

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA



CARLOS BARROS DE ARAÚJO

**PSITACÍDEOS DO CERRADO: SUA ALIMENTAÇÃO,
COMUNICAÇÃO SONORA E ASPECTOS BIÓTICOS E
ABIÓTICOS DE SUA DISTRIBUIÇÃO POTENCIAL.**

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
CARLOS BARROS DE ARAÚJO
Luiz Octavio Marcondes Machado
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Tese apresentada ao Instituto de
Biologia para obtenção do Título de
Doutor em Ecologia

Orientador: Prof. Dr. Luiz Octavio Marcondes Machado
Co-Orientador: Prof. Dr. Gabriel Corrêa Costa

Campinas, 2011

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA POR
ROBERTA CRISTINA DAL' EVEDOVE TARTAROTTI – CRB8/7430
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

Ar15p

Araújo, Carlos Barros de, 1975-
Psitacídeos do Cerrado: sua alimentação,
comunicação sonora e aspectos bióticos e abióticos de
sua distribuição potencial / Carlos Barros de Araújo. –
Campinas, SP: [s.n.], 2011.

Orientadores: Luiz Octavio Marcondes Machado,
Gabriel Corrêa Costa.

Tese (doutorado) – Universidade Estadual de
Campinas, Instituto de Biologia.

1. Psittacidae. 2. Bioacústica. 3. Pássaro -
Alimentação. 4. Psittacidae - Distribuição potencial. 5.
Pássaro – Comunicação sonora. I. Marcondes-
Machado, Luiz Octavio, 1945-. II. Costa, Gabriel
Corrêa. III. Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia. IV. Título.

Informações para Biblioteca Digital

Título em Inglês: Cerrado's Psittacidae: feeding, sound communication, and biotic and abiotic aspects of their potential distribution

Palavras-chave em Inglês:

Psittacidae

Bioacoustics

Animals - Food

Psittacidae - Potential distribution

Animal communication

Área de concentração: Ecologia

Titulação: Doutor em Ecologia

Banca examinadora:

Luiz Octavio Marcondes Machado [Orientador]

Carlos Abs da Cruz Bianchi

Paulo Nogueira Neto

Wesley Rodrigues Silva

José Augusto Mannis

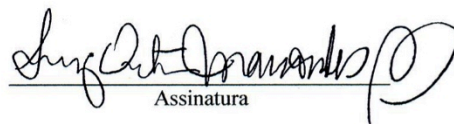
Data da defesa: 19-12-2011

Programa de Pós Graduação: Ecologia

Campinas, 19 de dezembro de 2011

BANCA EXAMINADORA

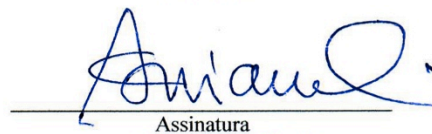
Prof. Dr. Luiz Octavio Marcondes Machado (Orientador)


Assinatura

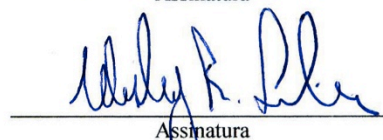
Prof. Dr. Paulo Nogueira Neto


Assinatura

Prof. Dr. Carlos Abs da Cruz Bianchi


Assinatura

Prof. Dr. Wesley Rodrigues Silva


Assinatura

Prof. Dr. José Augusto Mannis


Assinatura

Profa. Dra. Eleonore Zulnara Freire Setz

Assinatura

Prof. Dr. Adrian Antônio Garda

Assinatura

Dr. Lucas Augusto Kaminski

Assinatura

A minha amada Ana Rita por tem me dado esse enorme presente
que encheu minha vida de alegria, meu Peque-Tito
iv

ÍNDICE

Resumo.....	7
Agradecimentos.....	8
Introdução geral	13
BIBLIOGRAFIA	15
Capítulo 1. A Hipótese do Ruído Eltoniano: Uma análise comparativa entre os aspectos bióticos e abióticos na distribuição de psitacídeos do Cerrado.	19
Abstract.....	23
Resumo.....	24
1. 1. INTRODUÇÃO	25
1. 2. MATERIAIS E MÉTODOS	29
1. 2. 1. Sistema de estudo.....	29
1. 2. 2 Modelagem de distribuição de espécies	29
1. 2. 3. Variáveis abióticas	30
1. 2. 4. Variáveis bióticas.....	31
1. 2. 5. Testando a Hipótese do Ruído Eltoniano (HRE).....	32
1. 3. RESULTADOS	35
1. 4. DISCUSSÃO	36
1. 5. BIBLIOGRAFIA	39
FIGURAS CAPÍTULO 1:	47
TABELAS CAPÍTULO 1:	53
Capítulo 2. A alimentação dos psitacídeos de cerrado	57
Abstract.....	61
Resumo.....	62
2. 1. INTRODUÇÃO	63
2. 2. MATERIAIS E MÉTODOS	65
2. 2. RESULTADOS.....	67
2. 4. DISCUSSÃO	70
2.5. CONCLUSÃO	74
2.6. BIBLIOGRAFIA	75
FIGURAS CAPÍTULO 2:	78
TABELAS CAPÍTULO 2:	81

Capítulo 3. O espaço acústico e sua repartição pelas espécies de psitacídeos do Cerrado	95
Abstract.....	99
Resumo.....	100
3.1 INTRODUÇÃO	101
3.2 MÉTODOS	106
3.2.1 Obtenção de dados.....	106
3.2.2 Descrição dos cantos de voo	106
3.2.3 A especificidade do canto de vôo e a partição do espaço acústico.....	107
3.3 RESULTADOS.....	109
3.3.1 Descrição dos cantos de voo	109
3.3.2. A especificidade do canto de voo e a partição do espaço acústico.....	113
3.4 DISCUSSÃO	114
3.5 CONCLUSÃO	119
3.6. BIBLIOGRAFIA	120
FIGURAS CAPÍTULO 3:	124
TABELAS CAPÍTULO 3:	134
Capítulo 4. O espaço acústico, o ruído, e o alcance da comunicação.	137
Abstract.....	141
Resumo.....	142
4.1 INTRODUÇÃO	143
4.2 MATERIAIS E MÉTODOS	150
4.2.1. A intensidade sonora	150
4.2.2. O ruído de fundo e a detectabilidade do som.....	151
4.2.3. Modelos de sobreposição de cantos.....	151
4.3 RESULTADOS.....	154
4.3.1 O decaimento sonoro	154
4.4. DISCUSSÃO	156
4.5. CONCLUSÃO	159
4.6. BIBLIOGRAFIA	160
FIGURAS CAPÍTULO 4:	164
TABELAS CAPÍTULO 4:	169
Apontamentos finais	172

Abstract

The Cerrado biome is a conservation hotspot that is currently at great risk, due to agriculture or pasture. On the other hand, some groups have more risk of extinction. That seems to be the case of Psittacidae, as they are one of the most threatened bird groups of the world. For a long time there were no information available on these species, so that the situation was critical. This is slowly changing, and thanks to the work of some Brazilian universities there are now some information available on the group. In this work we use new data acquired at the Central Cerrado, and also data present in literature, to further investigate the feeding, potential distribution and also the sound communication of the group. We examine the existence of feeding patterns among these species, and also if diet may be a good predictor of the species distributions. We also investigate the sound communication. We examine the presence of specific calls for the species, the range of communication of these species, and also the impact that human noise may have in their sound communication.

Resumo

O bioma Cerrado é um hotspot de conservação que se encontra em grande risco devido à agricultura ou pastagens. Levando-se em conta que alguns grupos têm maior risco de extinção, e este parece ser o caso dos Psittacidae, e ainda que por muito tempo não havia informações disponíveis sobre essas espécies, a situação era crítica. Isso, no entanto, vem lentamente mudando, e graças ao trabalho de algumas universidades brasileiras já existem informações disponíveis sobre o grupo. Neste trabalho usamos dados adquiridos em campo no Cerrado Central (DF e GO), e também dados presentes na literatura para investigar a alimentação, distribuição de potencial e também a comunicação sonora do grupo. Examinamos a existência de padrões de alimentação entre estas espécies, e também se a dieta pode ser um bom preditor da sua distribuição. Investigamos também a comunicação sonora quanto a presença de chamados específicos para a espécie, dado o grande número de espécies presentes no Cerrado. Também investigamos o alcance de comunicação destas espécies, bem como o impacto que o ruído humano pode ter nesse alcance.

Agradecimentos

Acabo de descobrir a dificuldade em se agradecer aqueles que ajudaram em um trabalho tão longo com um doutoramento. Especialmente por ter de lembrar de pessoas que foram preciosas a alguns anos atrás, diante de um trabalho tão longo. Com isso peço desculpas se esqueci de alguém. Mas, citando Sir Isaac Newton, tenham a certeza que “se vi mais longe, foi porque estava sobre os ombros de gigantes”.

Gostaria de agradecer inicialmente ao meu orientador e amigo, o professor Luiz Octavio Marcondes Machado, não só me orientar em momentos que uma orientação era cabida, mas por ter me dado a liberdade de seguir em frente mesmo quando considerava o caminho escolhido por mim descabido. Isso enriqueceu muito o trabalho porque, por mais que algumas ideias tenham de fato se provado descabidas, outras funcionaram! A grandeza com que o Prof. Luiz Octavio conduziu a orientação desse trabalho o enriqueceu, pois tendo como base a confiança mútua adquirida em anos de trabalho conjunto, tive a completa liberdade para pensar, tentar, errar, e de vez em quando acertar. Espero ter, ao longo desses 7 anos de orientação, feito jus a tamanha confiança depositada na minha pessoa. Afinal, a única coisa que o professor Luiz Octavio sabia sobre mim quando do meu aceite, era que eu não tinha o menor conhecimento sobre papagaios, dado que meu projeto inicial seria sobre a bioacústica de anfíbios!!! Uma semana (de azia constante) depois, um projeto sobre a biologia de psitacídeos estava sobre sua mesa. Oito anos depois uma Tese de Doutorado, abordando diversos aspectos desse interessante grupo. Muito obrigado professor Luiz Octavio. Sua orientação, incentivo e indicações foram vitais na execução deste trabalho.

Outra pessoa chave para a execução deste trabalho foi, o já saudoso, Prof. Jacques Viellard. Suas orientações generosas e precisas, sempre mudavam a cara dos resultados para melhor. Com algumas poucas palavras me fazia trabalhar por semanas, e o resultado final era sempre uma melhora contundente. Sua presença foi sentida por demais ao final deste trabalho, e sua partida precoce certamente prejudicou a execução perfeita do projeto, especialmente nas análises dos dados. Felizmente muito já havia sido realizado antes de agosto de 2010, quando veio a falecer. Sinto-me feliz e honrado por ter tido a possibilidade de trabalhar tão próximo a uma mente tão brilhante quanto a do professor Jacques. Sigo tentando, estudando, viajando. Espero que um dia possa chegar perto de suas realizações. *Au revoir mon cher professor!* Agradeço ainda a sua esposa, a prof. Maria Luísa Silva. Mal sabe ela, mas foi uma despretensiosa

sugestão sua durante o IBAC em Lisboa em 2009 me levou ao quarto capítulo desta tese. Vendo os resultados parciais que vinha obtendo no estudo da comunicação sonora dos psitacídeos ele disse: - *Acho que deveria comprar um decibelímetro*. Alguns meses depois comprei um decibelímetro e fiquei por mais de um ano estudando a intensidade sonora! Os resultados estão apresentados no capítulo 4 desta tese.

Felizmente, durante minha estada em Portugal em 2008, e por meio de uma indicação do Professor Jacques, tive a chance de trabalhar com o Dr. Paulo Marques, a quem o Jacques me definiu como sendo um jovem e brilhante pesquisador em bioacústica. De fato foi o que eu encontrei durante meu sanduíche em Lisboa: Um jovem e brilhante cientista. Diante da morte do Prof. Jacques, o professor Paulo Marques gentilmente se ofereceu a me ajudar na árdua tarefa de finalizar o trabalho sem meu orientador. Agradeço imensamente por sua generosidade, disponibilidade, e principalmente por compartilhar seu conhecimento sem os quais esse trabalho ficaria com um gostinho de incompleto, diante de um evento tão trágico quanto o falecimento de meu mentor.

Por fim, tenho ainda que agradecer ao Dr. Gabriel Costa, colega de graduação e amigo de tantos Interbios. Foram tantas mensagens perguntando a ele o que eu deveria fazer com minhas ideias de modelagem espacial de nichos, que o convite para a co-orientação neste trabalho foi natural. Agradeço por sua imensa solidariedade, disponibilidade, e ainda por me ter não só me dado a chance de fazer seu curso de distribuição potencial na UFS, mas por ter me levado para dentro de seu laboratório por 15 dias, momento “Toró de palpite” no qual algumas de nossas ideias viraram mapas. Obrigado Brabuleta! Acuma?!

Durante esse a execução desse trabalho fixei residência em quatro diferentes cidades, e devo muito a pessoas dessas quatro localidades. Em Brasília, local onde cursei minha graduação, realizei meu campo. Gostaria assim de agradecer a Diana, que foi sempre muito atenciosa no Parque Nacional de Brasília. A Vera e família, bem como seu caseiro Washington, que abriram as portas e me receberam tão bem Fazenda São Manuel, em Formosa do Goiás. Essa maravilhosa fazenda foi o meu principal local de coletas e sem o acesso que foi gentilmente me dado, seria muito mais difícil a execução desse projeto.

Na Universidade de Brasília, que nunca deixou de ter o cheirinho de casa, tenho de agradecer a muita gente. A professora Heloísa Miranda, minha querida orientadora de monografia, que não só me recebeu por várias vezes em seu laboratório, mas me convidou a

cursar seus cursos de Métodos Científicos e Ecologia do Fogo. Os gráficos e tabelas deste trabalho agradecem!! A Naomi Sato, pela ajuda inestimável na identificação das plantas deste trabalho. De seu laboratório agradeço ainda aos queridos amigos Stefano e Felipe Aires, sempre alegres e prestativos, me fizeram aprender um pouco mais desse lindo bioma chamado Cerrado. Tenho ainda de agradecer a Professora Regina Macedo e seus alunos, que me receberam de portas abertas em um momento que os ares universitários estavam a me fazer muita falta. Muito Obrigado Regina! Muito obrigado também aos amigos Marcos “Roca” Lima, Raphael Dias, Lilian Manica, Alexandre Dias, Rafael Maia, Débora Goedert, Paula Sicsú e Leonardo Castilho, por me receberem tão bem. Outro amigo da UnB a quem sou muito grato é Iubatã Faria. Desde meu mestrado tem recorrentemente me apoiado e cedido informações cruciais na execução desse projeto.

Ainda da UnB não poderia deixar de agradecer ao professor Antônio Sebbem, que dentre outras coisas me possibilitou a execução do meu estágio de docência fora na UnB, em seu curso de biologia de anfíbios. Agradeço ainda ao seu aluno e meu grande amigo, Leandro Ambrósio, que me permitiu diversas vezes o uso das dependências do laboratório para revisões bibliográficas. Seu irmão Flávio Ambrósio, outro grande amigo e físico de profissão, teve grande importância na resolução dos modelos matemáticos de decaimento sonoro. Passei longas tardes discutindo com ele a melhor forma de se resolver tais modelos espacialmente, e foi o Flávio que me deu a ideia central e incentivo para fazer isso “na unha”, por meio do Excel. Estávamos na dúvida de como chamar as matrizes que usamos em tal resolução. Bem Flávio, optei aqui por chamá-las de Matrizes Ambrósio! Espero que não se importe! Não posso deixar de agradecer também ao professor Osmindo, que gentilmente me levou para umas das mais produtivas expedições da minha vida. Foram 200 gravações de papagaios em 7 dias! Valeu demais Osmindo!

Na Unicamp gostaria de agradecer imensamente aos meus amigos Sebá (Depois de 7 anos, acho que é chegada a hora de parar com esse mugango de Tião, não é meu amigo?), Tadeu Guerra, Marie Claire, João Carlos Costa, Kid, Leo, meu chará Carlão, Drica, Gabi, Paulinho, Jana, Lucas. Vinicius Cotarelli (Tico), Natália Guerin, Camila Vidotto, Carol, e todos os guerreiros do curso de campo de Itirapina 2009. Ao Paulo, nosso exime taxidermista, que me ajudou, sempre com boa vontade, a entender o que diabos existe de diferente na mordida de um papagaio. Papagaios me mordam! Graças a ele agora eu sei como funciona a mordida de um psitacídeo!

Sou imensamente grato a todos os professores que tive durante esse período, uma vez que sempre aprendi muito em suas aulas. Aos Professores Jacques Vielliard, Luiz Octavio Marcondes Machado, Woody Benson, Eleonore Setz, Miguel Petrere, Miguel Marini, Marcos Gridi-Papp, André Freitas, Flavio Maes, Shiro, Rafael, Ivan Perez, Heloísa Miranda, pelos cursos nos quais estive matriculado nesse período, todos de alta qualidade. Vocês contribuíram muito em minha formação.

Esse trabalho foi financiado pela FAEPEX, CAPES e CNPq, e sem esse financiamento nada disso seria possível.

Agradeço ainda a família da minha Ana. Vitor e Érica, e Eduardo e Lígia, obrigado por me fazer sentir em casa aqui em Campinas. A minha sogra, Águeda (que aqui escrevo com acento pra ninguém dizer o nome errado!!!) gostaria de fazer um agradecimento especial. Durante meu doutorado estive inúmeras vezes em Campinas, e ela sempre me recebeu alegremente. Foi ela também que me fez engordar alguns quilos!!! Vou sentir muita falta de suas lulas ao molho quando voltar pra a Paraíba!!! Obrigado por sempre me receber tão bem Agueda!

Por fim gostaria de agradecer a minha família que sempre me apoiou nessa “vereda cumprida” chamada doutorado. Minha mãe, Glaucione, meu pai, Flávio, meus irmãos Dau, Té, Gá e Kado (*in memorian*), que têm e terão uma importância fundamental no que sou e no que serei. Obrigado meu povo! Agradeço ainda a minha querida prima Mariana, que gentilmente me trouxe diversos equipamentos sem os quais não teria condições de realizar metade dos experimentos que fiz. Agradeço ainda a minha querida avó, que me ensinou, e ainda me ensina tanto sobre a vida. Meu avô, que me ensinou a ser firme no que acredita, modelo “Firminiano” de vida que carregarei sempre comigo..

Gostaria, especialmente, de agradecer a minha esposa, Ana Rita Uhle de Araújo (haha), por todo carinho, compreensão, e companheirismo que veio a se mostrar fundamental durante esse longo processo. Uma tese, quatro mudanças de casa, várias saídas de campo. Não deve ter sido fácil de aguentar, e agradeço por ela ter sempre me apoiado nisso. A Ana acaba de me dar a coisa mais importante da minha vida, meu filho Tito. E é a ele a quem dedico todo esse trabalho.

O Cerrado é o segundo maior bioma Neotropical, e um *hotspot* de conservação (Myers *et al.* 2000, Mittermeier *et al.* 2005). Cobria originalmente cerca de 12% da América do Sul (Oliveira-Filho e Ratter 2002), mas nas últimas décadas mais de 50% do seu território original foi transformado em pastagem, áreas de agricultura e/ou urbanas. Apenas 2,2% de sua área original está protegida por unidades de conservação (Cavalcanti e Joly 2002, Klink e Machado 2005), e se o ritmo atual de desmatamento não diminuir, é possível que todas as áreas não-protegidas do Cerrado desapareçam até 2030 (Machado *et al.* 2004). Apesar disso o Cerrado é um dos ecossistemas menos estudados da América do Sul (Silva e Bates 2002, Marris 2005). O bioma apresenta 856 espécies de aves, incluindo 777 que se reproduzem na região (Silva e Santos 2005). O Cerrado mostra um baixo endemismo de aves, uma vez que apenas 3,8% das espécies relatadas são endêmicas (Silva e Santos 2005). Possui populações de 33 espécies de Psittacidae, o que representa quase 40% de todas as espécies de psitacídeos brasileiros (CBRO 2010), mas novamente mostra baixo endemismo, já que apenas duas dessas espécies são endêmicas do bioma (Silva 1995, Silva e Santos 2005).

Se por um lado o Cerrado é um bioma extremamente ameaçado como um todo (Machado *et al.* 2004), alguns grupos de aves são mais suscetíveis a extinção. Esse parece ser o caso dos psitacídeos, já que cerca de 26% das espécies estão com populações diminuídas e com algum risco de extinção (Collar 2000). Mesmo levando-se em conta que a família compreende cerca de 5% da diversidade brasileira de aves (CBRO 2010), pouca informação está disponível para o grupo, provavelmente devido à dificuldade em se estudá-los em campo (Sick 1997, 2001; Snyder *et al.* 1987). De fato poucos psitacídeos possuem dados suficientes para satisfazer os requisitos das áreas de conhecimento biológico necessários a um programa de manejo (Beissinger e Bucher 1992). Esse quadro, ainda que alarmante, vem aos poucos mudando. Graças aos esforços de alguns pesquisadores e universidades brasileiras sabemos mais sobre a biologia do grupo, dado que diversos estudos vêm sendo publicados nos últimos anos (Ex. Santos 2001; Ragusa-Netto 2004, 2006, 2008, 2011; Ragusa-Netto e Fecchio 2006; Moura 2007; Paranhos *et al.* 2007, 2008, 2009; Bianchi 2009; Seixas 2009; Silva 2007, 2008, 2009; Antas *et al.* 2010; de Araújo e

Marcondes-Machado 2011, de Araújo *et al.* 2011, Dias 2011). Ainda assim, todo esse esforço parece ser insuficiente, diante da grande diversidade dos psitacídeos neotropicais, e da rápida degradação do habitat dessas espécies.

Em geral, psitacídeos movimentam-se através de mosaicos de vegetação para utilizar recursos alimentares, na medida em que estes se tornam disponíveis (Francisco *et al.* 2002, Ragusa-Netto 2004, de Araújo Obs. Pers.). Algumas espécies parecem utilizar grandes áreas (Tubelis 2010, De Araújo *et al.* 2011), e isso deveria ser considerado durante a realização de programas de conservação (Tubelis 2010, de Araújo *et al.* 2011). No entanto, mesmo parques nacionais como o Parque Nacional de Brasília (DF – com 30.00ha), ou maiores, como o Parque Nacional de Emas (GO - com 130.000ha), não parecem ter um tamanho adequado para a manutenção de populações de algumas espécies de psitacídeos, dado que algumas espécies se alimentam fora dessas áreas, mesmo com disponibilidade de recurso nesses locais (Tubelis 2010, de Araújo *et al.* 2011).

