1,0	0,51	0,58	-
MBML	5761	-	1,1	-	-	4,8
	5763	-	1,1	0,5	0,58	5,2
	DP		(0,05)	(0,02)	(0,03)	(0,28)

Apêndice 1 (cont.)
Dacnis cayana (Dac):

MZUSP	5346	-	1,4	0,5	0,48	0,45
	48787	-	1,3	0,43	0,47	-
	55420	-	1,4	0,41	0,49	-
	55419	-	1,4	0,44	0,44	-
	55424	-	1,4	0,44	0,44	-
	48793	-	1,4	0,46	0,50	-
	DP		(0,04)	(0,03)	(0,02)	

* MZUSP= Museu de Zoologia de São Paulo; MBML= Museu de Biologia Prof. Melo Leitão - Espírito Santo. DP = desvio padrão (as médias se encontram na tabela 1).

Apêndice 2

Número de observações referentes a ocupação estratigráfica
das espécies quando se alimentam de frutos:

	<u>bosque</u>			<u>altura (m)</u>					
spp.	bb	mb	c	so	<3	<10	>10	Nf	
Hem	-	2	10	-	-	1	11	12	
Cis	4	15	21	-	4	23	18	40	
Ort	-	9	5	-	-	14	-	14	
Tac	25	13	2	-	25	12	3	40	
Tri	9	10	-	-	11	8	-	19	
Ths	5	15	27	-	7	31	9	47	
Tho	15	17	10	-	16	25	1	42	
Thc	9	15	20	1	21	1	21	44	
Ste	2	13	19	-	2	26	6	34	
Tse	10	14	12	-	10	23	3	36	
Tcy	2	13	10	-	8	13	4	25	
Tde	118	27	-	-	118	24	3	145	
Dac	1	5	6	-	1	11	-	12	

Apêndice 2

Número de observações referente a ocupação estratigráfica das espécies quando se alimentam de artrópodos:

spp.	bosque			so	altura (m)				Na
	bb	mb	c		<3	<10	>10		
Hem	-	2	24	-	1	12	13	26	
Cis	-	1	12	-	-	8	5	13	
Ort	-	-	111	-	-	9	102	111	
Tac	17	9	5	4	16	8	3	31	
Tri	13	18	2	3	12	17	1	33	
Ths	3	10	35	-	4	22	22	48	
Tho	-	1	16	-	-	7	10	17	
Thc	-	2	25	-	-	3	24	27	
Ste	-	5	7	-	2	5	5	12	
Tse	-	7	27	-	-	12	22	34	
Tcy	2	1	37	-	3	16	21	40	
Tde	7	18	79	-	-	52	52	104	
Dac	3	2	17	1	2	6	13	22	

bb= baixo-bosque; mb=médio-bosque; c= copa; so= solo; Nf= total de observações se alimentando de frutos e Na= total para artrópodos.