Mesmo utilizando grandes áreas na sua alimentação, os psitacídeos se congregam para dormir em um mesmo ponto (de Araújo *et al.* 2011, Carrara *et al.* 2007). Esse tipo de comportamento só é possível por meio do uso de comunicação sonora de longa distância (de Araújo *et al.* 2009, 2010, 2011). Apesar de crucial na sua forma de vida, as vocalizações dos psitacídeos ainda são pouco estudadas, especialmente quando consideramos a grande diversidade do grupo. Dado que a comunicação é realizada em grandes distâncias, ela pode ser bastante afetada por ruídos de fundo (de Araújo 2010). Por outro lado, não existem dados examinando os impactos do crescente ruído humano sobre a comunicação sonora dessas espécies.

A tese de doutorado que ora se apresenta tem por objetivo uma investigação mais ampla dos psitacídeos do Cerrado, por meio da coleta de dados em campo e ainda com o uso dos estudos recentemente publicados. Buscamos entender, por meio de observações de campo além de uma cuidadosa revisão na literatura, aspectos alimentares, de sua distribuição e da comunicação sonora do grupo. Buscamos ainda realizar uma análise de certa forma mais geral, investigando padrões e singularidades dentre as espécies. Dado que os psitacídeos são um dos grupos mais ameaçados do mundo, e ainda, que o Cerrado é um dos biomas menos estudados e ameaçados, buscamos com o presente estudo colaborar no preenchimento de uma importante lacuna de conhecimento, podendo colaborar com o entendimento da biologia dessas espécies e assim com a sua conservação.

BIBLIOGRAFIA

- Antas, P. T. Z., Carrara, L. A., Yabe, R. S., Ubaid, F. K., Oliveira-Junior, S. B., Vasques, E. R. e Ferreira, L. P. 2010. *A Arara-azul na reserva particular do patrimônio natural SESC Pantanal*. SESC: Rio de Janeiro.
- Bianchi, C. A. 2009. Notes on the ecology of the Yellow-faced Parrot (*Alipiopsitta xanthops*) in Central Brazil. *Ornitologia Neotropical* 20: 479–489.
- Beissinger, S. R., e Bucher, E. H. 1992. Can parrots be conserved through sustainable harvesting? *Bioscience* 42: 164-173.
- Carrara, L. A., L. de P. Faria, F. Q. do Amaral, e M. Rodrigues. 2007. Dormitórios do Papagaio-verdadeiro Amazona aestiva e do Papagaio-galego *Salvatoria xanthops* em plantio comercial de eucalipto. *Revista Brasileira de Ornitologia* 15:135-138.
- Cavalcanti, R. B. e Joly C. A. 2002. Biodiversity and conservation priorities in the Cerrado region. *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna* (Eds Oliveira, P. S. e Marquis, R. J.), pp 351–367. Columbia University Press, New York.
- Collar, N. J. 2000. Global threatened parrots: criteria, characteristics and cures. *Int. Zoo. Yb.* 37: 21-35.
- CRBO. 2010 *Listas das aves do Brasil*. Disponível em: <http://www.cbro.org.br/> (Accessado em Julho de 2010).
- De Araújo, C. B., Marcondes-Machado, L. O. and Vieliard, J. M. E. 2009. Vocal repertoire and flock size in the yellow-faced parrot (*Alipiopsitta xanthops*). In: XXII meeting of the International Bioacoustics Council (IBAC), 2009, Lisbon. Proceedings of the XXII meeting of the International Bioacoustics Council (IBAC).
- De Araújo, C. B., Marcondes-Machado, L. O., Campos, F. A. and Vielliard, J. M. E. 2010. Communication ranges of two psittacid species in Central Brazil. In: Annual meeting of the American Behavior Society - Program book, 2010, Williamsburg. 47th Annual meeting of the American Behavior Society.
- De Araújo, C. B. e Marcondes-Machado, L. O. 2011. Diet and feeding behavior of the Yellow-faced Parrot (*Alipiopsitta xanthops*) in Brasília, Brazil. *Ornitologia Neotropical* 22: 79–88.
- De Araújo, C. B., Marcondes-Machado, L. O., Vielliard, J. M. E. 2011. Vocal Repertoire of the Yellow-Faced Parrot (*Alipiopsitta xanthops*). *The Wilson Journal of Ornithology* 123: 603-608.

- Dias, R. I. 2011. Nesting biology of the Yellow-faced Parrot *Alipiopsitta xanthops*, a species without nest site fidelity: indication of high cavity availability?. *Emu* 111: 217-221.
- Forshaw, J. M. 1989. *Parrots of the world*. Lansdowne editions: Sidney.
- Francisco, M. R.; V. O. Lunardi e Galetti, M. 2002. Massive seed predation of *Pseudobombax grandiflorum* (Bombacaceae) by parakeets *Brotogeris versicolurus* (Psittacidae) in a forest fragment in Brazil. *Biotropica* 34:613-615.
- Klink, C. A. e Machado R. B. 2005. Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology*, 19, 707–713.
- Machado, R. B., Ramos-Neto, M. B., Pereira, P. G. P., Caldas, E. F., Gonçalves, D. A., Santos, N. S., Tabor, K. e Steininger, M. 2004. Análise de lacunas de proteção da biodiversidade do Cerrado. *IV Congresso Brasileiro de Unidades de Conservação*, Curitiba, PR.
- Marris, E. 2005. The forgotten ecosystem. *Nature* 437: 944–945.
- Moura, L. N. de. 2007. *Comportamento do Papagaio-do-mangue Amazona amazonica: gregarismo, ciclos nictemerais e comunicação sonora*. Dissertação de Mestrado, UFPA: Belém.
- Mittermeier, R. A., Gil, P. R., Hoffman, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C. G., Lamoreux, J. e Fonseca, G. A. B. 2005. *Hotspots Revisited : Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions*. Conservation International: Washington, DC.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., e Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858.
- Oliveira-Filho, A. T. e Ratter, J. A. 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome. *The Cerrados of Brazil. Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna* (Eds Oliveira, P. S. e Marquis, R. J.), pp. 91–120. Columbia University Press: New York.
- Paranhos, S. J., de Araújo, C. B. e Marcondes-Machado, L. O. 2007. Comportamento alimentar do Periquito-de-encontro-amarelo (*Brotogeris chiriri*) no interior do estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Ornitologia* 15: 7–11.
- Paranhos, S. J., de Araújo, C. B. e Marcondes-Machado, L. O. 2008. Comportamento reprodutivo de *Aratinga aurea* (Psittacidae) no Sudeste de Minas Gerais. Brasil. *Revista Brasileira de Ornitologia* 16: 1–7.

- Paranhos, S. J., de Araújo, C. B. e Marcondes-Machado, L. O. 2009. Comportamento alimentar de *Aratinga aurea* (Psittacidae) no Sudeste de Minas Gerais. Brasil. *Revista Brasileira de Ornitologia* 17: 187–193.
- Ragusa-Netto, J. 2002. Fruiting phenology and consumption by birds in *Ficus calyptroceras* (Miq.) Miq. (Moraceae). *Brazilian Journal of Biology* 62: 339–346.
- Ragusa-Netto, J. 2004. Flowers, fruits, and the abundance of the Yellow-chevroned Parakeet (*Brotozeris chiriri*) at a gallery forest in the south Pantanal (Brazil). *Brazilian Journal of Biology* 64: 867–877.
- Ragusa-Netto, J. 2006. Dry fruits and the abundance of the Blue-and-yellow Macaw (*Ara ararauna*) at a cerrado remnant in central Brazil. *Ornitologia Neotropical* 17: 491–500.
- Ragusa-Netto, J. 2008. Yellow-chevroned Parakeet (*Brotozeris chiriri*) abundance and canopy foraging at a dry forest in western Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 43: 99–105.
- Ragusa-Netto, J. 2011. Pre-dispersal seed predation by Blue-and-yellow Macaw (*Ara ararauna*, Psittacidae), on fruit crops of the pequi (*Caryocar brasiliense*, Caryocaraceae), in the Brazilian Cerrado. *Ornitologia Neotropical* 22: 329–338.
- Ragusa-Netto, J. e Fecchio A. 2006. Plant food resources and the diet of a parrot community in a gallery forest of the southern Pantanal (Brazil). *Brazilian Journal of Biology* 66: 1021–1032.
- Santos, M. P. D. 2001. Dieta da arara-vermelha-grande (*Ara chloroptera*) na Chapada das Mangabeiras, sul do Piauí, Brasil. *Tangara* 1: 131–134.
- Seixas, G. H. F. 2009. Ecologia alimentar, abundância em dormitórios e sucesso reprodutivo do papagaio-verdadeiro (*Amazona aestiva*) (Linnaeus, 1758) (Aves: Psittacidae), em um mosaico de ambientes no Pantanal de Miranda, Mato Grosso do Sul, Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Mato Grosso do Sul: Campo Grande.
- Sick, H. 2001. *Ornitologia Brasileira*. Editora Nova Fronteira: Rio de Janeiro.
- Sick, H. 1997. Notes on the taxonomy of Brazilian Parrots. *Ararajuba* 1: 111–112
- Silva, J. M. C. 1995. Birds of the Cerrado region, South America. *Steenstrupia* 21:69–92

- Silva, J. M. C. e Bates J.M. 2002. Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: A tropical savanna hotspot. *BioScience* 52: 225–233.
- Silva, J. M. C. e Santos, M. P. D. 2005. A importância relativa dos processos biogeográficos na formação da avifauna do Cerrado e de outros biomas brasileiros. *In: Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação* (A. Scariot, Souza-Silva, J. C. & Felfili, J. M. eds.). Ministério do Meio Ambiente: Brasília.
- Silva, P. A. 2007. Predação de sementes por periquitos *Brotogeris chiriri* (Psittacidae) em *Chorisia speciosa* (Bombacaceae). *Revista Brasileira de Ornitologia* 15: 127-129.
- Silva, P. A. 2008. Periquitos (*Aratinga aurea* e *Brotogeris chiriri*, Psittacidae) como potenciais polinizadores de *Mabea fistulifera* Mart. (Euphorbiaceae). *Revista Brasileira de Ornitologia* 16: 23-28.
- Silva, P. A. 2009. *Orthopsittaca manilata* (Boddaert 1783) (Aves: Psittacidae): abundância e atividade alimentar em relação a frutificação de *Mauritia flexuosa* L. f. (Arecaceae) numa vereda do Triângulo Mineiro. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Uberlândia: Uberlândia, MG.
- Snyder, N. F. R., J. W. Wiley, e C. B. Kepler. 1987. *The parrots of Luquillio: natural history and conservation of the Puerto Rican Parrot*. Western Foudation of Vertebrate Zoology: Los Angeles, California.
- Tubelis, D. 2010. When a large reserve is not large enough to protect part of a population: Blue-and-yellow Macaws (*Ara ararauna*) in central Brazil. *Biotemas* 23: 137-141.

Capítulo 1. A Hipótese do Ruído Eltoniano: Uma análise comparativa entre os aspectos bióticos e abióticos na distribuição de psitacídeos do Cerrado.

No mesmo rio em que um mata a sede, outro se afoga

Abstract

The main objective of biogeography is to understand what guides species distribution. Recent applications of distribution modelling assume species distribution to be a result of climatic variables, what has been called the Eltonian Noise Hypothesis (ENH). But there are studies that show otherwise, that biotic variables may be of great importance in a species distribution even in large scales. Here we test the Eltonian Noise Hypothesis, that biotic interactions do not affect species distributions at large geographical scales. We modelled the distributions of 11 species of Cerrado parrots using the software Maxent. We built models using abiotic variables and models combining abiotic and biotic (distribution of diet resource) variables. We compared model performance using statistics derived from information theory (AICc, BIC). We found that models incorporating biotic variables did not significantly improve model performance based on AICc and BIC values. We found no relationship between dietary niche breadth and model improvement, indicating that dietary generalist and specialist species were not differently affected by the inclusion of biotic variables in the models. Our results supported that the inclusion of biotic variables did not improve species distribution model performance at large spatial scales. Our results are in contrast to previous studies, which found that biotic variables were important in explaining coarse scale distributions. One possible explanation for these disparate results is that the role of biotic interactions may be contingent on characteristics of the species under study, and also the type and/or strength of the biotic interaction. The role of biotic interactions in distribution modelling is considered a major challenge and many more studies that explicitly address this question are needed to provide a better picture of the general role of biotic interactions in determining species distributions.

Resumo

O principal objetivo da biogeografia é o entendimento do que determina a distribuição das espécies. Aplicações recentes de modelagens de distribuição assumem que, em grandes escalas, a distribuição de uma espécie é somente o resultado das variáveis climáticas. Essa hipótese tem sido chamada de Hipótese do Ruído Eltoniano (HRE). Mas existem estudos que mostram o contrário, que variáveis bióticas podem ser de grande importância na distribuição de uma espécie, mesmo em grandes escalas. Aqui nós testamos a Hipótese do Ruído Eltoniano. Nós modelamos as distribuições de 11 espécies de psitacídeos de Cerrado por meio do uso do programa Maxent. Construímos modelos usando variáveis abióticas e modelos com variáveis abióticas e bióticas (distribuição da dieta de recursos). Nós comparamos o desempenho dos modelos usando uma estatística derivada da teoria da informação (AICc, BIC). Descobrimos que modelos que incorporam variáveis bióticas não melhoram significativamente o desempenho dos modelos com base em valores AICc e BIC. Não encontramos relação entre amplitude de nicho alimentar e a melhora do modelo, indicando que tanto espécies generalistas como especialistas (quanto a dieta) não foram afetadas pela inclusão de variáveis bióticas nos modelos. Nossos resultados corroboram a HRE em que a inclusão das variáveis bióticas não melhoram o desempenho dos modelos de distribuição das espécies em grandes escalas espaciais. Nossos resultados contrastam estudos anteriores, que constatarem que as variáveis bióticas foram importantes para explicar as distribuições em grandes escalas. Uma possível explicação para esses resultados díspares é o papel das interações bióticas, e também o tipo e/ou a força da interação biótica. O papel das interações bióticas na modelagem de distribuição pode ser considerado um grande desafio e mais estudos que abordem explicitamente esta questão são necessários para fornecer um melhor entendimento do papel das interações bióticas na determinação de distribuição espaciais das espécies.

1. 1. INTRODUÇÃO

A principal meta da biogeografia é a compreensão dos fatores que moldam a distribuição das espécies (Gaston 2009). A distribuição é um fenômeno biológico complexo, e diversos fatores podem interagir na determinação do alcance geográfico de uma espécie (Holt 2003, Holt e Keitt 2005, Sexton *et al.* 2009). A compreensão da dinâmica ecológica e evolutiva da distribuição de uma espécie pode fornecer informações valiosas sobre uma ampla gama de fenômenos biológicos tais como invasões biológicas (Peterson 2003), respostas de organismos a grandes flutuações ambientais no passado (Graham *et al.* 1996) e/ou prever respostas as alterações climáticas no futuro (Parmesan 2006). Dentre os fatores que determinam a abrangência da distribuição geográfica de uma espécie pode-se destacar: a relação do organismo com seu ambiente (requisitos de nicho por exemplo), interações interespecíficas como competição, predação, parasitismo (MacArthur 1984, Chave *et al.* 2002), além de fatores históricos tal como a falta de oportunidade de dispersão (Brown *et al.* 1996, Patterson 1999). A interação entre estes fatores determina a distribuição de uma espécie. Ainda assim, a determinação da contribuição relativa desses fatores para a distribuição de diferentes organismos é um grande desafio (Endler 1982, Costa *et al.* 2008). É fácil perceber que a discussão sobre a distribuição de uma espécie perpassa uma discussão sobre seu nicho ecológico, o que de fato foi percebido já no início do século passado por Grinnell (1917). Assim, uma breve discussão sobre o nicho ecológico, e seu papel dentro da biogeografia torna-se válida.

De acordo com o Hutchinson (1957) o nicho ecológico pode ser interpretado como um intervalo, dentro de um conjunto de variáveis (tal como temperatura, umidade, pluviosidade e etc.), nos quais uma espécie persiste, e dessa forma o nicho ecológico é multivariado. Cada espécie possui, por exemplo, um intervalo de temperatura ou pluviosidade em que sua sobrevivência e reprodução ocorre, e esse conjunto de intervalos Hutchinson (1957) define como nicho fundamental da espécie. No entanto, o autor percebe que não só as variáveis ambientais são importantes, uma vez que interações como predação ou competição podem excluir a espécie de parte de seu nicho fundamental. O nicho de uma espécie, levando-se em conta as interações ecológicas que podem restringir o uso do nicho fundamental, é definido por Hutchinson (1957) como nicho observado. Tradicionalmente, no entanto, as variáveis ambientais (requisitos abióticos) são consideradas os principais limitantes na distribuição de espécies em escala geográfica (nicho Grinnelliano *sensu* Soberón 2007) (Pearson e Dawson 2003, Soberón 2007, Soberón e Nakamura 2009).

Para fins de distribuição, a definição de nicho pode ser aplicada de forma mais operacional (Soberón e Nakamura 2009). A existência de uma espécie em uma determinada área pode ser considerada como o resultado da interação entre três conjuntos distintos de dados (Soberón 2007): 1) O nicho Grinnelliano, ou das variáveis abióticas; 2) O nicho Eltoniano, composto pelas variáveis ecológicas como predação, competição, ou ainda a dinâmica de uso de recurso por um consumidor; 3) a capacidade de dispersão da espécie (para uma revisão, ver Soberón e Nakamura 2009). Dessa forma, uma espécie persiste (no sentido de manter populações viáveis a longo prazo) em uma área que apresenta condições ambientais adequadas (a localidade faz parte do nicho Grinnelliano da espécie; Figura 1: conjunto G), condições biológicas adequadas (a localidade faz parte do nicho Eltoniano da espécie; Figura 1: conjunto E), e ainda a capacidade de uma espécie colonizar a localidade a partir de locais próximos (capacidade de dispersão; Figura 1: conjunto M). De forma matemática, uma espécie persiste na intersecção dos seus conjuntos de nicho Grinnelliano, Eltoniano, e capacidade dispersiva: $E \cap G \cap D$ (área cinza na Figura 1).

Essa abordagem proporciona vantagens, dado que permite uma análise independente dos fatores que afetam a presença de uma espécie em uma área (Soberón 2007). A figura 1 representa uma determinada localidade “A”. A área cinza da figura 1 representa a área onde existem condições bióticas (nicho de Elton), abióticas (nicho de Grinnell) e ainda onde a espécie pode se dispersar. A parte branca da intersecção entre o nicho Eltoniano e o nicho Grinnelliano (representado por 1), faz parte da distribuição potencial da espécie. São locais onde a espécie poderia ocorrer, mas que, devido a restrições biogeográficas (dispersão), a espécie não ocorre. A área formada pela intersecção entre E e G, ($E \cap G$), é especialmente importante em modelagens de distribuição caso essa considere as variáveis bióticas, uma vez que essa intersecção representa os resultados de uma modelagem, a distribuição potencial da espécie. No caso de uma modelagem considerar somente dados abióticos (G), a figura 1 não apresentaria um conjunto “E”, e nesse caso a distribuição potencial seria representada somente pelo conjunto G. A distribuição potencial de uma espécie é composta por uma área em que a espécie efetivamente ocorre (área cinza), além de uma segunda área onde a espécie poderia ocorrer, já que encontraria condições adequadas (bióticas e abióticas), mas não possui capacidade de dispersão para colonizar essa área (1). As áreas 2 e 3 representam áreas onde somente um dos nichos é representado, de forma que com o tempo, caso as populações não sejam repostas via migração a espécie seria excluída, devido à falta de condições ambientais (em 2) ou ecológicas (em 3). Ainda quanto a figura 1, é

possível observar indivíduos ao longo de todo o conjunto D. Isso ocorre porque nesse conjunto as espécies são capazes de se dispersar, e as áreas brancas do conjunto D representam o conjunto de populações sumidouro. Isto é, locais onde existe uma tendência de extinção local devido a falta de condições (Sejam bióticas ou abióticas), mas dado a constante dispersão a partir de localidades propícias (populações fonte, área cinza), a extinção local não ocorre.

Apesar da existência de evidências empíricas e teóricas de que o controle da distribuição se dá por mais de um conjunto de dados (abiótico, biótico, e migração), a suposição de que fatores abióticos são os principais determinantes na distribuição de uma espécie é o fundamento das metodologias recentes de modelagem de distribuição das espécies - MDE (Bakkenes *et al.* 2002, Elith e Leathwick 2009). A pesquisa sobre os MDEs apresentou um crescimento impressionante na última década, e o método vem sendo utilizado para resolver diversas questões na biogeografia, macroecologia, biologia evolutiva e conservação (ex. Peterson 2003, Wiens *et al.* 2006, Costa *et al.* 2007, Costa *et al.* 2008 Warren *et al.* 2008, Costa e Schlupp 2010). Apesar de geralmente não incorporarem interações bióticas (mas veja Araújo e Luoto, 2007, Heikkinen *et al.* 2007, Meier *et al.* 2010), os MDEs têm demonstrado um valor preditivo considerável (ex. Fera e Peterson 2002, Raxworthy *et al.* 2003, Elith *et al.* 2006, Costa *et al.* 2010).

Mas como se pode confiar que modelos realizados somente com variáveis abióticas retratam de forma precisa a distribuição de uma espécie? Para explicar este aparente paradoxo, duas hipóteses foram formuladas (Soberón e Nakamura 2009). Em primeiro lugar, fatores bióticos podem estar intimamente relacionados com as variáveis abióticas, e dessa forma capturariam uma parte importante da assinatura biótica (Brewer e Gaston 2003, Soberón e Nakamura 2009). Por outro lado, interações bióticas podem de fato não afetar a distribuição em grandes extensões tal como as que caracterizam a maioria dos mapas de distribuição geográfica (Prinzing *et al.* 2002). Este último argumento constitui o que tem sido chamado de Hipótese do Ruído Eltoniano - HRE (Soberón e Nakamura 2009). Sob este cenário, interações bióticas seriam um importante regulador da abundância em uma resolução mais fina, mas, dado que os MDEs são normalmente produzidos em resoluções grosseiras, o efeito das interações bióticas podem ser considerados ruído de fundo em uma resolução baixa (Soberón 2007, Soberón e Nakamura 2009). De fato, o papel das interações bióticas na determinação da distribuição de uma espécie e seus efeitos sobre a precisão dos MDEs vem sendo apontados recorrentemente como um grande desafio para o desenvolvimento de modelos melhores (Araújo e Guisan 2006, Elith e Leathwick 2009, Zimmermann *et al.* 2010). No entanto, a questão permanece largamente inexplorada e

apenas poucos estudos abordam explicitamente essas questões (Araújo e Luoto 2007, Heikkinen *et al.* 2007, Costa e Schlupp 2010, Meier *et al.* 2010). Por fim, estes estudos modelaram apenas um pequeno conjunto de espécies e, em alguns casos, a seleção das espécies não foi aleatória, havendo uma expectativa *a priori* de que interações bióticas específicas seriam de fato importantes para explicar a distribuição em nível local e geográfico. Portanto, a extensão da importância das interações bióticas na explicação da distribuição das espécies ainda é pouco compreendida.

Nesse capítulo testamos a HRE utilizando a distribuição geográfica dos recursos alimentares de diferentes espécies de psitacídeos de Cerrado. A estratégia de forrageamento pode variar substancialmente entre as espécies de psitacídeos, já que, enquanto algumas espécies apresentam grande dependência de plantas específicas (Roth 1984, Silva 2009), outras podem utilizar uma vasta gama de espécies vegetais (Roth 1984; Paranhos *et al.* 2007, 2009; de Araújo e Marcondes-Machado 2011). Isso torna os psitacídeos Neotropicais um excelente sistema para o teste da HRE, dado que temos diferentes forças de interações bióticas em organismos filogeneticamente próximos. A HRE seria rejeitada se detectarmos uma melhora nos modelos de distribuição com a inclusão da distribuição de seus recursos alimentares. Além disso, esperamos que em caso de melhora, essa deve ser mais evidente em espécies que apresentem uma maior dependência do recurso alimentar, especialmente espécies especialistas tal como *Orthopsittaca nobilis*.

1. 2. MATERIAIS E MÉTODOS

1. 2. 1. Sistema de estudo

Apesar de registros apontarem a presença de 33 espécies de psitacídeos no Cerrado (Silva 1995), algumas dessas espécies podem não ser consideradas espécies típicas do Cerrado, dado que o autor inclui registros únicos. Acreditamos que, para ser considerada uma espécie típica do Cerrado, deve existir um número considerável de registros em diferentes localidades de Cerrado. Por isso optamos por uma sub-amostra das espécies relatadas por Silva (1995), levando-se em conta dois conjuntos de dados: 1) a presença das espécies em diferentes localidades de Cerrado (Braz e Cavalcanti 2001, Lopes e Braz 2007, Olmos e Brito 2007, Lopes *et al.* 2008, Pacheco e Olmos 2010, Telles e Dias 2010), e 2) a disponibilidade de dados sobre a dieta dessas espécies (Roth 1984; Galetti 1993, 1997; Barros 1995; Santos 2001; Ragusa-Netto 2004, 2006, 2008; Ragusa-Netto e Fecchio 2006; Paranhos *et al.* 2007, 2009; Bianchi 2009; Seixas 2009; Silva 2009; Antas *et al.* 2010; de Araújo e Marcondes-Machado 2011). Com base nesses dois critérios selecionamos 11 espécies de psitacídeos de Cerrado. São elas: *Amazona aestiva*, *Alipiopsitta xanthops*, *Pionus maximiliani*, *Forpus xanthopterygius*, *Aratinga aurea*, *Ara ararauna*, *Ara chloroptera*, *Anodorhynchus hyacinthinus*, *Orthopsittaca manilata*, *Diopsittaca nobilis* e *Brotogeris chiriri*. Estas 11 espécies são típicas de Cerrado, e possuem informações disponíveis sobre sua dieta. Mais importante, em conjunto, essas espécies mostram uma considerável variação na amplitude de sua dieta.

1. 2. 2 Modelagem de distribuição de espécies

A modelagem de distribuição de espécies (MDE) requer dois conjuntos distintos de dados: localidades de ocorrência das espécies de interesse (localidades georeferenciadas), e camadas geográficas de variáveis abióticas e/ou bióticas. A modelagem inicia-se com a extração dos valores das variáveis abióticas e/ou bióticas para cada localidade onde a espécie a ser modelada foi registrada. Em seguida um algoritmo particular (muitos estão disponíveis) processa essas informações, e então projeta no espaço geográfico as regiões em que a espécie possui uma maior probabilidade de ocorrer, levando-se em conta os valores encontrados para as variáveis em locais onde a espécie sabidamente ocorre (para uma revisão de métodos ver Elith *et al.* 2006).

Nesse trabalho utilizamos o Maxent, um programa que tem demonstrado um bom desempenho em um conjunto diversificado de cenários de modelagem, e que é utilizado em um grande número de estudos em biogeografia, ecologia e conservação (Elith 2006, Elith e Leathwick 2009). O algoritmo do Maxent trabalha ajustando uma distribuição de probabilidades de ocorrência da espécie para a região de interesse. O algoritmo é baseado no princípio de que, dadas as restrições adequadas, a melhor explicação para fenômenos desconhecidos irá maximizar a entropia da distribuição de probabilidade. Para os MDEs, essas restrições são derivadas dos valores dos pixels em que a espécie foi registrada anteriormente (ou seja, as localidades georreferenciadas). Para uma explicação detalhada sobre como o princípio da máxima entropia se aplica a MDE consultar Elith *et al.* (2011). Existe a possibilidade de se utilizar dados de treino para a modelagem, guardando-se dados para testar esse modelo. No entanto, utilizamos somente dados de treino para construir os modelos, de forma a maximizar a informação disponível.

1. 2. 3. Variáveis abióticas

Utilizamos as variáveis ambientais do projeto Worldclim (Hijmans *et al.* 2005) com uma resolução espacial de um 30" (1 km²) disponível em <http://www.worldclim.org/> (Hijmans *et al.* 2005). As camadas bioclimáticas foram cortadas para abranger de latitude 12° 47' N a 34° 46' S e longitude 78° 31' W a 35° W, o que representa amplitude espacial maior que a região do Cerrado, e que também inclui zonas tropicais e subtropicais com condições bioclimáticas compatíveis com a ocorrência de espécies de Cerrado. Para evitar redundância das variáveis climáticas nos modelos, construímos uma matriz de correlação utilizando o programa ArcGIS versão 9.1 (ESRI). Quando correlações fortes entre as variáveis foram identificadas ($r > 0,9$) uma delas foi excluída com base em sua relevância biológica. Construímos então outra matriz de correlação, e repetimos o procedimento até que todas as variáveis mantidas no modelo apresentassem correlações menores que 0,9. Um procedimento similar é descrito em Rissler e Apodaca (2007). Por fim utilizamos um total de 10 variáveis ambientais. Foram elas: Bio 3 - Isotermia, Bio 4 - Sazonalidade da temperatura, Bio 7 - Amplitude térmica anual, Bio 10 - temperatura média do trimestre mais quente, Bio 11 - Temperatura Média de trimestre mais frio, Bio 14 - Precipitação do mês mais seco, Bio 15 - Sazonalidade de precipitação, Bio 16 - Precipitação no trimestre mais úmido, Bio 17 - Precipitação do trimestre mais seco, além da Altitude.

1. 2. 4. Variáveis bióticas

Camadas de abundância para plantas específicas ao longo da área de interesse seriam o conjunto de dados ideal para se estimar a disponibilidade de recursos alimentares. No entanto esses dados não estão disponíveis, especialmente para grandes extensões geográficas. Dessa forma, com o intuito de captar a variação geográfica na disponibilidade do recurso alimentar de psitacídeos, construímos MDEs das espécies de plantas-chave (ver abaixo) utilizadas como alimento por cada espécie de psitacídeo. Os resultados destes modelos são camadas (em raster) cujos valores podem variar de 0-1 (Saída logística do Maxent), onde os valores mais altos indicam maior probabilidade de ocorrência. Estudos anteriores mostraram que os valores destas grades também se correlacionam com abundância de espécies (VanDerWal *et al.* 2009). Neste caso, localidades com valores de probabilidade de ocorrência altos apresentariam também valores altos de abundância (VanDerWal *et al.* 2009). Aqui nós usamos estas camadas diretamente no MDEs, como uma representação das variáveis bióticas (disponibilidade de recurso alimentar). Foram modelados dois tipos distintos de modelos 1) utilizando somente variáveis abióticas, e 2) utilizando-se de variáveis abióticas e bióticas. Os modelos das espécies de plantas foram construídos utilizando-se dos mesmos métodos e variáveis abióticas descritas na seção anterior. A HRE pode ser rejeitada se modelos usando variáveis abióticas + bióticas apresentem um desempenho melhor que os modelos realizados somente com variáveis abióticas.

Nem todos os componentes da dieta determinam a distribuição de uma espécie. Um recurso alimentar utilizado em grandes quantidades deve ser de maior importância para a ocorrência da espécie em uma área, dado que um maior consumo indica uma maior dependência desse recurso. Por outro lado, um recurso raramente utilizado não deve refletir a dependência, e assim pode não melhorar um modelo de distribuição. A fim de selecionar espécies vegetais para adicionar a cada modelo de psitacídeo devemos considerar apenas plantas-chave, com o potencial de explicar a distribuição de uma espécie de psitacídeo, mesmo em espécies generalistas. Por isso, criamos um índice baseado na proporção de registros de alimentação, assim como no número de diferentes localidades em que uma planta específica foi utilizada com recurso. As plantas-chave são aquelas com alto consumo ao longo de um grande número de estudos e localidades (quando mais de um estudo estava disponível). Para criar um índice de importância, calculamos a proporção dos registros de alimentação (p_i) de cada espécie de planta, para cada estudo.

p_i = número de registros de alimentação / registros totais (eq. 1)

Em seguida, padronizamos esse valor multiplicando p_i por um fator F. O Fator F varia entre estudos, e foi obtido dividindo um pela p_i máxima encontrada em cada estudo (eq. 2). Dessa forma, a importância de cada planta em cada estudo (I'_i) variou entre 0-1.

$$F = 1/p_i \text{ max (eq. 2)}$$

$$I'_i = p_i \cdot F \text{ (eq. 3)}$$

Somamos os valores encontrados para I'_i (eq. 3) para cada espécie de planta de todos os estudos presentes, de modo que consideramos o consumo de uma planta em vários estudos. Ao fazer isso, permitimos que uma planta-chave consumida em múltiplas localidades pudesse ser escolhida, mesmo quando não representasse o item mais utilizado em qualquer dos estudos. O valor final, o índice de plantas de importância ($I = \sum I'_i$), foi usado para selecionar as duas espécies vegetais mais importantes (maior I) para cada espécie de psitacídeo, dentre todas as plantas utilizadas pela espécie. Obtivemos localidades georreferenciadas para cada espécie de planta selecionada, e modelamos suas distribuições, tal como descrito no Item 1. 2. 2. Realizamos então uma revisão detalhada em Museus de História Natural, dos quais adquirimos a maior parte das localidades utilizadas. Também utilizamos dados de literatura, bem como dados de campo.

1. 2. 5. Testando a Hipótese do Ruído Eltoniano (HRE)

A Hipótese do Ruído Eltoniano postula que variáveis bióticas, tal como a presença de um recurso crucial, não afeta a distribuição de uma espécie em baixa resolução (Soberón e Nakamura 2009). Assim comparamos o desempenho dos modelos produzidos com variáveis abióticas com o desempenho dos modelos mistos, produzidos com variáveis bióticas e abióticas. Tradicionalmente MDEs são avaliados por meio da métrica AUC (*Area Under the Curve*, ou Área sob a curva), onde a curva é obtida grafando-se todos os valores de sensibilidade (fração verdadeiro-positivo) sobre o eixo y contra seus valores equivalentes (1 – especificidade; fração de falso-positivo) para todos os limiares disponíveis no eixo x (Fielding e Bell 1997). A AUC fornece uma medida limiar independente do desempenho do modelo em comparação com o de expectativas nulo (Fielding e Bell 1997). No entanto, muitos estudos apontam problemas com a abordagem AUC em MDEs, e existem estudos em andamento com o objetivo de desenvolver

métodos melhores de avaliação dos modelos (Raes e ter Steege 2007, Lobo *et al.* 2008, Peterson *et al.* 2008). Em estudo recente, que utilizou-se de diferentes métodos de avaliação do modelo, o AUC obteve o pior desempenho e mostrou uma forte tendência a selecionar modelos sobreparametrizados (Warren e Seifert 2011). Os autores concluem que AUC pode levar a um nível de confiança injustificado no modelo. Isso ocorre porque muitos modelos podem atingir valores elevados AUC e ainda assim realizar uma estimativa ruim da biologia por de trás da distribuição geográfica (Warren e Seifert 2011). Por isso, relatamos os valores de AUC encontrados para os nossos modelos, mas não iremos utilizá-los como métrica para testar a HRE.

Dado que a inclusão de variáveis adicionais pode, por si só, aumentar a capacidade explicativa dos modelos, usamos estatísticas com base na teoria da informação para realizar a avaliação destes modelos. Esta abordagem utiliza a amostra corrigida dos Critérios de Informação de Akaike (AICC) e Critérios de Informação Bayesiano (BIC) para determinar se a inclusão de variáveis adicionais no modelo é justificada levando-se em conta o aumento da complexidade do modelo. Utilizamos essa abordagem porque a teoria da informação é recomendada como uma alternativa á métricas tradicionais de testes de hipóteses. É uma métrica particularmente tolerante às violações de premissas da estatística paramétrica, que são comumente encontradas em dados ecológicos (normalidade, por exemplo), sendo especialmente útil quando se comparam múltiplas hipóteses de trabalho, já que não depende exclusivamente do uso de valores arbitrários de p para se determinar significância (Burnham e Anderson 2002). Foram comparados os valores AICC e BIC entre os modelos produzidos com variáveis abióticas e aqueles feitos com variáveis bióticas e abióticas. Se os modelos melhoraram significativamente com a inclusão das variáveis bióticas, esperamos que os valores AICC e BIC sejam menores naqueles modelos feitos com a inclusão de variáveis bióticas. Geralmente, os modelos com uma diferença de $AIC < 2$ são basicamente equivalentes, enquanto uma diferença > 10 é uma forte evidência em favor de um modelo sobre o outro (o modelo com menor AIC é melhor). Ao fim utilizamos o *Wilcoxon Sign Rank Test* para realizar uma comparação par a par levando-se em conta todas as espécies de psitacídeos modeladas. Calculamos AICC e BIC usando o software ENMtools (Warren *et al.* 2010).

Para descrever a amplitude de nicho alimentar das espécies de psitacídeos realizamos uma análise de rarefação. A rarefação é uma abordagem eficaz uma vez que permite a realização de comparações entre os dados com diferentes tamanhos de amostras (Legendre e Legendre 1998, Krebs 1999). Realizamos uma rarefação dos dados de riqueza da dieta do tamanho de

amostra original, para um tamanho de amostra de 30, utilizando o programa Ecological Methodology 5.2 (Kenney e Krebs 2000). Com isso obtivemos uma estimativa de quantas espécies diferentes de plantas seriam observadas na dieta de um psitacídeo caso tivéssemos uma amostra de 30 registros alimentares. Não foi possível obter os números de registros alimentares para duas espécies, *Forpus xanthopterygius* e *Diopsittaca nobilis*, de forma que excluímos essas espécies da análise de rarefação.

1.3. RESULTADOS

Foram obtidas, em média, 92 localidades para cada uma das 11 espécies de psitacídeos ($n = 1.014$; mínimo de 68 para *Orthopsittaca manilata* e máximo de 132 para *Brotogeris chiriri*; Tabela 1.1). Usando o índice de importância da planta (I), determinou-se o recurso alimentar mais importante para cada espécie de papagaio (duas espécies de plantas-chave para cada espécie de psitacídeo; Tabela 1.2). Foram obtidos, em média, 98 localidades para cada espécie de planta-chave ($n = 1967$; mínimo de 18 para *Attalea phalerata* e *Spathodea campanulata* e máximo de 328 para *Hyptis suaveolens*).

Os MDEs realizados com variáveis abióticas obtiveram boas estimativas da distribuição das espécies, com valores de AUC variando entre 0,827 - 0,956 (Figuras 1.2 - 1.12; Tabela 1.1). Apesar do bom desempenho inicial dos modelos, a inclusão de variáveis bióticas aumentou o AUC em todos os 11 MDEs construídos (Tabela 1.1). Além disso, em 10 dos 11 modelos, a variável biótica foi a variável que mais contribuiu para o modelo (Tabela 1.3). A exceção foi *Brotogeris chiriri* em que AUC foi reforçada pela inclusão de espécies de plantas, mas as plantas não foram as variáveis mais importantes no modelo (Tabela 1.3). Com base em critérios de informação (AICc e BIC), os modelos produzidos apenas com variáveis abióticas foram selecionados como modelos melhores (Tabela 1.1) em 10 de 11 espécies. A exceção foi *Amazona aestiva*, onde o melhor modelo foi o modelo contendo as variáveis bióticas. A seleção de modelos abióticos foi significativamente maior (AICc Wilcoxon, $z = 2,76$, $p < 0,01$; BIC Wilcoxon, $z = 2,40$, $p = 0,02$).

O resultado da rarefação da dieta mostra que as três araras (*Anodorhynchus hyacinthinus*, *Ara chloroptera* e *Orthopsittaca manilata*) têm a dieta mais especializada. Por outro lado, *Amazona aestiva*, *Pionus maximiliani*, *Brotogeris chiriri*, e *Aratinga aurea* têm as dietas mais generalistas (Tabela 1.1). *Orthopsittaca manilata* é especializada no Buriti (*Mauritia flexuosa*) e é a espécie mais especializada dentre o grupo de espécies estudado.

1. 4. DISCUSSÃO

Nossos resultados corroboram a Hipótese do Ruído Eltoniano de que interações bióticas não são relevantes para a previsão da distribuição de uma espécie em baixa resolução. A métrica adotada para a comparação entre os modelos (AICc e BIC) mostrou que em 10 das 11 espécies modeladas, o uso estrito de dados abióticos produziram modelos melhores, de forma que a inclusão de plantas-chave no modelo parece não melhorá-los. No entanto, as estatísticas AUC mostraram valores maiores para os modelos mistos, realizados com variáveis bióticas e abióticas. Embora AUC seja uma estatística comumente usada para avaliar MDEs, optamos por não levar em conta esses valores, devido aos motivos estabelecidos na seção de materiais e métodos. A inclusão das variáveis bióticas melhorou ligeiramente AUC para todos os modelos, mas o aumento da complexidade do modelo não foi apoiado pela métrica AIC. Estes resultados indicam que as variáveis bióticas não agregam poder explicativo suficiente para justificar a sua inclusão nos modelos.

Estes resultados não descartam claramente a importância de interações como um fator que influencia a distribuição das espécies. Tal como afirma a HRE, as interações bióticas podem ser ainda relativamente importantes em escalas mais finas, enquanto agem como ruído em escalas grossas (Soberón e Nakamura, 2009). Vale salientar que testamos aqui apenas um lado da HRE, de que a previsão de modelos em baixa resolução da distribuição das espécies não será significativamente influenciada por interações bióticas. Por outro lado, a HRE também prevê que interações bióticas podem se tornar mais importantes conforme a resolução fica mais fina. Portanto, estudos futuros com o objetivo de testar a HRE devem investigar também o desempenho do modelo (somente abiótico versus biótico e abiótico) em diferentes resoluções espaciais ou escalas. A HRE prevê que o desempenho do modelo aumentaria em resoluções finas ou quando da inclusão de variáveis bióticas, enquanto nenhuma melhora ocorreria em baixa resolução. Existe ainda uma explicação alternativa para os nossos resultados, de que fatores bióticos poderiam estar relacionados intimamente com as variáveis abióticas, e dessa forma capturariam uma parte importante da assinatura biótica (Brewer e Gaston 2003, Soberón e Nakamura 2009). Isso significaria que os fatores abióticos que controlam as distribuições das plantas são semelhantes aos fatores que controlam a distribuição dos psitacídeos, e neste caso, a maior parte do poder de explicação das variáveis bióticas estaria representado nas variáveis abióticas, resultando na seleção de modelos puros (somente abióticos) dado seu melhor desempenho.

Nossos resultados são, no entanto, diferentes de estudos anteriores que investigaram a influência de interações bióticas em modelos de distribuição. Estes estudos encontraram influência significativa das variáveis bióticas para explicar distribuições mesmo em baixa resolução (Araújo e Luoto 2007, Heikkinen *et al.* 2007, Meier *et al.* 2010). Araújo e Luoto (2007) testaram o papel de três plantas hospedeiras sobre a distribuição da borboleta Apolo na Europa, e descobriram que interações bióticas afetaram significativamente o poder explicativo e preditivo de MDEs em macro-escalas. Meier e colaboradores (2010), mostraram que os modelos para plantas construídos usando clima, cobertura do solo e interações bióticas (presença de uma espécie vegetal facilitadora) mostraram os maiores valores de AUC (mas ver comentários sobre as estatísticas AUC acima) quando comparados aos valores de AUC encontrados para modelos que utilizaram somente dados climáticos e de cobertura do solo. Mais ainda, os autores mostram que o componente de variação explicada por estes dois conjuntos de variáveis mostraram pouca redundância. Heikkinen e colaboradores (2007), estudaram a distribuição de quatro corujas na Finlândia, e descobriram que a inclusão da presença de pica-paus aumentou o desempenho dos modelos, dado que pica-paus fazem cavidades que podem ser utilizadas posteriormente pelas corujas para nidificar. Uma possível explicação para esses resultados contrastantes é que o papel das interações bióticas podem estar intrinsecamente relacionadas à características das espécies em estudo, e também o tipo e/ou a força da interação biótica. Neste caso, um número maior de estudos que abordem explicitamente esta questão são necessários de forma a fornecer um melhor entendimento do papel geral de interações bióticas em MDEs.

Uma das principais razões para o crescimento dos estudos com métodos de MDE é a disponibilidade de variáveis ambientais para o mundo todo, que podem ser facilmente baixadas e incorporadas aos MDE (Graham *et al.* 2004, Peterson 2006, Kozak *et al.* 2008). Por outro lado, as interações bióticas não são facilmente mapeadas no espaço geográfico, e poucos estudos foram capazes de incorporá-las nesse tipo de modelagem. Apesar da importância das variáveis bióticas na distribuição ser reconhecida desde o início do século passado (Grinnel 1917), um grande número de estudos com o uso estrito de variáveis abióticas foram capazes de fornecer boas estimativas da distribuição de diversas espécies, ajudando a enfrentar muitas questões em evolução, biogeografia e conservação (Elith e Leathwick 2009). Nosso estudo tem implicações importantes para a pesquisa de MDE, já que os nossos métodos podem ser adaptados para o uso em diferentes organismos, especialmente organismos que se alimentam de espécies de plantas específicas. Nós modelamos espécies com diferentes estratégias de alimentação, desde a

especialista *Orthopsittaca manilata* (Roth 1984) até espécies altamente generalistas como o periquito *Brotogeris chiriri* (Paranhos *et al.* 2007) e não encontramos grande impacto da inclusão de variáveis bióticas nos modelos. Nossos resultados indicam que, mesmo considerando-se interações fortes, como esperado para *Orthopsittaca manilata* e o buriti *Mauritia flexuosa* (dado que a espécie se alimenta e se reproduz exclusivamente nesta palmeira; Roth 1984; Silva 2009) não melhoraram o desempenho do modelo.

A compreensão dos fatores que determinam a distribuição geográfica das espécies e suas implicações para a investigação teórica e aplicada ganhou considerável atenção desde o advento e desenvolvimento de métodos de MDEs (Elith *et al.* 2006, Kozak *et al.* 2008, Elith e Leathwick 2009). Ainda existem, no entanto, muitos desafios no campo, e fatores como tamanho da amostra (Stockwell e Peterson 2002, Hernandez *et al.* 2006), escala espacial (Lassueur *et al.* 2006, Guisan *et al.* 2007, Trivedi *et al.* 2008), e a natureza do conjunto de dados ambientais (Parra *et al.* 2004, Peterson e Nakazawa 2008) podem influenciar o resultado final dos modelos produzidos. Entre uma vasta gama de fatores potenciais, o papel das interações bióticas nesse tipo de modelagem vem sendo considerado um dos maiores desafios, e ainda não foi devidamente explorado (Pearson e Dawson 2003, Elith e Leathwick 2009, Zimmermann *et al.* 2010). O papel das interações bióticas não é apenas teórico, mas também um problema prático nos MDE. O uso de variáveis bióticas depende de metodologias criativas para que os pesquisadores possam incorporar estas variáveis na modelagem. Isto porque as interações bióticas podem ocorrer em diversos graus e formas. Nosso estudo incorpora uma variável biótica (distribuição de recursos dieta) nesse tipo de modelagem, e mostramos que isso não melhorou os modelos. Este fato assegura que MDEs podem ser realizados somente com variáveis abióticas, e ainda assim podem obter sucesso com uma representação confiável da distribuição geográfica de uma espécie. No entanto, reconhecemos que ainda há muito trabalho necessário a fim de fornecer uma visão geral do papel das interações bióticas na previsão de larga escala das distribuições geográficas.

1. 5. BIBLIOGRAFIA

- Antas, P. T. Z., Carrara, L. A., Yabe, R. S., Ubaid, F. K., Oliveira-Junior, S. B., Vasques, E. R. e Ferreira, L. P. 2010. *A Arara-azul na reserva particular do patrimônio natural SESC Pantanal*. SESC, Rio de Janeiro.
- Araújo, M. B. e Guisan, A. 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* 33: 1677–1688.
- Araújo, M.B. e Luoto, M. 2007. The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 16: 743–753.
- Bakkenes, M., Alkemade, J. R. M., Ihle, F., Leemans, R., Latour, J. B. 2002. Assessing effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050. *Global Change Biology* 8: 390–407.
- Barros, Y. M. 1995. *Biologia comportamental de Forpus xanthopterygius xanthopterygius Spix (1824) – (Aves – Psittacidae): Alimentação e reprodução*. Dissertação de mestrado Universidade Estadual de São Paulo: Rio Claro, SP.
- Bianchi, C. A. 2009. Notes on the ecology of the Yellow-faced Parrot (*Alipiopsitta xanthops*) in Central Brazil. *Ornitologia Neotropical* 20: 479–489.
- Braz, V. S. e Cavalcanti, R. B. 2001. A representatividade de áreas protegidas do DF na conservação da avifauna do Cerrado. *Ararajuba* 9: 61–69.
- Brewer, A. M. e Gaston, K. J. 2003. The geographical range structure of the holly leaf-miner. II. Demographic rates. *Journal of Animal Ecology* 72: 82–93.
- Brown, J. H., Stevens, G. C. e Kaufman, D. M. 1996. The geographic range: Size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 597–623.
- Burnham, K. P. e Anderson, D. R. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag: Berlin, Germany.
- Cavalcanti, R. B. e Joly C. A. 2002. Biodiversity and conservation priorities in the Cerrado region. *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna* (eds Oliveira, P. S. e Marquis, R. J.), pp 351–367. Columbia University Press, New York.
- Chave, J., Muller-Landau, H. C. e Levin, S. A. 2002. Comparing classical community models: Theoretical consequences for patterns of diversity. *American Naturalist* 159: 1–23.
- Costa, G. C., Nogueira, C. C., Machado, R. B. e Colli, G.R. 2007. Squamate richness in the Brazilian Cerrado and its environmental–climatic associations. *Diversity and Distributions* 13: 714–724.

- Costa, G. C., Nogueira, C. C., Machado, R. B. 2 Colli, G. R. 2010. Sampling bias and the use of ecological niche modeling in conservation planning: A field evaluation in a biodiversity hotspot. *Biodiversity and Conservation* 19: 883–899.
- Costa, G. C. e Schlupp, I. 2010. Biogeography of the Amazon molly: ecological niche and range limits of an asexual hybrid species. *Global Ecology and Biogeography* 19: 442–451.
- Costa, G. C., Wolfe, C., Shepard, D. B., Caldwell, J. P., e Vitt, L. J. 2008. Detecting the influence of climatic variables on species' distributions: a test using GIS niche-based models along a steep longitudinal environmental gradient. *Journal of Biogeography* 35: 637–646.
- CRBO. 2010. *Listas das aves do Brasil*. Disponível em: <http://www.cbro.org.br/> (Acessado em Julho de 2010).
- De Araújo, C. B. e Marcondes-Machado, L. O. 2011. Diet and feeding behavior of the Yellow-faced Parrot (*Alipiopsitta xanthops*) in Brasília, Brazil. *Ornitologia Neotropical* 22: 79–88.
- Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R. J., Huettmann, F., Leathwick, J. R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L. G., Loiselle, B. A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Overton, J. McC. M., Peterson, A. T., Phillips, S. J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R. E., Soberón, J., Williams, S., Wisz, M. S. e Zimmerman, N. E. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecograph* 29: 129–151.
- Elith, J. e Leathwick, J.R. 2009. Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 40: 677–697.
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee1, Y. E. e Yates C. J. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions* 17: 43–57.
- Endler, J. A. 1982. Problems in distinguishing historical from ecological factors in Biogeography. *American Zoologist* 22: 441–452.
- Feria, T. P. e Peterson, A. T. 2002. Prediction of bird community composition based on point-occurrence data and inferential algorithms: a valuable tool in biodiversity assessments. *Diversity and Distributions* 8: 49–56.
- Fielding, A. H. e Bell, J. F. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24: 38–49.
- Galetti, M. 1993. Diet of the Scaly-Headed Parrot (*Pionus maximiliani*) in a Semideciduous Forest in Southeastern Brazil. *Biotropica* 25: 419–425.

- Galetti, M. 1997. Seasonal abundance and feeding ecology of parrots and parakeets in a lowland Atlantic forest of Brazil. *Ararajuba* 5: 115–126.
- Gaston, K.J. 2009. Geographic range limits of species. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 276: 1391–1393.
- Graham, C. H., Ferrier, S. Huettman, F., Moritz, C. e Peterson, A.T. 2004. New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 497–503.
- Graham, R. W., Lundelius, M. A., Graham, E. K., Schroeder, R. S., Toomey, E., Anderson, A. D., Barnosky, Burns, J. A., Churcher, C. S., Grayson, D. K., Guthrie, R. D. Harington, C. R., Jefferson, G. T., Martin, L. D., McDonald, H. G., Morlan, R. E., Semken Jr., H. A., Webb, S. D., Werdelin, L. e Wilson, M. C. 1996. Spatial response of mammals to late quaternary environmental fluctuations. *Science* 272: 1601–1606.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk* 34: 427–433.
- Guisan, A., Graham, C. H., Elith, J. e Huettmann, F. 2007. Sensitivity of predictive species distribution models to change in grain size. *Diversity and Distributions* 13: 332–340.
- Heikkinen, R. K., Luoto, M., Virkkala, R., Pearson, R. G. e Körber, J. H. 2007. Biotic interactions improve prediction of boreal bird distributions at macro-scales. *Global Ecology and Biogeography* 16: 754–763.
- Hernandez, P. A., Graham, C. H., Master, L. L. e Albert, D. L. 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography* 29: 773–785.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G. e Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965–1978.
- Holt, R. D. 1997. On the evolutionary stability of sink populations. *Evolutionary Ecology* 11: 723–731.
- Holt, R. D. 2003. On the evolutionary ecology of species' ranges. *Evolutionary Ecology Research* 5: 159–178.
- Holt, R. D. e Keitt, T. H. 2005. Species' borders: a unifying theme in ecology. *Oikos* 108: 3–6.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415–427.

- Kenney, A. J. e Krebs, C. J. 2000. *Programs for Ecological Methodology*. University of British Columbia: Vancouver, Canada.
- Klink, C. A. e Machado R. B. 2005. Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology* 19: 707–713.
- Kozak, K. H., Graham, C. H., e Wiens, J. J. 2008. Integrating GIS-based environmental data into evolutionary biology. *Trends in Ecology & Evolution* 23: 141–148.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological methodology*. Addison Wesley Longman Inc.: New York.
- Lassueur, T., Joost, S., Randin, C. F. 2006. Very high resolution digital elevation models: Do they improve models of plant species distribution? *Ecological Modelling* 198: 139–153.
- Legendre, P. e Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier: Amsterdam.
- Lobo, J. M., Jiménez-Valverde, A., e Real, R. 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 17: 145–151.
- Lopes, L.E. e Braz V.S. 2007. Aves da região de Pedro Afonso, Tocantins, Brasil. *Revista Brasileira de Ornitologia* 15: 530–537.
- Lopes, L. E. Malacco, G. B., Vasconcelos, M. F., Carvalho, C. E. A., Duca, C., Fernandes, A. M., D'Angelo-Neto, S e Marini, M. A. 2008. Aves da região de Unaí e Cabeceira Grande, noroeste de Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Ornitologia* 16: 193–206.
- MacArthur, R. H. 1984. *Geographical ecology : patterns in the distribution of species*. Princeton University Press: Princeton.
- Machado, R. B., Ramos-Neto, M. B., Pereira, P. G. P., Caldas, E. F., Gonçalves, D. A., Santos, N. S., Tabor, K. e Steininger, M. 2004. Análise de lacunas de proteção da biodiversidade do Cerrado. *IV Congresso Brasileiro de Unidades de Conservação*: Curitiba, PR.
- Marris, E. 2005. The forgotten ecosystem. *Nature* 437: 944–945.
- Meier, E. S., Kienast, F., Pearman, P. B., Svenning, J. C., Thuiller, W., Araújo, M. B., Guisan, A., e Zimmermann, N. E. 2010. Biotic and abiotic variables show little redundancy in explaining tree species distributions. *Ecography* 33: 1038–1048.
- Mittermeier, R. A., Gil, P. R., Hoffman, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C. G., Lamoreux, J. e Fonseca, G. A. B. 2005. *Hotspots Revisited : Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions*. Conservation International: Washington, DC.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., e Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858.

- Oliveira-Filho, A. T. e Ratter, J. A. 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome. *The Cerrados of Brazil. Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna* (Eds. P. S. Oliveira and R. J. Marquis), pp. 91–120. Columbia University Press, New York.
- Olmos, F. e Brito, G. R. R. 2007. Aves da região da Barragem de Boa Esperança, médio rio Parnaíba, Brasil. *Revista Brasileira de Ornitologia* 15: 37–52.
- Pacheco, J. F. e Olmos, F. 2010. As Aves do Tocantins, Brasil – 2: Jalapão. *Revista Brasileira de Ornitologia* 18: 1–18.
- Paranhos, S. J., de Araújo, C. B. e Marcondes-Machado, L. O. 2007. Comportamento alimentar do Periquito-de-encontro-amarelo (*Brotogeris chiriri*) no interior do estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Ornitologia* 15: 7–11.
- Paranhos, S. J., de Araújo, C. B. e Marcondes-Machado, L. O. 2009. Comportamento alimentar de *Aratinga aurea* (Psittacidae) no Sudeste de Minas Gerais. Brasil. *Revista Brasileira de Ornitologia* 17: 187–193.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 37: 637–669.
- Parra, J. L., Graham, C. C. e Freile, J. F. 2004 Evaluating alternative data sets for ecological niche models of birds in the Andes. *Ecography* 27: 350–360.
- Patterson, B. D. 1999. Contingency and determinism in mammalian biogeography: The role of history. *Journal of Mammalogy* 80: 345–360.
- Pearson, R. G. & Dawson, T. P. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12: 361–371.
- Peterson, A. T. 2003. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *Quarterly Review of Biology* 78: 419–433.
- Peterson, A. T. 2006. Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models. *Biodiversity Informatics* 3: 59–72.
- Peterson, A. T. e Nakazawa, Y. 2008 Environmental data sets matter in ecological niche modelling: an example with *Solenopsis invicta* and *Solenopsis richteri*. *Global Ecology and Biogeography* 17: 135–144.
- Peterson, A. T., Papes, M., & Eaton, M. 2008. Rethinking receiver operating characteristics analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling* 213: 63–72.

- Prinzing, A., Durka, W., Klotz, S., Brandl, R. 2002. Geographic variability of ecological niches of plant species: are competition and stress relevant? *Ecography* 25: 721–729.
- Pulliam, H.R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3: 349–361.
- R Development Core Team. 2010. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing: Vienna, Austria. Disponível em: <http://www.R-project.org>.
- Raes, N. e ter Steege, H. 2007. A null-model for significance testing of presence-only species distribution models. *Ecography* 30: 727–736.
- Ragusa-Netto, J. 2004. Flowers, fruits, and the abundance of the Yellow-chevrons Parakeet (*Brotogeris chiriri*) at a gallery forest in the south Pantanal (Brazil). *Brazilian Journal of Biology* 64: 867–877.
- Ragusa-Netto, J. 2006. Dry fruits and the abundance of the Blue-and-yellow Macaw (*Ara ararauna*) at a cerrado remnant in central Brazil. *Ornitologia Neotropical* 17: 491–500.
- Ragusa-Netto, J. 2008. Yellow-chevrons Parakeet (*Brotogeris chiriri*) abundance and canopy foraging at a dry forest in western Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 43: 99–105.
- Ragusa-Netto, J. e Fecchio A. 2006. Plant food resources and the diet of a parrot community in a gallery forest of the southern Pantanal (Brazil). *Brazilian Journal of Biology* 66: 1021–1032.
- Raxworthy, C. J., Martinez-Meyer, E., Horning, N., Nussbaum, R. A., Schneider, G. E., Ortega-Huerta, M. A. e Peterson, A. T. 2003. Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature* 426: 837–841.
- Rissler, L. J. e Apodaca J. J. 2007. Adding more ecology into species delimitation: Ecological niche models and phylogeography help define cryptic species in the black salamander (*Aneides flavipunctatus*). *Systematic Biology* 56: 924–942.
- Roth, P. (1984) Repartição do hábitat entre psitacídeos simpátricos no sul da Amazônia. *Acta Amazonica* 14: 175–221.
- Santos, M. P. D. 2001. Dieta da arara-vermelha-grande (*Ara chloroptera*) na Chapada das Mangabeiras, sul do Piauí, Brasil. *Tangara* 1: 131–134.
- Seixas, G. H. F. 2009. Ecologia alimentar, abundância em dormitórios e sucesso reprodutivo do papagaio-verdadeiro (*Amazona aestiva*) (Linnaeus, 1758) (Aves: Psittacidae), em um

- mosaico de ambientes no Pantanal de Miranda, Mato Grosso do Sul, Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Mato Grosso do Sul: Campo Grande.
- Sexton, J. P., McIntyre, P. J., Angert, A. L. e Rice, K. J. 2009. Evolution and ecology of species range limits. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 40: 415–436.
- Silva, J. M. C. 1995. Birds of the Cerrado region, South America. *Steenstrupia* 21: 69–92.
- Silva, J. M. C. e Bates J. M. 2002. Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: A tropical savanna hotspot. *BioScience* 52: 225–233.
- Silva, P. A. 2009. *Orthopsittaca manilata* (Boddaert 1783) (Aves: Psittacidae): abundância e atividade alimentar em relação a frutificação de *Mauritia flexuosa* L. f. (Arecaceae) numa vereda do Triângulo Mineiro. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Uberlândia: Uberlândia, MG.
- Soberón, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10: 1115–1211.
- Soberón, J. e Nakamura, M. 2009. Colloquium Papers: Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 19644–19650.
- Stockwell, D. R. B. e Peterson, A. T. 2002. Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecological Modelling* 148: 1–13.
- Telles, M. e Dias, M. M. 2010. Bird communities in two fragments of Cerrado in Itirapina, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 70: 537–550.
- Trivedi, M. R., P. M. Berry, et al. 2008. Spatial scale affects bioclimate model projections of climate change impacts on mountain plants. *Global Change Biology* 14: 1089–1103.
- VanDerWal, J., Shoo, L. P., Johnson, C. N., e Williams S. E. 2009. Abundance and the Environmental Niche: Environmental Suitability Estimated from Niche Models Predicts the Upper Limit of Local Abundance. *American Naturalist* 174: 282–291.
- Warren, D. L., Glor, R. E., Turelli, M. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: Quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62: 2868–2883.
- Warren, D. L., Glor, R. E., Turelli, M. 2010. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography* 33: 607–611.
- Warren, D. L. e Seifert, S. N. 2011. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications* 21: 335–342.

- Wiens, J. J., Graham, C. H., Moen, D. S., Smith, S.A. e Reeder, T.W. 2006. Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in hylid frogs: Treefrog trees unearth the roots of high tropical diversity. *American Naturalist* 168: 579–596.
- Zimmermann, N. E., Edwards, T. C., Graham, C. H., Pearman, P. B., e Svenning, J. C. 2010. New trends in species distribution modelling. *Ecography* 33: 985–989.

FIGURAS CAPÍTULO 1:

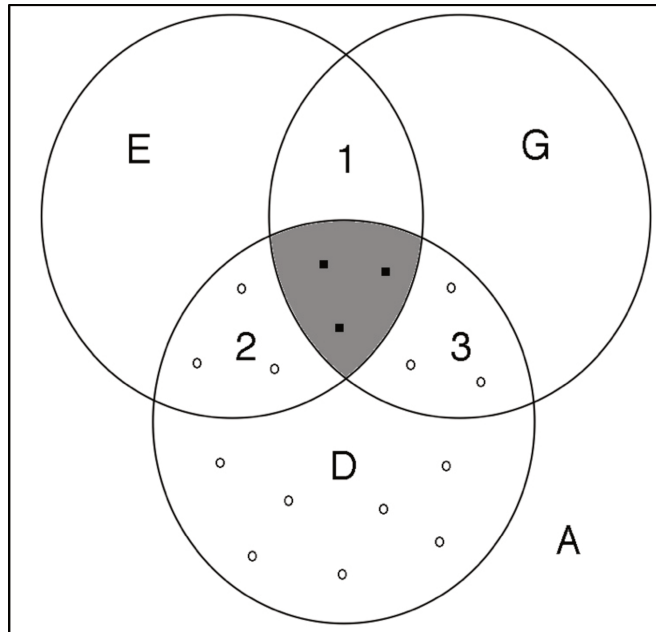


Figura 1.1 Adaptação do diagrama de BAM a partir de Soberón 2007. O nicho Grinnellianno está representado por “G”, o nicho Eltoniano por “E” e os locais para onde uma espécie pode se dispersar por “D”. Os pontos representam indivíduos da espécie. Pontos pretos em localidades onde a espécie persiste, ou populações fonte, e pontos brancos para populações sumidouro.

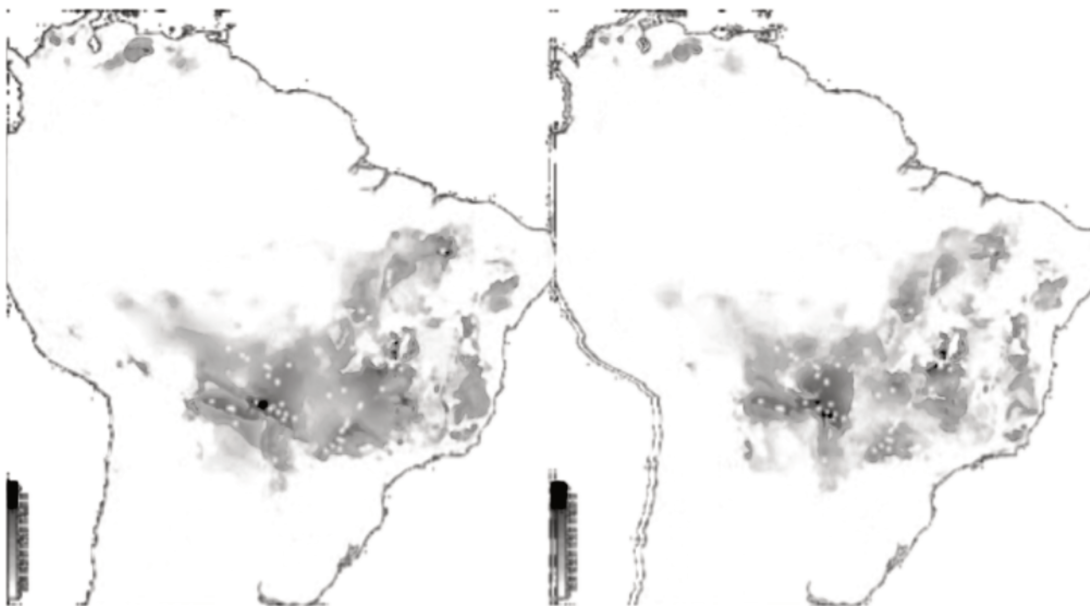


Figura 1.2. Modelo de distribuição de *Amazona aestiva*. À esquerda o modelo puro, somente com dados abióticos. À direita o modelo misto, com dados bióticos e abióticos.

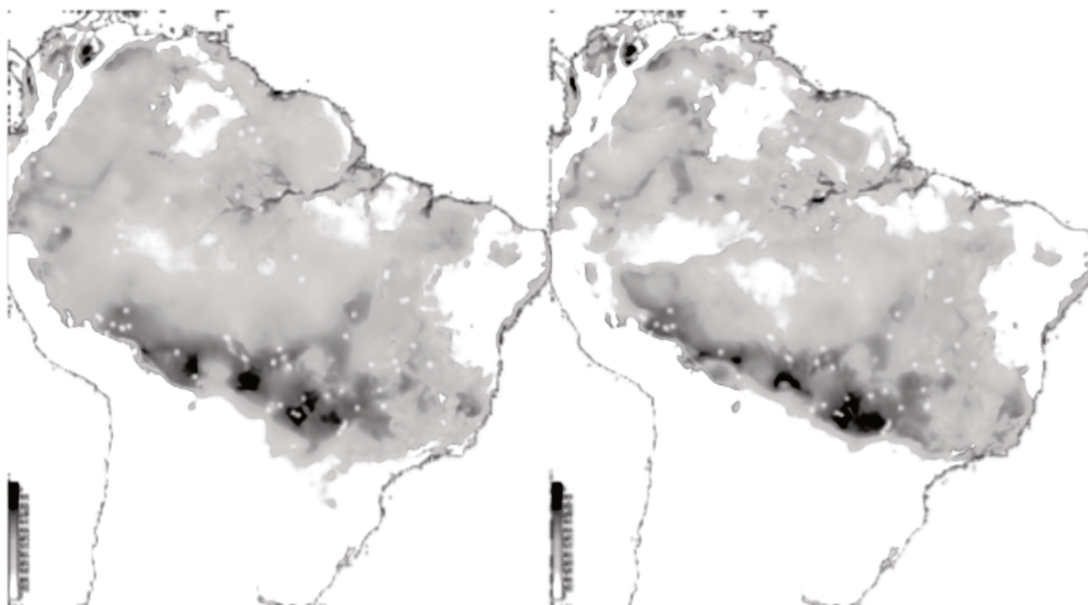


Figura 1.3. Modelo de distribuição de *Ara ararauna*. A esquerda o modelo puro, somente com dados abióticos. A direita o modelo misto, com dados bióticos e abióticos.

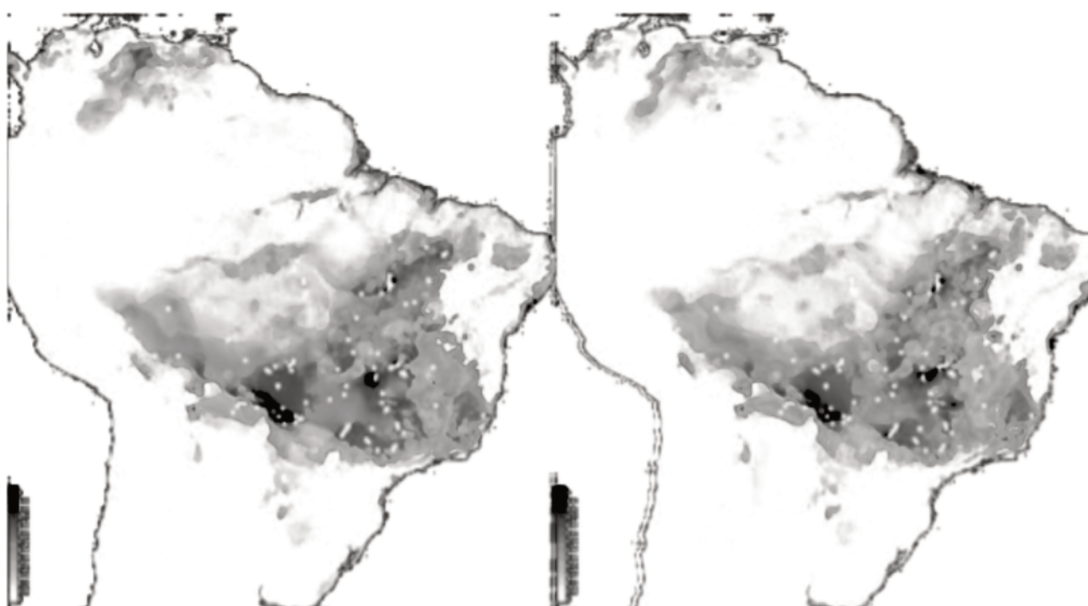


Figura 1.4. Modelo de distribuição de *Aratinga aurea*. A esquerda o modelo puro, somente com dados abióticos. A direita o modelo misto, com dados bióticos e abióticos.

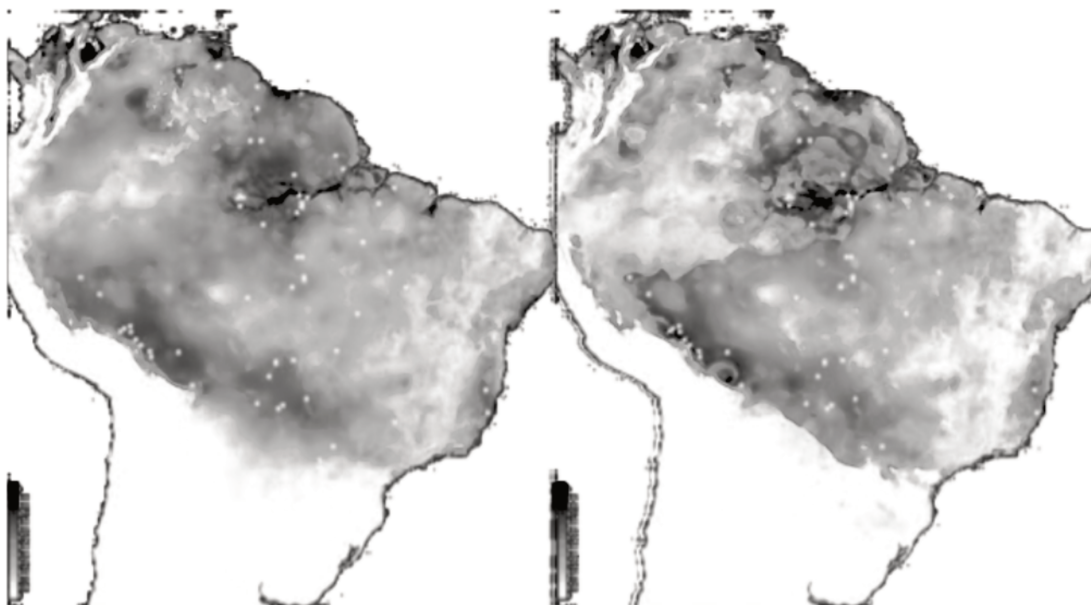


Figura 1.5. Modelo de distribuição de *Ara chloroptera*. A esquerda o modelo puro, somente com dados abióticos. A direita o modelo misto, com dados bióticos e abióticos.

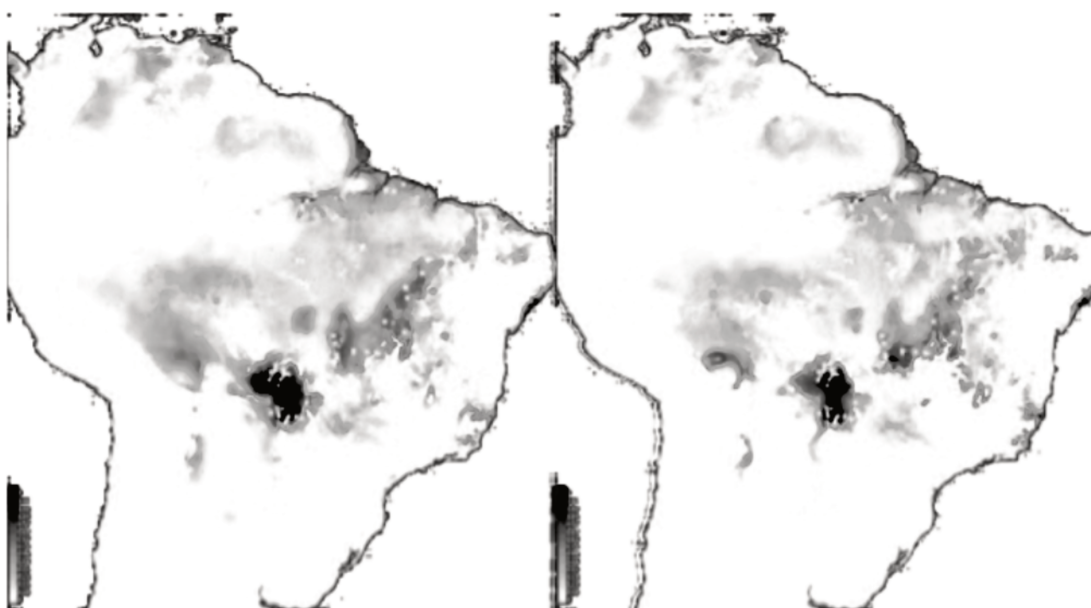


Figura 1.6. Modelo de distribuição de *Anodorhynchus hyacinthinus*. A esquerda o modelo puro, somente com dados abióticos. A direita o modelo misto, com dados bióticos e abióticos.

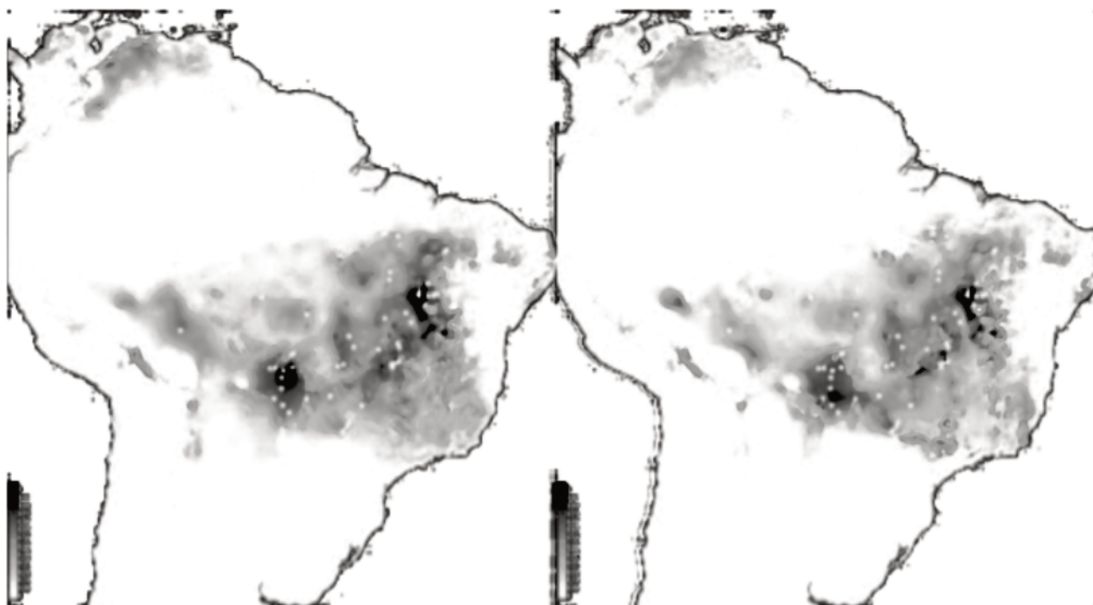


Figura 1.7. Modelo de distribuição de *Alipiopsitta xanthops*. A esquerda o modelo puro, somente com dados abióticos. A direita o modelo misto, com dados bióticos e abióticos.

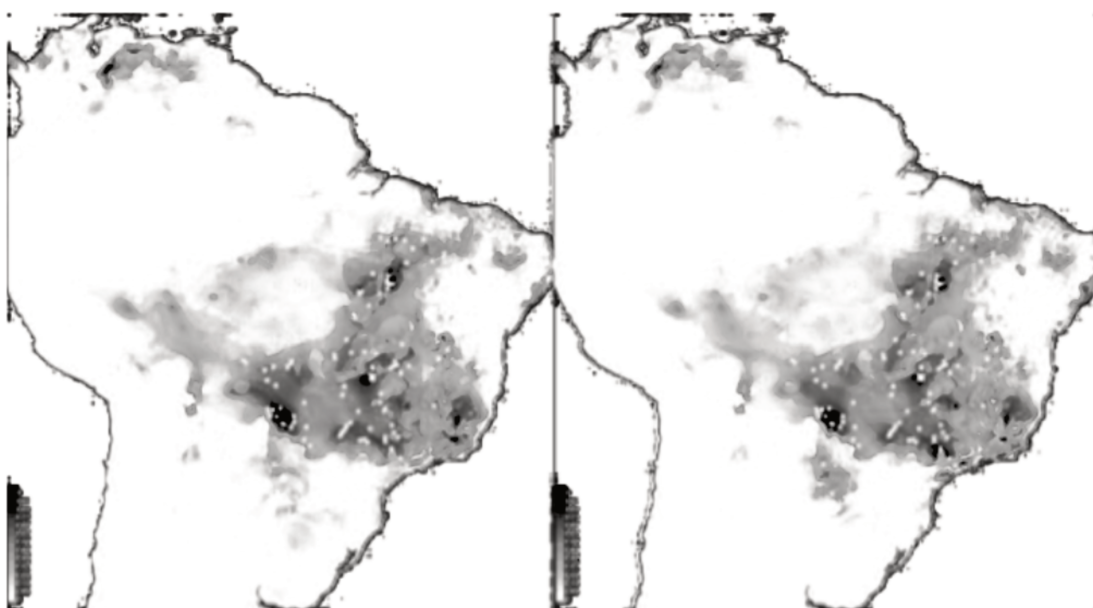


Figura 1.8. Modelo de distribuição de *Brotogeris chiriri*. A esquerda o modelo puro, somente com dados abióticos. A direita o modelo misto, com dados bióticos e abióticos.

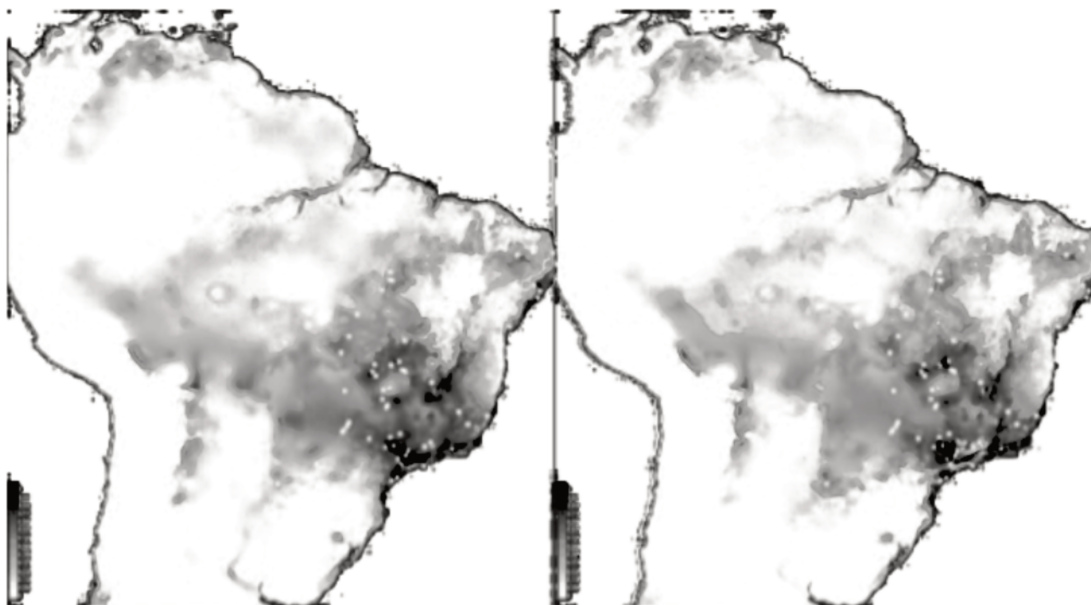


Figura 1.9. Modelo de distribuição de *Forpus xanthopterygius*. A esquerda o modelo puro, somente com dados abióticos. A direita o modelo misto, com dados bióticos e abióticos.

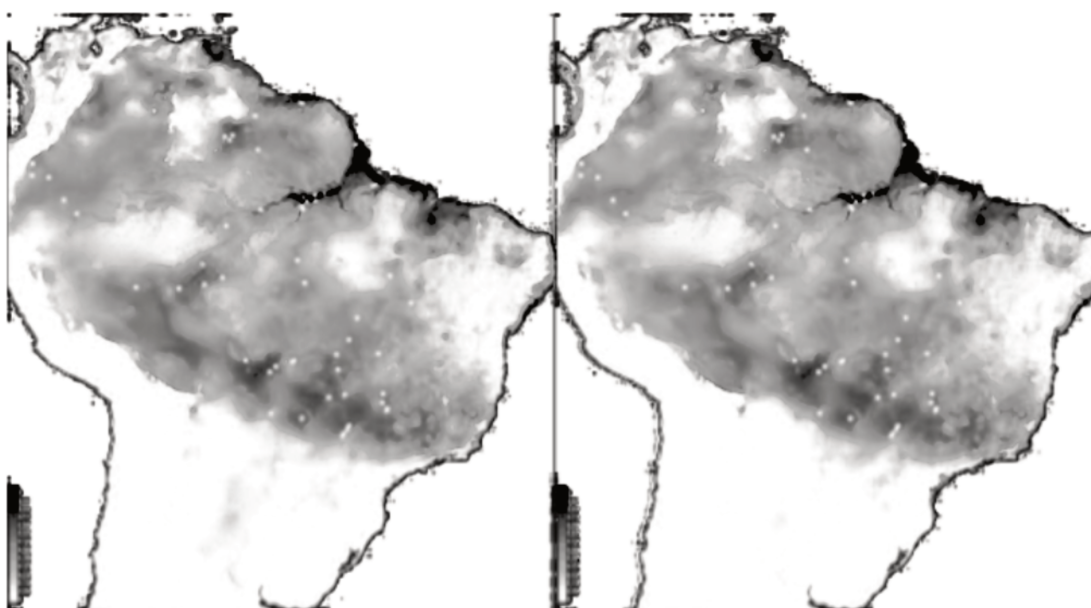


Figura 1.10. Modelo de distribuição de *Orthopsittaca manilata*. A esquerda o modelo puro, somente com dados abióticos. A direita o modelo misto, com dados bióticos e abióticos.

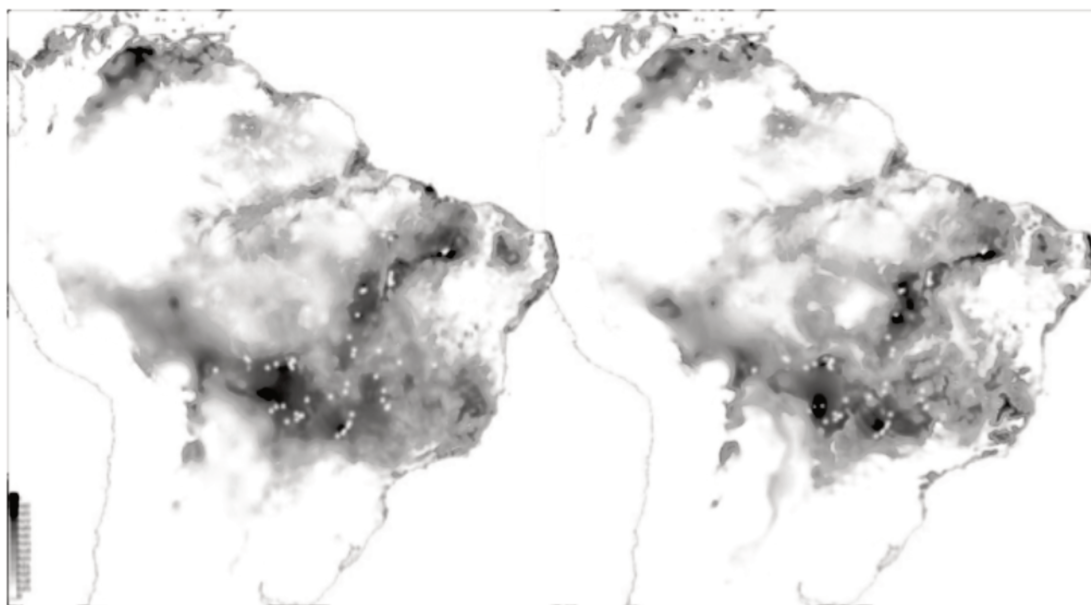


Figura 1.11. Modelo de distribuição de *Diopsittaca nobilis*. A esquerda o modelo puro, somente com dados abióticos. A direita o modelo misto, com dados bióticos e abióticos.

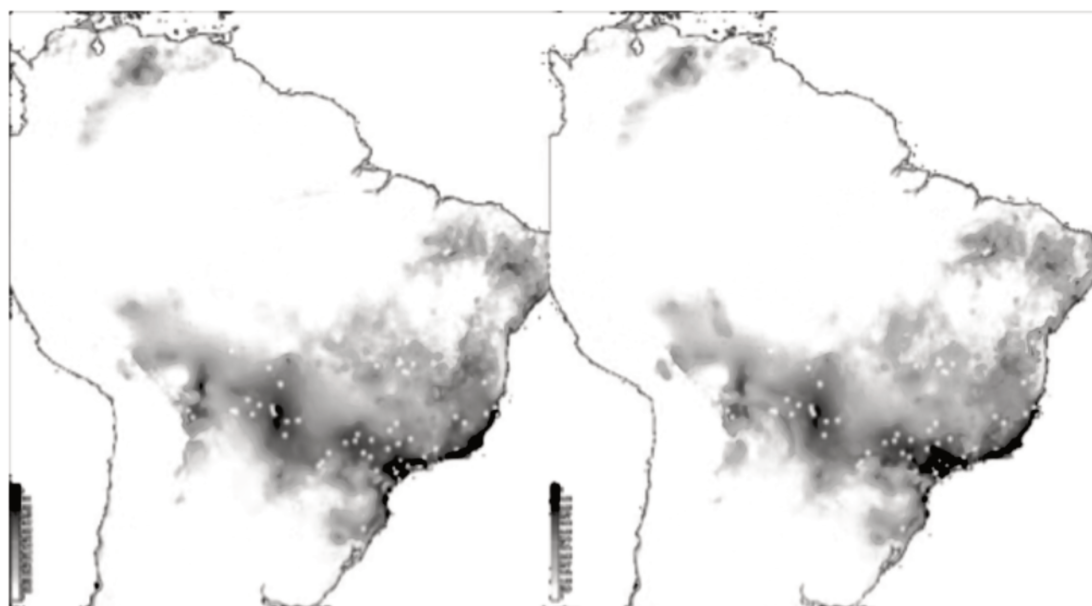


Figura 1.12. Modelo de distribuição de *Pionus maximiliani*. A esquerda o modelo puro, somente com dados abióticos. A direita o modelo misto, com dados bióticos e abióticos.

TABELAS CAPÍTULO 1:

Tabela 1.1. Total de localidades obtidas para os papagaios, e resultado AICc e BIC para os modelos bióticos e Mistos (bióticos+abióticos) de cada espécie. Modelos com diferenças de AICc < 2 podem ser considerados equivalentes enquanto uma diferença > 10 indica uma forte evidência do favorecimento de um modelo em detrimento do outro. (*) Espécies sem valores de riqueza de dieta disponível. O modelos de melhor performance estão representados em negrito. Aae – *Amazona aestiva*, Aar – *Aratinga aurea*, Aau – *Ara ararauna*, Ach – *Ara chloroptera*, Ahy – *Anodorhynchus hyacinthinus*, Axa – *Alipiopsitta xanthops*, Bch – *Brotogeris chiriri*, Dno – *Diopsittaca nobilis*, Fxa – *Forpus xanthopterygius*, Oma – *Orthopsittaca manilata*, Pma – *Pionus maximiliani*.

Espécie	Localidades	Dieta	Abiótico			Misto (Abiotic+Biotic)		
			AUC	AICc	BIC	AUC	AICc	BIC
Aae	97	15	0.953	2918.59	2846.12	0.959	2854.31	2813.13
Aar	83	7	0.846	2580.32	2545.15	0.858	2682.86	2559.27
Aau	121	17	0.922	3945.24	3866.76	0.928	4323.29	3915.91
Ach	88	5	0.827	2527.05	2546.35	0.847	2832.99	2608.11
Ahy	72	3	0.952	3223.99	2173.18	0.96	10342.06	2182.20
Axa	105	10	0.945	2151.94	2136.55	0.96	10656.76	2220.07
Bch	132	15	0.941	3874.09	3848.55	0.949	4309.70	3917.83
Dno	83	*	0.895	2734.81	2577.81	0.902	3204.72	2597.52
Fxa	77	*	0.902	2240.27	2210.70	0.904	2282.08	2224.18
Oma	68	1	0.874	2225.12	2033.68	0.876	2591.20	2057.58
Pma	88	16	0.915	2514.04	2527.59	0.92	2769.10	2597.08

Tabela 1.2. Total de localidades obtidas para as espécies de planta-chave, a espécie de psitacídeo correspondente, e o índice de importância (I) obtido.

Espécie vegetal	Total	Psitacídeo	Índice (I)
<i>Acrocomia aculeata</i>	48	Ahy	0.26
<i>Astronium fraxinifolium</i>	88	Aae	1
<i>Caryocar brasiliense</i>	130	Axa	1.09
<i>Cecropia pachystachya</i>	257	Fxa	1
<i>Chorisia speciosa</i>	113	Bch	1.1
<i>Croton floribundus</i>	178	Pma	0.89
<i>Dicella bracteosa</i>	43	Pma	1
<i>Ficus guaranitica</i>	48	Fxa	0.71
<i>Hymenaea courbaril</i>	284	Ach	0.83
<i>Hyptis suaveolens</i>	328	Aau	1
<i>Mangifera indica*</i>	67	Axa	2
<i>Mauritia flexuosa</i>	58	Ach, Oma	1, 1
<i>Melia azedarach*</i>	38	Dno	*
<i>Orbignya speciosa</i>	28	Aar	1
<i>Attalea phalerata</i>	18	Ahy	1
<i>Spathodea campanulata*</i>	18	Aau	1
<i>Syagrus romanzoffiana</i>	68	Bch	1.33
<i>Syzigium cumini</i>	28	Dno	*
<i>Vatairea macrocarpa</i>	68	Aar	1
<i>Vitex cymosa</i>	59	Aae	1.07
Total geral	1967		

LEGENDA: Aae - *Amazona aestiva*; Aar - *Ara ararauna*; Ach - *Ara chloroptera*; Aau - *Aratinga aurea*; Ahy - *Anodorhynchus hyacinthinus*; Axa - *Alipiopsitta xanthops*; Bch - *Brotogeris chiriri*; Dno - *Diopsittaca nobilis*; Fxa - *Forpus xanthopterygius*; Oma - *Orthopsittaca manilata*; Pma - *Pionus maximiliani*. (*) Dados fornecidos diretamente por Paulo Silva sem, no entanto, valores associados.

Table 1.3 – Percentagem de contribuição de cada camada ao modelo. Abio – modelos abióticos, Bio – modelos bióticos e abióticos. A variável mais importante do modelo está marcada com (*). Veja os métodos para o código das variáveis abióticas e plantas.

Psitacídeo	Aae		Aar		Aau		Ach		Ahy		Axa		Beh		Fxa		Oma		Pma		Dno	
Variável	Abio	Bio	Abio	Bio	Abio	Bio	Abio	Bio	Abio	Bio	Abio	Bio	Abio	Bio	Abio	Bio	Abio	Bio	Abio	Bio	Abio	Bio
alt	8.9	13.1	6.8	3.4	4.8	3	24.8	13	22.4*	23.1	1.3	0.9	1.9	1.2	14.6	7.3	25.2	22.5	5.5	4.8	9.6	2.4
bio 10	3.2	3.4	5.7	2.5	0.9	1.9	0.2	2.4	7	2.5	4.2	4.7	1.1	2.6	1.2	0.3	0.6	1.8	0	0.7	2.8	10.1
bio 11	9.8	10.3	7.2	3.7	6.4	3.9	38.4*	5.4	5.9	1.6	3.6	1.1	8.3	7.2	0.9	0.4	0.8	2.6	1.1	0	5.8	1.6
bio 14	11.8	3.2	3.3	3.6	0.4	0.5	11.5	11.2	0.1	2.9	3.7	5.2	23.2	23.6	3.4	2.2	1.7	4.8	7.2	2.4	1.9	0.3
bio 15	4.5	4.8	0.1	2.2	19.6	12.3	4.3	2.5	15.3	7.6	6.9	3.7	2	3.6	6	8.3	1.2	2.5	2.3	2	13.5	9
bio 16	1.1	5	50.9*	18.7	30.4*	14	0.5	0	18.9	3.1	25.1	9.4	31.7*	25.3*	26*	7.4	39.7*	6.9	7.1	5.6	26.2*	15.1
bio 17	17.8	3	0	0.2	4.7	2.9	0	0.2	5.5	0.6	31.9*	17.8	3	3.1	3.7	1.9	1.3	2.4	1.4	0.2	13.6	16.2
bio 3	18.3*	0.8	11.6	1.3	17.8	14.9	10.8	0.2	7	4.6	11.7	1.6	8.5	5.5	19.7	0.1	14.2	2.2	2.4	0.6	14.3	3.2
bio 4	8.2	8.4	7.1	9.3	11.4	4.8	8.8	1.7	5.3	0.5	10.1	1.2	4.6	5	17.1	0.9	15.2	10.7	59.6*	29.8	6.4	2.1
bio 7	16.5	14.2	7.4	2.9	3.5	1.9	0.6	0.4	12.8	2.6	1.5	0	15.7	5.7	7.5	1.4	0	0.1	13.4	2.3	6	0.9
Planta I	22.2*		50.6*		38.1*		43.8*		33.9*		47.1*		12.9		59.8*		43.7*		32*		34.1*	
Planta II	11.5		1.5		1.9		19.1		17.3		7.3		4.3		10.1				19.7		5.1	

Capítulo 2. A alimentação dos psitacídeos de cerrado

O periquito come o milho e o papagaio leva a fama.

Abstract

There is not enough data on Psittacidae feeding behavior in order to insure that proper conservation decisions are made, especially in the Cerrado, a somewhat neglected Biome in South America. This scenario is slowly changing due to recent studies, and now some information on feeding behavior of Psittacidae species of Cerrado is available. Through field observations and literature review we were able to access some patterns of Cerrado's parrots feeding behavior, giving a glance on what are the feeding strategies of these species. Most Cerrado's parrots eat a wide range of food items that may include fruits, flowers, leaves, but also zoological items such as termites or larvae, and even dirt or tree bark. Most of the species are food generalists, but there are those that are highly specialists. For a long time psitacid have been considered seed predators, but our data show that the impacts of parrot feeding on a plant species should be analyzed at the interaction level, as we found no seed predator pattern, whereas psitacid may even well disperse some seeds, even those of large size. Some species may even act as flower pollinators, such as *Diopsittaca Nobilis* and *Brotogeris chiriri* whereas others such as *Aratinga aurea* may cause a severe impact on plants from which they consume flowers, that they consume in large numbers. Our data analysis from literature shows little diet overlap between species, indicating a low probability of competition between species. Also, when we analyzed multiple studies from the same species, we found little diet fidelity, as the turnover is very high. There are however exceptions such as *Orthopsittaca manilata* that shows a great dependence on *Mauritia flexuosa*, even though feedings observations were made in different portions of Cerrado and Amazon Forest.

Resumo

Ainda não existem dados suficientes sobre o comportamento alimentar de Psittacidae, de forma a assegurar o conhecimento necessário para que decisões de cunho conservacionista sejam tomadas, especialmente no Cerrado, um bioma ainda pouco estudado. Mas devido a estudos recentes, nos últimos 10 anos esse cenário está lentamente mudando, e agora existe alguma informação sobre o comportamento alimentar das espécies de Psittacidae no Cerrado. Por meio de observações de campo e revisão da literatura, fomos capazes de descrever alguns padrões de dieta do Psittacidae de Cerrado. Essas espécies comem uma grande variedade de itens alimentares, que podem incluir frutas, flores, folhas, mas também itens zoológicos, como cupins ou larvas, e até mesmo a terra ou casca de árvore. A maioria das espécies é generalista quanto à alimentação, mas há aqueles que são altamente especialistas. Por um longo tempo psitacídeos foram considerados predadores de sementes, mas nossos dados mostram que os impactos da alimentação do papagaio em uma planta devem ser analisados caso a caso, dado que não encontramos um padrão de predador de sementes, podendo as espécies atuar como dispersores em diversos casos, mesmo as de tamanho grande. Algumas espécies podem até mesmo agir como polinizadores de flores, como *Diopsittaca nobilis* e *Brotogeris chiriri*, enquanto outras, como *Aratinga aurea*, podem causar um grave impacto sobre as plantas em que eles consomem flores. Nossa análise mostra pouca sobreposição na dieta, indicando uma baixa probabilidade de competição entre essas espécies. Além disso, quando analisamos vários estudos de uma mesma espécie, encontramos pouca fidelidade na dieta. No entanto, existem exceções, como *Orthopsittaca manilata* a qual mostra uma grande dependência de *Mauritia flexuosa*, mesmo levando-se em conta que observações foram feitas em diferentes partes do Cerrado e Floresta Amazônica.

2. 1. INTRODUÇÃO

Os psitacídeos neotropicais (tribo Arinii) apresentam uma grande variação em sua estratégia alimentar. Existem no grupo desde espécies altamente generalistas como *Brotogetis chiriri* ou *Aratinga aurea* (Paranhos *et al.* 2007, 2009) e ainda espécies altamente especialistas tal como *Orthopsittaca manilata* ou *Anodorhynchus hyacinthinus* (Roth 1984, Silva 2009, Antas *et al.* 2010). Historicamente os psitacídeos neotropicais receberam muito pouca atenção da comunidade científica, mas nos últimos 10 anos diversas publicações trouxeram informações sobre sua alimentação (Roth 1984; Santos 2001; Ragusa-Netto 2004, 2006, 2008; Ragusa-Netto e Fecchio 2006; Paranhos *et al.* 2007, 2009; Bianchi 2009; Seixas 2009; Silva 2009; Antas *et al.* 2010; de Araújo e Marcondes-Machado 2011), reduzindo consideravelmente a falta de informação sobre a biologia alimentar dos psitacídeos no Cerrado, e tornando possível a busca de padrões.

A falta de informação sobre os Arinii decorre, possivelmente, da dificuldade na realização de estudos com o grupo na natureza (Colar 1997, Forshaw 1989, Sick 2001). Essa falta de informação fez com que os psitacídeos fossem por muito tempo considerados predadores de sementes (Colar 1997, Sick 2001). Embora em alguns casos os psitacídeos sejam de fato predadores de sementes e possam ocasionar danos severos nas plantas em que se alimentam (Janzen 1981, Jordano 1983, Marcondes-Machado *et al.* 1994, Ragusa-Netto 2002), podem, por outro lado, atuar como dispersores de sementes em diversas espécies (Marcondes-Machado e de Oliveira 1988, Faria *et al.* 2007, Sazima 2008, de Araújo e Marcondes-Machado 2011). Dessa forma, a análise dos possíveis danos causados por psitacídeos na pré-dispersão de uma planta deve ser realizada uma a uma, dado que existe um grande número de exceções (de Araújo e Marcondes-Machado 2011).

Os itens alimentares utilizados pelos Arinii são em grande parte frutos, flores e sementes, mas existem registros do consumo de insetos (Roth 1984, Sazima 1989, Paranhos 1995, Bianchi 2009), folhas (Bianchi 2009, de Araújo e Marcondes-Machado 2011), casca de árvore (de Araújo e Marcondes-Machado 2011), barro (Gilardi *et al.* 1999, Brightsmith e Muñoz-Najar 2004, de Araújo e Marcondes-Machado 2011), e água (Antas *et al.* 2010). Diferentes espécies, ainda que utilizem o mesmo recurso, podem utilizá-los de forma diferente. Por exemplo, enquanto a arara canidé (*Ara ararauna*) consome a castanha do pequi (*Caryocar brasiliense*, Ragusa-Netto 2006, 2011), e dessa forma pode atuar como um predador de suas sementes, o papagaio galego

(*Alipiopsitta xanthops*) consome somente seu arilo em estágios mais adiantados de frutificação, podendo inclusive atuar como dispersor para a espécie (de Araújo e Marcondes-Machado 2011).

Uma das características que distingue psitacídeos do restante das aves é sua capacidade de utilização da pata durante a alimentação. Essa característica é bem distribuída dentro o grupo, que aparentemente apresenta uma maior incidência de uso da pata esquerda, ainda que algumas espécies apresentem uma preferência pela pata direita (Forshaw 1989). Algumas espécies podem por exemplo, utilizar ambas as patas na alimentação (Forshaw 1989, de Araújo e Marcondes-Machado 2011), ou mesmo apresentar indivíduos ambidestros (de Araújo e Marcondes-Machado 2011). A utilização da pata parece não só ter uma relação com a eficiência alimentar - recursos agregados são consumidos mais eficientemente com o uso da pata - mas também com a disponibilidade do recurso - o uso da pata permite o consumo de recursos que não estariam disponíveis somente com o uso do bico (de Araújo e Marcondes Machado 2011).

Levando-se em conta que cerca de 5% das espécies brasileiras de aves são psitacídeos (CRBO 2010), e que cerca de 13 (17%) destas espécies estão classificadas como ameaçadas ou vulneráveis (IUCN 2010), existe uma urgência na obtenção de dados da história natural da família Psittacidae. Historicamente poucas espécies de psitacídeos receberam atenção suficiente para satisfazer os requisitos das áreas de conhecimento biológico necessários a um programa de manejo (Beissinger e Bucher 1992). Dados como hábito, locais e períodos de nidificação, tamanho de ninhada, ou ainda dieta, estão indisponíveis ou incompletos para a maior parte da espécies de psitacídeos neotropicais. Apesar de estudos sobre a história natural terem saído de moda, estes são de fundamental importância para estudos de macro-ecologia (Galetti 2002), ou ainda sua conservação, uma vez que isso é impossível sem que sua história natural seja conhecida e disponibilizada (Collar 1998).

Tendo isso em conta, buscamos no presente capítulo realizar um levantamento das espécies vegetais e itens alimentares utilizados pelas as espécies de psitacídeos em Brasília e em Formosa (GO), e com a utilização de dados complementares provindos de uma levantamento bibliográfico, obter uma ideia geral do que essas espécies se alimentam em todo bioma Cerrado, buscando espécies-chave na dieta de psitacídeos do Cerrado, bem como a sobreposição na dieta entre as diversas espécies, ou ainda a fidelidade quanto à espécies vegetais utilizadas como alimento.

2. 2. MATERIAIS E MÉTODOS

A coleta de dados sobre a alimentação das espécies foi realizada mensalmente entre os meses de maio de 2009 e outubro de 2010, totalizando 17 meses de observação. Realizamos visitas mensais de quatro dias na Fazenda São Manuel, visitas de dois dias no Campus da Universidade de Brasília, além de visitas esporádicas no Parque Nacional de Brasília. A Fazenda São Manuel, localizada no município de Formosa à S 15°30'35" e W 47° 24'01", consiste em um mosaico de vegetação composto desde de ambientes com pasto arborizado, veredas, matas de galeria, cerrados *sensu strictu*, campo sujo, além de uma faixa de cerrado rupestre. O campus da Universidade de Brasília (S 15°45'49"S e W 47°52'6") é um ambiente bem arborizado, que apresenta um grande número de espécies vegetais, incluindo diversas espécies exóticas. O Parque Nacional de Brasília (S 15°44'30" e W 47°59'41") possui uma grande diversidade de fisionomias de Cerrado, desde campo limpo até cerrado denso e matas de galeria.

O método utilizado para as análises alimentares foi o *ad libitum*, em que são registradas todas as ocorrências de consumo de alimento num determinado tempo (Altmann 1974). Realizamos um registro de alimentação sempre que um ou mais indivíduos fossem observados se alimentando. Foram registrados a data, item, espécies vegetais e o comportamento alimentar utilizado, seguindo-se as categorias de acesso direto e acesso indireto (*Sensu* de Araújo e Marcondes-Machado 2011). As espécies vegetais foram coletadas e classificadas. Registramos ainda a altura do poleiro utilizado durante todos os registros. Para tal, utilizamos um inclinômetro Brunton Clino Master, e um distanciômetro à laser Bushnell Yardage Pro Sport 450, com os quais obtivemos as distâncias e ângulos de cada registro alimentar em relação ao observador, o que nos permitiu, por meio de trigonometria, a realização do cálculo da altura de poleiro.

Durante as observações foi possível observar dispersão de sementes por algumas espécies de psitacídeos. Durante a dispersão de *Acrocomia aculeata* por *Aratinga aurea* observamos não só o comportamento alimentar, mas ainda as distâncias de dispersão dos frutos. Por meio da utilização desses dados realizamos uma regressão exponencial de classes de distância pelo número de frutos dispersados, de forma a descrever a dispersão destes frutos pelo psitacídeo.

Através de uma extensa revisão na literatura, fomos capazes de obter uma lista de registros alimentares das espécies de cerrado estudadas. Esses registros foram utilizados na confecção de uma matriz de presença ausência, que por sua vez nos permitiu a realização de uma análise de semelhança alimentar. Dado a natureza heterogênea dos dados alimentares a escolha

do índice a ser utilizado não foi simples. Entre duas opções de índice, Jaccard ou Morisita, que utilizam respectivamente matrizes de presença-ausência ou dados de abundância, optamos por Jaccard. Com essa escolha esperamos minimizar os problemas advindos das diferenças na abundância local das plantas, dado que o índice é feito por meio de uma matriz binária (presença-ausência), ou ainda a ausência de dados de abundância de registros para espécies como *Forpus xanthopterygius*, ou *Orthopsittaca manilata* ou *Diopsittaca nobilis*, que, por não possuírem dados de número de registros alimentares, teriam de ser retirados da análise. Por outro lado fomos obrigados a dar um peso igual a todas as plantas, dado que o número de registros alimentares foi desprezado. Isso pode gerar um problema, dado que uma planta consumida em grandes quantidades deve ter maior importância que uma planta consumida em eventos raros. Consideramos, no entanto, que se o psitacídeo possui a capacidade de se alimentar de uma determinada planta, essa pode ser considerada recurso, podendo manter populações locais, ainda que isso não reflita a preferência alimentar da espécie. Por meio do índice de Jaccard realizamos duas análises distintas de similaridade de dieta. A primeira análise foi realizada por meio de uma matriz que incluiu todos os dados de todas as espécies, o que nos permitiu observar a competição potencial entre espécies ou ainda sua sobreposição de dieta. A segunda análise foi realizada utilizando uma matriz com todos os estudos realizados com a mesma espécie em áreas diferentes, quando mais de um estudo estava presente. Esta análise nos permitiu observar o “turnover” na dieta, isto é, quão fiel uma espécie é quanto a sua dieta. Realizamos ainda uma comparação entre a similaridade alimentar intra e interespecífica, de forma a observar se as similaridades intraespecíficas da dieta são maiores que as similaridade interespecíficas, como seria esperado. As análises foram realizadas com a utilização do programa Fitopac 2.1.

2. 2. RESULTADOS

Durante as observações realizamos um total de 359 registros alimentares de 10 espécies de psitacídeos (Tabela 2.1). Esses 10 psitacídeos consumiram um total de 35 espécies vegetais diferentes, pertencentes a 16 famílias. Foram consumidos diversos itens alimentares como frutos, flores, pólen, néctar, além de barro, água e uma galha (Tabela 2.2, Figura 2.1). O comportamento mais utilizado foi o acesso direto, quando os indivíduos acessam os itens alimentares diretamente com o bico, sem o uso da pata. Quando utilizado acesso indireto, a pata mais utilizada foi a esquerda (Tabela 2.2), mas em algumas espécies observamos o uso da pata direita.

Em algumas observações foi possível registrar indivíduos voando com sementes no bico (Tabela 2.2, em negrito), indicando que psitacídeos podem atuar como dispersores de algumas espécies vegetais. Durante um registro alimentar na Universidade de Brasília, observamos um bando com 35 indivíduos de *Brotogeris chiriri* que se alimentavam em um único cacho de *Syagrus romanzoffiana*. Possivelmente devido a uma restrição no espaço para pouso no cacho dessa palmeira, observamos que diversos indivíduos coletavam o fruto e em seguida voavam para árvores próximas para se alimentar, e em seguida, outros indivíduos ocupavam seu lugar no cacho. Ao final das observações diversos frutos foram espalhados pela área, em uma distância que chegou a 20m da planta mãe. Durante observações na fazenda São Manuel foi possível ir um pouco além, e observar a dispersão de *Acrocomia aculeata* por *Aratinga aurea* em duas ocasiões. Em ambas as ocasiões o cacho se encontrava no chão, de onde os indivíduos coletavam seus frutos e partiam para o consumo em galhos de árvores e arbustos nas proximidades. A observação e medida das distâncias das sementes da planta mãe, tornou possível a confecção de gráfico de dispersão (Figura 2.2; classe de distância x número de sementes). Apesar de uma baixa incidência, sementes de *Acrocomia aculeata* foram levadas a 30m da planta mãe.

Algumas espécies sofrem predação de suas sementes. Esse é o caso do pequi (*Caryocar brasiliense*) cujas castanhas são consumidas pela a Arara-canidé (*Ara ararauna*). Outras plantas, como por exemplo em *Morus nigra* ou *Myracrodruon urundeuva*, têm seu fruto consumido por inteiro. Não foi possível, assim, determinar o papel dispersivo ou predatório dos psitacídeos por meio de seu consumo.

Durante o consumo de flores observamos que a espécie *Ochroma pyramidae* teve suas flores consumidas por *Brotogeris chiriri* de duas formas. Observamos o consumo de pólen, que poderia colaborar na polinização da planta. Mas observamos ainda a pilhagem de néctar, através

da abertura de um buraco na base da flor (Figura 2.1 F). Dessa forma a relação do periquito com essa planta é dúbia, uma vez que é difícil quantificar os aspectos positivos e negativos dessa interação. Outras plantas tiveram um consumo de suas flores estritamente predatório, como *Erythrina velutina* ou *Caryocar brasiliense*, por *Brotogeris chiriri* e *Aratinga aurea* respectivamente. O consumo das flores dessas espécies se concentrou no ovário, e dado o número de flores consumidas, o impacto foi potencialmente alto para as plantas.

As medidas de altura do poleiro indicam que não existe uma repartição de nicho alimentar pela altura dos poleiros utilizados, uma vez que encontramos uma grande sobreposição das alturas dos poleiros utilizados (Figura 2.3). Alturas de poleiro de 3m metros são comuns dentre as espécies estudadas, e algumas delas apresentam inclusive valores inferiores, como *Aratinga aurea*, que foi observada alimentando-se diretamente no solo. Outra espécie observada no solo foi *Ara ararauna*, mas não registramos alimentação durante essas observações.

Nossa revisão de literatura (somada aos nossos dados) considerou 2756 registros alimentares, obtidos a partir de diversos trabalhos (Roth 1984; Santos 2001; Ragusa-Netto 2004, 2006, 2008; Ragusa-Netto e Fecchio 2006; Paranhos *et al.* 2007, 2009; Bianchi 2009; Seixas 2009; Silva 2009; Tubelis 2009; Antas *et al.* 2010; de Araújo e Marcondes-Machado 2011, presente trabalho; Tabela 2.6). No total foram consumidas 275 diferentes espécies de plantas pelas 12 espécies de psitacídeos analisadas. Ainda que levemos em conta que o total de registros alimentares não é homogêneo dentre as espécies estudadas (*Brotogeris chiriri*, por exemplo, representa 46% do total de registros), algumas espécies se apresentam extremamente generalistas, como *Brotogeris chiriri*, *Amazona aestiva* ou *Aratinga aurea*. Por outro lado, *Orthopsittaca manilata* se alimenta exclusivamente do buriti, sendo um especialista extremo.

Ao analisarmos o número de espécies de psitacídeos que usam determinadas plantas (Tabela 2.6), destacam-se *Mangifera indica* (que, mesmo sendo exótica, é consumida por pelo menos seis espécies de psitacídeos diferentes), *Anacardium humile* (5 espécies), *Myracrodruon urundeuva* (5 espécies), *Acrocomia aculeata* (5 espécies), *Scheelea phalerata* (5 espécies), *Psidium guajava* (5 espécies), *Zea mays* (5 espécies), *Mauritia flexuosa* (4 espécies), *Cecropia pachystachya* (4 espécies), *Hymenaea courbaril* (4 espécies), *Eriotheca pubescens* (4 espécies), *Vitex cymosa* (4 espécies).

Os resultados da análise de similaridade de dieta com o uso do índice de Jaccard indica a existência de pouca sobreposição entre a dieta das espécies (Figura 2.4). O maior índice de

similaridade de dieta encontrado foi entre *Amazona aestiva* e *Brotogeris chiriri*, as duas espécies mais generalistas dentre o grupo estudado. Outros pares de espécies se formaram como *Alipiopsitta xanthops* e *Ara ararauna*, *Ara chloroptera* e *Orthopsittaca manilata*, e essas seriam potencialmente as espécies mais suscetíveis a competição. Ao que se sabe, *Orthopsittaca manilata* se alimenta e se reproduz exclusivamente no buriti (*Mauritia flexuosa*), podendo esta espécie ser considerada uma especialista desta palmeira, e uma exceção ao padrão de generalismo encontrado.

As espécies apresentam uma baixa fidelidade alimentar, dado que ao compararmos, via índice de Jaccard, estudos realizados das mesmas espécies em diferentes áreas, encontramos um baixo índice de similaridade (Tabela 2.4). Mesmo espécies como a *Ara ararauna*, apresentaram valores de similaridade de 0.13 entre o estudo realizado nos Cerrados do Mato Grosso do Sul (Ragusa-Netto 2006) e em Formosa de Goiás (presente estudo). A comparação entre os índices intra e inter específicos mostra que os valores não diferem expressivamente o que novamente indica uma baixa estruturação alimentar no grupo. Por outro lado, *Orthopsittaca manilata* parece ser fiel ao buriti, dado que foi observada se alimentando exclusivamente nessa planta em diversas porções do Cerrado (Silva 2009, presente trabalho) além da Amazônia (Roth 1984).

2. 4. DISCUSSÃO

No presente trabalho encontramos a utilização de itens alimentares comuns na dieta de psitacídeos como frutos, flores e sementes, e esta parece ser a base da alimentação de todas as espécies observadas em campo, ou na revisão bibliográfica realizada. Mesmo o consumo de barro parece ser, de certa forma, bem distribuído dentre os psitacídeos, pelos registros de espécies de diversos gêneros fazendo uso desse item (Gilardi *et al.* 1999, Brightsmith e Muñoz-Najar 2004 e de Araújo e Marcondes Machado 2011). Não há no entanto uma hipótese única sobre sua função, que pode ocorrer como um auxílio na desintoxicação (por argila) e/ou digestão (revisão em Gilardi 1999), ou para absorção de sódio (Roth 1984, Brightsmith e Muñoz-Najar 2004). Nenhum trabalho foi no entanto realizado com geofagia de psitacídeos no Cerrado, provavelmente por conta da imprevisibilidade desses eventos no Bioma, ao contrário do que ocorre na Amazônia, onde as espécies visitam os mesmos barreiros regularmente (Gilardi *et al.* 1999, Brightsmith e Muñoz-Najar 2004). Devido a diferenças entre os solos consumidos na Amazônia e Cerrado, uma terceira hipótese parece plausível no Cerrado, a de auxílio mecânico na digestão (de Araújo e Marcondes-Machado 2011), dado que o solo do Cerrado apresenta uma maior granulação, e a granulação fina encontrada na argila foi justamente o argumento utilizado na exclusão dessa hipótese para a Amazônia (Gilardi *et al.* 1999, Brightsmith e Muñoz-Najar 2004).

O consumo de material zoológico é, de certa forma, pouco documentando dentre os psitacídeos neotropicais, e é possível que seja mais comum do que o esperado. Foram registrados psitacídeos se alimentando de caracóis, galhas, larvas, e cupins (Roth 1984, Sazima 1989, Martuscelli 1994, Paranhos e Marcondes-Machado 2000, Faria 2007, Bianchi 2009). O consumo de material zoológico vem sendo documentado recorrentemente no Cerrado (Sazima 1989, Paranhos e Marcondes-Machado 2000, Faria 2007, Bianchi 2009, presente trabalho) e possivelmente o aumento do número de estudos com psitacídeos aumentará esse tipo de registro. O uso de galhas por *Ara ararauna* parece ter relação com complementação protéica na dieta, tal como apontado por Roth (1984). A quantidade, assim como o número de espécies que fazem uso desse tipo de material, podem ser melhor esclarecidas diante de estudos de lavagem estomacal, algo não muito usual no estudo de psitacídeos, possivelmente pela dificuldade de captura. No entanto, essa determinação pode ter grande importância na manutenção dessas aves em cativeiro, ou ainda na sua reprodução com fins conservacionistas.

O impacto provindo do consumo de uma planta por um psitacídeo deve ser analisado caso a caso (de Araújo e Marcondes-Machado 2011), porque, ainda que existam diversos relatos de psitacídeos atuando como predadores de sementes exímios (Janzen 1981, Jordano 1983, Silva 2007), existem registros de psitacídeos atuando como dispersores de semente (Marcondes-Machado e de Oliveira e 1988, Faria *et al.* 2007, Sazima 2008, de Araújo e Marcondes-Machado 2011), ou polinizadores (Vincentini e Fischer 1999, Ragusa-Netto 2002, Azambuja 2007, Silva 2008). No presente estudo encontramos uma clara capacidade de dispersão em plantas como *Syagrus romanzoffiana* e *Acrocomia aculeata* enquanto que plantas como o *Caryocar brasiliense* ou *Anacardium humile* sofrem predação, pois o consumo de seus frutos por *Ara ararauna* e *Alipiopsitta xanthops*, respectivamente, inviabiliza o recrutamento, dado que os psitacídeos se alimentam da semente. Ainda que *Alipiopsitta xanthops* prede *Anacardium humile*, pode servir de dispersor para o *Caryocar brasiliense* uma vez que foram encontrados voando com sementes no bico, e se alimentam exclusivamente do arilo (de Araújo e Marcondes-Machado 2011). Frutos com sementes pequenas podem não ser inviabilizadas ao passar pelo trato digestivo de psitacídeos, e plantas como *Muntingia calabura* germinaram sementes mesmo depois de consumidas por *Brotogeris jugularis* (Fleming *et al.* 1985). Nossos dados corroboram que o impacto real causado pela alimentação de um psitacídeo para uma planta deva ser considerado caso a caso. No entanto, parece existir um padrão, ou ao menos uma tendência. Psitacídeos que se alimentam da polpa do fruto, não inviabilizam suas sementes e com isso a dispersão é possível. De fato, exceto por *Anacardium humile*, que observamos *Alipiopsitta xanthops* levar pedaços de suas sementes no bico, todas as outras espécies carregadas pelos psitacídeos parecem ser dispersas, dado que os psitacídeos se alimentaram somente de polpa, sem o consumo de semente.

Existem situações de dispersão onde o peso da semente é muito grande quando comparado ao do psitacídeo. Esse fato, apontado por Sazima (2008) para *Brotogeris tirica* e *Syagrus romanzoffiana*, se repete no presente trabalho. Espécies como *Brotogeris chiriri*, *Aratinga aurea* e *Ara ararauna* dispersam *Syagrus romanzoffiana*, *Acrocomia aculeata* e *Orbignya speciosa* respectivamente, e o fazem, aparentemente, no seu limite de peso, dado que essas sementes são relativamente grandes. Mais uma vez podemos observar o padrão de consumo de polpa e dispersão já que em todas essas espécies de Arecaceae o item consumido foi a polpa.

Não parece existir uma competição clara por alimento dentre as espécies estudadas, uma vez que os índices de Jaccard para todas as espécies apontam uma baixa sobreposição de dieta entre as espécies. Ainda assim, é possível que ocorra um certo grau de competição, dado que

algumas plantas de fato são consumidas por mais de uma espécie de psitacídeo. Se esta for uma planta-chave, ou frutificar durante escassez de alimento, é possível que uma espécie ocasione um impacto negativo sobre outra. Por exemplo, o pequi (*Caryocar brasiliense*) é consumido por *Alipiopsitta xanthops*, *Aratinga aurea* e *Ara ararauna* (Ragusa-Netto 2006, 2011; de Araújo e Marcondes Machado 2011; Tabela 2.6) em estágios diferentes de sua fenologia. *Aratinga aurea* se alimenta exclusivamente das flores dessa planta, *Alipiopsitta xanthops* se alimenta de flores e frutos, enquanto *Ara ararauna* se alimenta exclusivamente dos frutos imaturos. Um consumo excessivo das flores do pequi nos estágios iniciais pode causar uma baixa na produção de frutos, e isso afetaria a disponibilidade de recurso tanto para *Ara ararauna* como para *Alipiopsitta xanthops* (uma vez que também se alimenta de frutos), conferindo uma vantagem competitiva para *Aratinga aurea* e *Alipiopsitta xanthops* (durante o consumo de flores). Ou ainda, enquanto *Alipiopsitta xanthops* se alimenta de frutos de pequi abertos, quando consome seu arilo, *Ara ararauna* consome as sementes de frutos ainda verdes, partindo-os com seu forte bico de forma a ter acesso a sua castanha. O consumo do pequi por *Ara ararauna* parece intenso, e a produção observada ao final da estação de frutos (janeiro) foi mínima. O potencial impacto de *Ara ararauna* pelo consumo de pequi foi recentemente avaliado por Ragusa-Netto (2011), que demonstrou o grande impacto causado pela espécie no pequi. Assim, acreditamos que é possível que ocorra uma competição pelo pequi, competição na qual *Aratinga aurea* e *Alipiopsitta xanthops* levam vantagem em estágios iniciais, quando se alimentam de flores. No entanto, uma vez que as flores se madurem em frutos, *Ara ararauna* leva uma enorme vantagem devido ao seu forte bico, que possibilita o consumo precoce dos frutos do pequi. Por outro lado, dado o generalismo encontrado em *Alipiopsitta xanthops* (de Araújo e Marcondes-Machado 2011) é possível que este simplesmente passe a se alimentar de outras espécies vegetais, e assim sofra relativamente pouco os efeitos dessa competição.

De fato, quando analisamos a similaridade de dieta dentre a espécie, via estudos em áreas diferentes, também observamos um baixo índice de Jaccard. Isso indica que o “Turnover” da dieta é grande entre populações diferentes da mesma espécie, tal como indicado para *Alipiopsitta xanthops* por de Araújo e Marcondes-Machado (2011). Isso indica que essas espécies são generalistas quanto ao consumo de alimento. Exceto por *Orthopsittaca manilata*, que se mostrou fiel ao Buriti (*Mauritia flexuosa*), ou ainda *Anodorhynchus hyacinthinus*, que apesar de apresentar registros de consumo de diversas espécies no pantanal (Antas *et al.* 2010), possui um

grande consumo de acurí e bocaiuva, e estas espécies parecem ser fundamentais na manutenção da espécie nessas áreas.

Nossos dados indicam que uma abordagem local deve ser realizada no estudo da alimentação das espécies de psitacídeos, especialmente para estudos que tenham por objetivo a conservação dessas espécies. Por exemplo, uma dada população de uma espécie de psitacídeo pode ter, um rol de espécies das quais se alimenta, ainda que este rol seja amplo. Caso uma espécie-chave, ou mesmo um conjunto de espécies desse rol desapareça, pode prejudicar severamente a persistência do psitacídeo na área. Assim, nossos resultados indicam que a discussão de recursos para a conservação de psitacídeos seja trazida para o âmbito local, e que estudos realizados em uma área distinta não necessariamente refletem a realidade local. Com isso decisões de cunho conservacionista podem ser tomadas com base em dados irreais, no caso da dados obtidos em áreas diferentes.

2.5. CONCLUSÃO

A alimentação do grupo é variada, compreendendo diversos itens tais como frutos, flores, folhas, material animal e ainda barro. Os psitacídeos tem sido estigmatizados como predadores de sementes, mas nossos dados indicam que essa afirmação deve ser feita cuidadosamente caso a caso, dado que algumas espécies vegetais podem se beneficiar da relação via dispersão de suas sementes. Isso inclui espécies com frutos relativamente grandes, e que por isso não pode ter sua dispersão realizada por uma vasta gama de dispersores. Não parece haver uma repartição do nicho alimentar via altura de poleiro e nossos dados bem como os dados obtidos na literatura mostram um cenário onde a sobreposição da dieta entre as espécies de psitacídeos é pequena. A maior parte das espécies mostra uma baixa fidelidade alimentar, o que é de fato esperado para espécies generalistas. Outras espécies, como *Orthopsittaca manilata*, mostram fidelidade alimentar e reprodutiva ao Buriti (*Mauritia flexuosa*) mesmo levando-se em conta que registros foram realizados na Amazônia e Cerrado, esta espécie pode sofrer grande impactos diante de uma escassez desta planta.

2.6. BIBLIOGRAFIA

- Altmann, S.A. 1974. Baboons, space, time and energy. *American Zoologist* 14: 221- 248.
- Antas, P. T. Z., Carrara, L. A., Yabe, R. S., Ubaid, F. K., Oliveira-Junior, S. B., Vasques, E. R. e Ferreira, L. P. 2010. *A Arara-azul na reserva particular do patrimônio natural SESC Pantanal*. SESC, Rio de Janeiro.
- Azambuja, A. K. 2007. *Interações entre Platonia insignis (Clisiaceae) e a avifauna visitante floral no Cerrado do Maranhão*. Dissertação de mestrado. Universidade Estadual de Campinas: Campinas, São Paulo.
- Beissinger, S. R., e Bucher, E. H. (1992) Can parrots be conserved through sustainable harvesting? *Bioscience* 42: 164-173.
- Bianchi, C. A. 2009. Notes on the ecology of the Yellow-faced Parrot (*Alipiopsitta xanthops*) in Central Brazil. *Ornitologia Neotropical* 20: 479–489.
- Brightsmith, D. J. E Muñoz-Najar, R. A. 2004. Avian Geophagy and Soil Characteristics in Southeastern Peru. *Biotropica* 36: 534–543.
- Collar, N. J. 1998. Information and Ignorance Concerning the World's Parrots: An Index for Twenty-first Century Research and Conservation. *Papageienkunde* 2: 201- 235.
- CRBO. 2010. *Listas das aves do Brasil*. Em <http://www.cbpo.org.br/CBPO/index.htm> [Accessado 11 de fevereiro de 2010].
- De Araújo, C. B. e Marcondes-Machado, L. O. 2011. Diet and feeding behavior of the Yellow-faced Parrot (*Alipiopsitta xanthops*) in Brasília, Brazil. *Ornitologia Neotropical* 22: 79–88.
- Faria, I. P. 2007. Peach-fronted Parakeet (*Aratinga aurea*) feeding on arboreal termites in the Brazilian Cerrado. *Revista Brasileira de Ornitologia* 15: 457–458.
- Faria, I. P., Abreu, T. L. S. E Bianchi C. A. 2007. Seed and fruit predation of *Kielmeyera* (Guttiferae) and *Qualea* (Vochysiaceae) species by six psittacid species in the Brazilian cerrado. *Ecotropica* 13: 75–79.
- Fleming, T. H., Williams C. F., Bonaccorso F. J. E Herbst L. H. 1985. Phenology, seed dispersal, and colonization in *Muntingia calabura*, a neotropical pioneer tree. *American Journal of Botany* 72: 383–391.
- Forshaw, J. M. 1989. *Parrots of the world*. Lansdowne editions: Sidney, Australia.
- Galetti, M. 2002. *Métodos para avaliar a dieta de psitacídeos*. Em: Galetti, M e Pizo, M. A. Eds. *Ecologia e conservação de psitacídeos no Brasil*. Melopsittacus Publicações Científicas: Belo Horizonte, Minas Gerais.

- Gilardi, J. D., Duffey, S. S., Munn, C. e Tell, L. 1999. Biochemical functions of geophagy in parrots: detoxification of dietary toxins and cytoprotective effects. *Journal of Chemical Ecology* 25: 897-922.
- IUCN 2010. *IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2010.4. Disponível em <http://www.iucnredlist.org> [Acessado em 11 de Março de 2010].
- Janzen, D. H. 1981. *Ficus ovalis* seed predation by an Orange-chinned Parakeet (*Brotogeris jugularis*) in Costa Rica. *Auk* 98: 841–844.
- Jordano, P. 1983. Fig-seed predation and dispersal by birds. *Biotropica* 15: 38–41.
- Marcondes-Machado, L. O. e de Oliveira, M. M. A. 1988. Comportamento alimentar de aves em Cecropia (Moraceae) em Mata Atlântica, no Estado de São Paulo. *Rev. Bras. Zool.* 4: 331-339.
- Marcondes-Machado, L. O., Paranhos, S. J. E Barros, Y. M. 1994. Estratégias alimentares de aves na utilização de frutos de *Ficus microcarpa* (Moraceae) em uma área antrópica. *Iheringia, Ser. Zool* 77: 57-62.
- Martuscelli, P. 1994. Maroon-bellied Conures feed on gallforming homopteran larvae. *Wilson Bulletin* 106: 769–770.
- Paranhos, S. J., 1995. *Biologia comportamental de Brotogeris Versicolurus Chiriri (Vieillot, 1817) (Aves, Psittacidae): Alimentação e Reprodução*. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho. Unesp: Rio Claro.
- Paranhos, S. J., de Araújo, C. B. e Marcondes-Machado, L. O. 2007. Comportamento alimentar do Periquito-de-encontro-amarelo (*Brotogeris chiriri*) no interior do estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Ornitologia* 15: 7–11.
- Paranhos, S. J., de Araújo, C. B. e Marcondes-Machado, L. O. 2009. Comportamento alimentar de *Aratinga aurea* (Psittacidae) no Sudeste de Minas Gerais. Brasil. *Revista Brasileira de Ornitologia* 17: 187–193.
- Ragusa-Netto, J. 2002. Fruiting phenology and consumption by birds in *Ficus calyptroceras* (Miq.) Miq. (Moraceae). *Braz. J. Biol.* 62: 339–346.
- Ragusa-Netto, J. 2004. Flowers, fruits, and the abundance of the Yellow-chevroned Parakeet (*Brotogeris chiriri*) at a gallery forest in the south Pantanal (Brazil). *Brazilian Journal of Biology* 64: 867–877.
- Ragusa-Netto, J. 2006. Dry fruits and the abundance of the Blue-and-yellow Macaw (*Ara ararauna*) at a cerrado remnant in central Brazil. *Ornitologia Neotropical* 17: 491–500.

- Ragusa-Netto, J. 2008. Yellow-chevroned Parakeet (*Brotogeris chiriri*) abundance and canopy foraging at a dry forest in western Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 43: 99–105.
- Ragusa-Netto, J. 2011. Pre-dispersal seed predation by Blue-and-yellow Macaw (*Ara ararauna*, Psittacidae), on fruit crops of the pequi (*Caryocar brasiliense*, Caryocaraceae), in the Brazilian Cerrado. *Ornitologia Neotropical* 22: 329-338.
- Ragusa-Netto, J. E. Fecchio A. 2006. Plant food resources and the diet of a parrot community in a gallery forest of the southern Pantanal (Brazil). *Brazilian Journal of Biology* 66: 1021–1032.
- Roth, P. (1984) Repartição do hábitat entre psitacídeos simpátricos no sul da Amazônia. *Acta Amazonica* 14: 175–221.
- Sazima, I. 1989. Peach-fronted parakeet feeding on winged termites. *Wilson Bulletin* 101: 656–657.
- Sazima, I. 2008. The parakeet *Brotogeris tirica* feeds on and disperses the fruits of the palm *Syagrus romanzoffiana* in Southeastern Brazil. *Biota Neotropica* 8: 231-235.
- Seixas, G.H.F. (2009) *Ecologia alimentar, abundância em dormitórios e sucesso reprodutivo do papagaio-verdadeiro (Amazona aestiva) (Linnaeus, 1758) (Aves: Psittacidae), em um mosaico de ambientes no Pantanal de Miranda, Mato Grosso do Sul, Brasil*. Tese de doutorado, Universidade Federal do Mato Grosso do Sul: Campo Grande.
- Sick, H. 2001. *Ornitologia Brasileira*. 2001. Ed. Nova Fronteira: Rio de Janeiro.
- Silva, P. A. 2007. Predação de sementes por periquitos *Brotogeris chiriri* (Psittacidae) em *Chorisia speciosa* (Bombacaceae). *Revista Brasileira de Ornitologia* 15: 127-129.
- Silva, P.A. 2008. Periquitos (*Aratinga aurea* e *Brotogeris chiriri*, Psittacidae) como potenciais polinizadores de *Mabea fistulifera* Mart. (Euphorbiaceae). *Revista Brasileira de Ornitologia* 16:23-28.
- Silva, P.A. 2009. *Orthopsittaca manilata* (Boddaert 1783) (Aves: Psittacidae): abundância e atividade alimentar em relação a frutificação de *Mauritia flexuosa* L. f. (Arecaceae) numa vereda do Triângulo Mineiro. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Uberlândia: Uberlândia, MG.
- Vicentini, A. e Fischer, E. A. 1999. Pollination of *Moronobea coccinea* (Clusiaceae) by the Golden-Winged Parakeet in the Central Amazon. *Biotropica* 31: 692-696.

FIGURAS CAPÍTULO 2:



Figura 2.1. A – *Ara ararauna* se alimentando de *Orbignya speciosa* via acesso direto. B – detalhe do fruto de *Orbignya speciosa* carregado após seu consumo por *Ara ararauna*. C – Detalhe de um fruto de *Caryocar brasiliense* após ter sua castanha consumida por *Ara ararauna*. D – Galha em *Qualea parviflora* consumida por *Ara ararauna*. E – *Brotogeris chiriri* se alimentando de *Chorisia speciosa*. F – Detalhe da flor de *Ochroma pyramidale* após a pilhagem de néctar por *Brotogeris chiriri*. G – *Alipiopsitta xanthops* se alimentando de *Anacardium humile* com o uso da pata esquerda (Acesso indireto). *Brotogeris chiriri* utilizando a pata esquerda para se alimentar de *Syagrus romanzoffiana*.

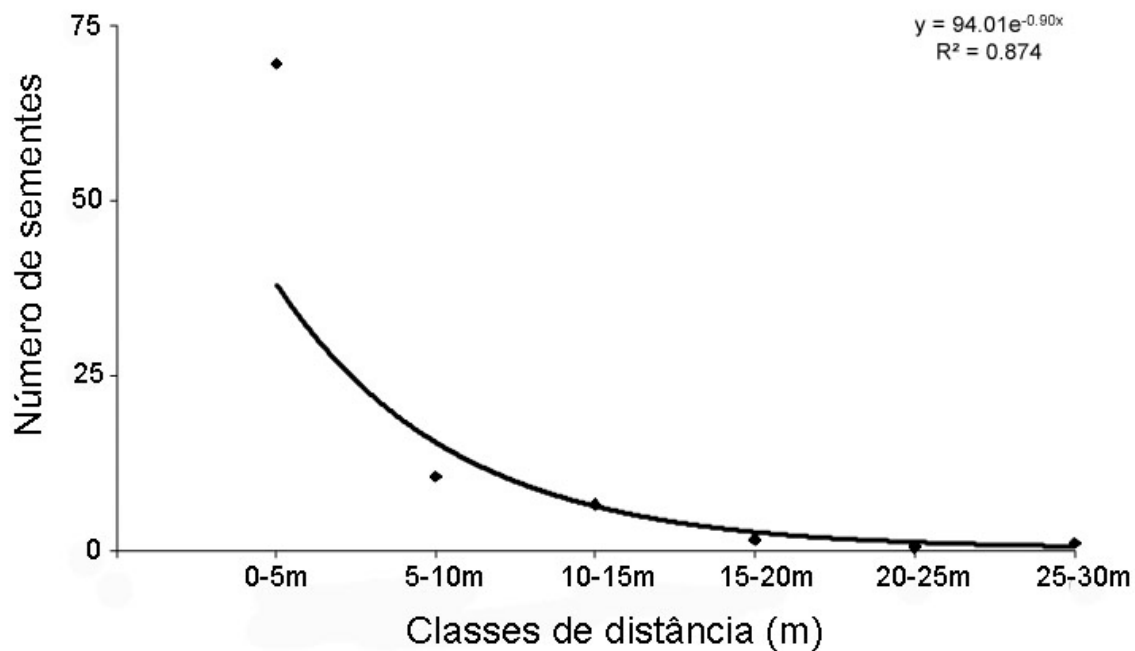


Figura 2.2. Número de sementes de *Acrocomia aculeata* encontradas em relação a distância da planta mãe após a dispersão por *Aratinga aurea*.

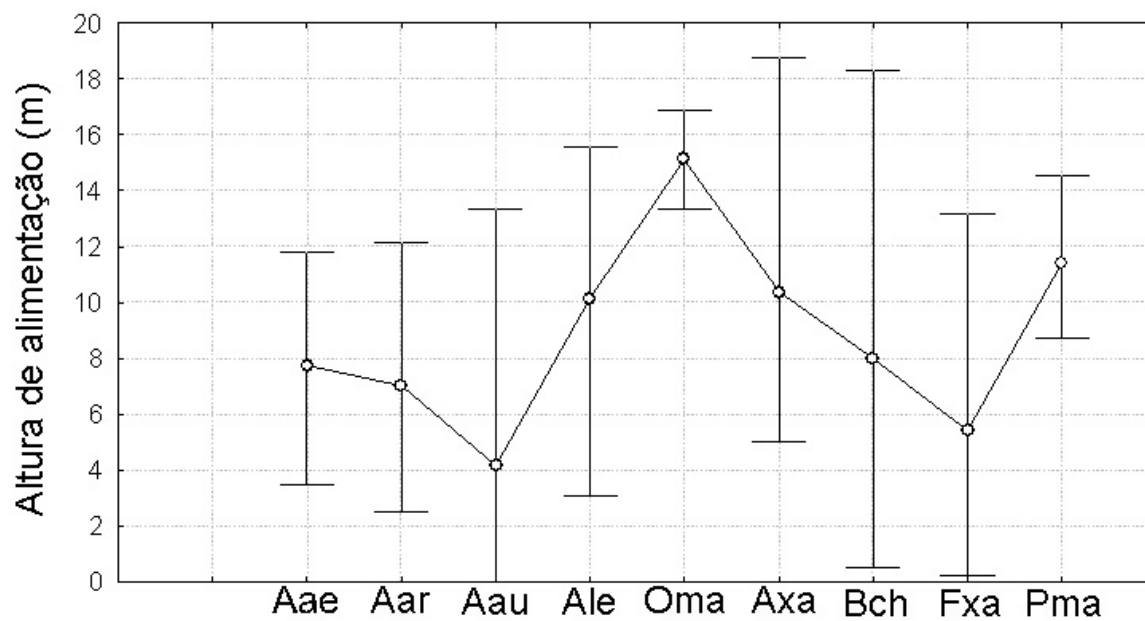


Figura 2.3. Altura dos poleiros das espécies de psitacídeos observadas se alimentando. Aae – *Amazona aestiva*; Aar – *Ara ararauna*; Aau – *Aratinga aurea*; Axa – *Alipiopsitta xanthops*; Bch – *Brotogetis chiriri*; Dno – *Diopsittaca nobilis*; Fxa – *Forpus xanthopterygius*; Oma – *Orthopsittaca manilata*; Pma – *Pionus maximiliani*.

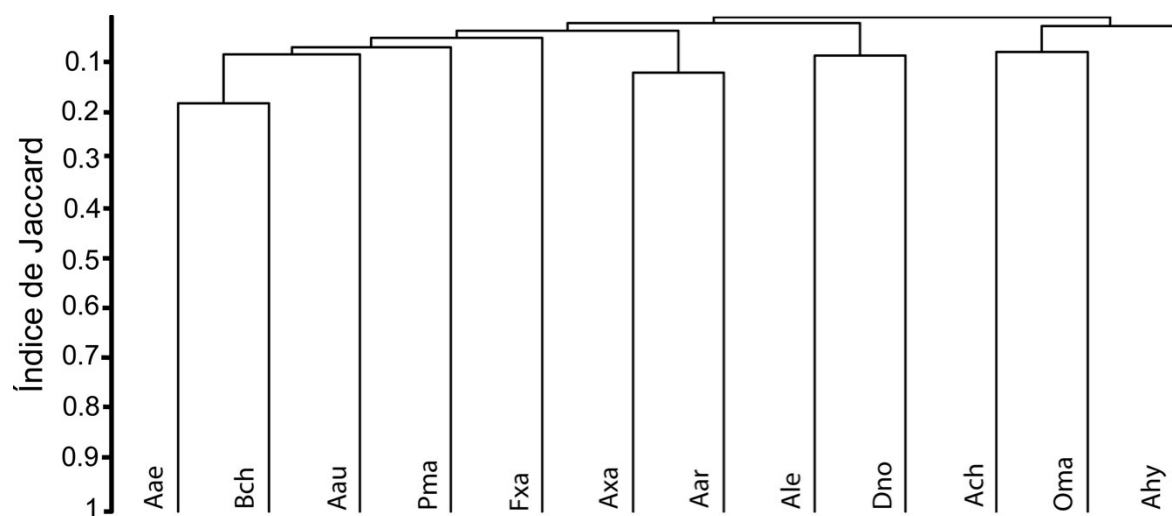


Figura 2.4. Dendrograma UPGMA realizado com a similaridade de Jaccard para as espécies estudadas. Aae – *Amazona aestiva*; Aar – *Ara ararauna*; Ach – *Ara chloroptera*; Ahy – *Anodorhynchus hyacinthinus*; Aau – *Aratinga aurea*; Ale – *Aratinga leucophthalma*; Axa – *Alipiopsitta xanthops*; Bch – *Brotogeris chiriri*; Dno – *Diopsittaca nobilis*; Fxa – *Forpus xanthopterygius*; Oma – *Orthopsittaca manilata*; Pma – *Pionus maximiliani*.

TABELAS CAPÍTULO 2:

Tabela 2.1. Registros alimentares das espécies de psitacídeos na área de estudo.

Família	Espécie	<i>Aratinga aurea</i>	<i>Amazona aestiva</i>	<i>Alipiopsitta xanthops</i>	<i>Pionus maximiliani</i>	<i>Forpus xanthopterygius</i>	<i>Ara Ararauna</i>	<i>Aratinga leucophthalma</i>	<i>Brotogeris chiriri</i>	<i>Orthopsittaca Manilata</i>	<i>Diopsittaca nobilis</i>
Anarcadiaceae	<i>Anacardium humile</i>			2							
	<i>Mangifera indica</i> *		6	11	6			9	32		1
	<i>Myracrodruon urundeuva</i>	2				2		3	2		
	<i>Spondias lutea</i>								2		
Araliaceae	<i>Schefflera macrocarpa</i>		1								
Arecaceae	<i>Acrocomia aculeata</i>	5									
	<i>Mauritia flexuosa</i>						1			2	
	<i>Orbignya speciosa</i>						19				
	<i>Syagrus romanzoffiana</i>								24		
Bignoniaceae	<i>Spathodea campanulata</i> *	24							3		
	<i>Tabebuia aurea</i>			1							
	<i>T. impetiginosa</i>								6		
	<i>Tabebuia sp.</i>								2		
Bombacaceae	<i>Chorisia speciosa</i>								21		
	<i>Ochroma pyramidae</i>								49		
	<i>Pseudobombax grandiflorum</i>						2				
Caryocaraceae	<i>Caryocar brasiliense</i>	3		1			12				
Fabaceae	<i>Schizolobium parahyba</i>								1		
	<i>Sclerolobium paniculatum</i>						1				
Gramineae	<i>Zea mays</i> *	3							16		
Lauraceae	<i>Persea americana</i> *			1							
Leguminosae	<i>Erythrina velutina</i>								12		
	<i>Inga laurina</i>								6		
	<i>Inga sp.</i>								3		
Malvaceae	<i>Eriotheca pubescens</i>	2	1	1					2		
	<i>Pachira aquatica</i>								8		
Melastomataceae	<i>Miconia sp.</i>	3									
Myrtaceae	<i>Eugenia dysenterica</i>	1					5				
	<i>Eugenia tambosa</i>								3		
	<i>Psidium guajava</i>	1									
	<i>Syzygium cumini</i>								14		
Moraceae	<i>Morus nigra</i> *	3						2	3		
Verbenaceae	<i>Vitex cymosa</i>								4		
Vochysiaceae	<i>Qualea grandiflora</i>		1	1			1				
	<i>Q. parviflora</i>						1				
	Barro	5									
	Água	2									
Total		54	9	18	6	2	42	14	213	2	1

Legenda: * Espécies exóticas.

Tabela 2.2. Comportamento alimentar e itens consumidos durante os registros alimentares.

Família	Espécie	<i>Aratinga aurea</i>	<i>Amazona aestiva</i>	<i>Alipiopsitta xanthops</i>	<i>Pionus maximiliani</i>	<i>Forpus xanthopterygius</i>	<i>Ara Ararauna</i>	<i>Aratinga leucophthalma</i>	<i>Brotogeris chiriri</i>	<i>Orthopsittacus Manilata</i>	<i>Diopsittacus nobilis</i>
Anarcadiaceae	<i>Anacardium humile</i>			S ^(le)							
	<i>Mangifera indica</i>		P ^(D)	P ^(D,le)	P ^(D)			P ^(D)	P ^(D)		P ^(D)
	<i>Myracrodruon urundeuva</i>	F ^(D)				F ^(D)		F ^(D)	F ^(D)		
	<i>Spondias lutea</i>								P ^(D)		
Araliaceae	<i>Schefflera macrocarpa</i>		S ^(D)								
Arecaceae	<i>Acrocomia aculeata</i>	P ^(D)									
	<i>Mauritia flexuosa</i>						P ^(le)			P ^(le)	
	<i>Orbignya speciosa</i>						P ^(D)				
	<i>Syagrus romanzoffiana</i>								P ^(D)		
Bignoniaceae	<i>Spathodea campanulata</i>	S ^(D,le)							S ^(D)		
	<i>Tabebuia aurea</i>			F ^(D)							
	<i>T. impetiginosa</i>								Fl ^(D)		
	<i>Tabebuia sp.</i>								Fl ^(D)		
Bombacaceae	<i>Chorisia speciosa</i>								S ^(D)		
	<i>Ochroma pyramidae</i>								Po,S, N ^(D)		
	<i>Pseudobombax grandiflorum</i>						F ^(D)				
Caryocaraceae	<i>Caryocar brasiliense</i>	Fl ^(D)		F ^(D)			S ^(D)				
Fabaceae	<i>Schizolobium parahyba</i>								S ^(D)		
	<i>Sclerolobium paniculatum</i>						S ^(D)				
Gramineae	<i>Zea mays</i>	S,F ^(D)							S ^(D)		
Lauraceae	<i>Persea americana</i>			P ^(D)							

Tabela 2.2 Cont.

Família	Espécie	<i>Aratinga aurea</i>	<i>Amazona aestiva</i>	<i>Alipiopsitta xanthops</i>	<i>Pionus maximiliani</i>	<i>Forpus xanthopterygius</i>	<i>Ara Ararauna</i>	<i>Aratinga leucophthalma</i>	<i>Brotogeris chiriri</i>	<i>Orthopsittaca Manilata</i>	<i>Diopsittaca nobilis</i>
Leguminosae	<i>Erythrina velutina</i>								Fl ^(D,Id)		
	<i>Inga laurina</i>								P ^(D)		
	<i>Inga sp.</i>								P ^(D)		
Malvaceae	<i>Eriotheca pubescens</i>	Fl ^(D)	Fl ^(D)	Fl ^(D)					Fl ^(D)		
	<i>Pachira aquatica</i>								P ^(D)		
Melastomataceae	<i>Miconnia sp.</i>	F ^(D)									
Myrtaceae	<i>Eugenia dysenterica</i>	P ^(D)					F ^(D)				
	<i>E. tambosa</i>								P ^(D)		
	<i>Psidium guajava</i>	P ^(D)									
	<i>Syzygium cumini</i>									P ^(D,Ie)	
Moraceae	<i>Morus nigra</i>	F ^(D)						F ^(D)	F ^(D,Ie)		
Verbenaceae	<i>Vitex cymosa</i>								P ^(D)		
Vochysiaceae	<i>Qualea grandiflora</i>		S ^(D)	S ^(Ie)			S ^(D)				
	<i>Q. parviflora</i>						G ^(D)				
	Barro	(D)									
	Água	(D)									

Legenda: P – polpa; S – Semente; F – fruto inteiro; Fl – Flor; Pó – pólen; G – galha. Entre parentes o comportamento alimentar utilizado: D – direto; Ie – indireto com a pata esquerda; Id – indireto com a pata direita. Em negrito plantas dispersas pelos psitacídeos.

Tabela 2.4. Índices de Jaccard encontrados para cada par de espécies de psitacídeos levando-se em conta múltiplos estudos. Aae – *Amazona aestiva*; Aar – *Ara ararauna*; Aau – *Aratinga aurea*; Axa – *Alipiopsitta xanthops*; Bch – *Brotogeris chiriri*.

	Aau1	Aau2	Aae1	Aae2	Axa1	Axa2	Aar1	Aar2	Bch1	Bch2	Bch3	Bch4
Aau1	1.00											
Aau2	0.09	1.00										
Aae1	0.05	0.00	1.00									
Aae2	0.04	0.04	0.12	1.00								
Axa1	0.00	0.10	0.00	0.00	1.00							
Axa2	0.03	0.07	0.00	0.00	0.00	1.00						
Aar1	0.00	0.13	0.00	0.02	0.14	0.06	1.00					
Aar2	0.00	0.15	0.00	0.00	0.10	0.07	0.13	1.00				
Bch1	0.03	0.00	0.40	0.09	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00			
Bch2	0.04	0.11	0.02	0.05	0.00	0.04	0.04	0.00	0.02	1.00		
Bch3	0.08	0.16	0.03	0.05	0.04	0.10	0.00	0.00	0.00	0.12	1.00	
Bch4	0.05	0.02	0.06	0.17	0.03	0.00	0.02	0.02	0.03	0.03	0.03	1.00

Tabela 2.5. Média dos índices de Jaccard encontrados entre e dentre espécies.

	Intraespecífica	Interespecífica
<i>Aratinga aurea</i>	0.088	0.054
<i>Amazona aestiva</i>	0.123	0.054
<i>Alipiopsitta xanthops</i>	0.000	0.036
<i>Ara ararauna</i>	0.133	0.037
<i>Brotogeris chiriri</i>	0.039	0.051

Tabela 2.6. Espécies vegetais consumidas por 12 espécies de psitacídeos de Cerrado.

Família	Espécie	Aau	Ale	Aae	Axa	Pma	Fxa	Aar	Ach	Ahy	Oma	Dno	Bch	Total
Amaranthaceae	<i>Amaranthus hibridus</i>						1							1
Anarcadiaceae	<i>Anacardium humile</i>	1		1	1			1				1		5
	<i>A. occidentale</i>				1									1
	<i>Astronium fraxinifolium</i>			1									1	2
	<i>A. graveolens</i>					1								1
	<i>Mangifera indica</i>		1	1	1	1						1	1	6
	<i>Myracrodruon urundeuva</i>	1	1	1			1						1	5
	<i>Spondias mombin</i>			1									1	2
	<i>S. purpurea</i>												1	1
	<i>Lithraea Molloides</i>	1												1
Annonaceae	<i>Annona coriacea</i>				1									1
	<i>Annona sp.</i>												1	1
Apocynaceae	<i>Aspidosperma australe</i>			1										1
	<i>A. cylindrocarpom</i>												1	1
	<i>A. polyneuron</i>					1								1
	<i>A. subincanun</i>			1									1	2
	<i>Forsteronia pubescens</i>			1										1
	<i>Hancornia speciosa</i>				1									1
Araliaceae	<i>Dendropanax cuneatum</i>					1								1
	<i>Schefflera macrocarpa</i>			1	1									2
Arecaceae	<i>Acrocomia aculeata</i>	1		1				1		1			1	5
	<i>Allagoptera leucocalyx</i>							1						1
	<i>Astrocaryum sp.</i>							1						1
	<i>Copernicia alba</i>			1									1	2
	<i>Livistona chinensis</i>												1	1
	<i>Maximiliana maripa</i>							1						1
	<i>Mauritia flexuosa</i>				1			1	1		1			4
	<i>Orbignya speciosa</i>							1						1

Tabela 2.6. cont.

Família	Espécie	Aau	Ale	Aae	Axa	Pma	Fxa	Aar	Ach	Ahy	Oma	Dno	Bch	Total
Arecaceae	<i>Scheelea phalerata</i>			1		1			1	1			1	5
	<i>Syagrus oleraceae</i>							1					1	2
	<i>S. romanzoffiana</i>												1	1
	<i>S. flexuosa</i>									1				1
Bignoniaceae	<i>Amphilophium sp.</i>												1	1
	<i>Jacaranda cuspidifolia</i>												1	1
	<i>J. mimosaeifolia</i>												1	1
	<i>Pyrostegia verusta</i>					1								1
	<i>Spathodea campanulata</i>	1											1	2
	<i>Tabebuia aurea</i>			1	1									2
	<i>T. heptaphylla</i>			1		1							1	3
	<i>T. impetiginosa</i>			1									1	2
	<i>T. ochracea</i>			1										1
	<i>T. roseo-alba</i>												1	1
	<i>T. vellosi</i>	1												1
	<i>Tabebuia sp.</i>												1	1
	<i>Zeyhera tuberculosa</i>					1								1
Boraginaceae	<i>Cordia glabrata</i>			1										1
Burseraceae	<i>Protium heptaphyllum</i>												1	1
	<i>P. widgreni</i>					1								1
	<i>Tetragastris altissima</i>		1											1
Capparidaceae	<i>Crataeva tapia</i>			1									1	2
Caricaceae	<i>Carica papaya</i>						1							1
Caryocaraceae	<i>Caryocar brasiliense</i>	1			1			1						3
	<i>Caryocar villosum</i>							1						1
Celastraceae	<i>Goupia labra</i>		1											1
	<i>Salacia elliptica</i>												1	1
	<i>S. crasifolia</i>				1									1
Cecropiaceae	<i>Cecropia hololeuca</i>					1								1
	<i>C. pachystachya</i>			1		1	1						1	4

Tabela 2.6. cont.

Família	Espécie	Aau	Ale	Aae	Axa	Pma	Fxa	Aar	Ach	Ahy	Oma	Dno	Bch	Total
Cecropiaceae	<i>Cecropia sp.</i>												1	1
Clusiaceae	<i>Kielmeyera coriacea</i>				1									1
	<i>Calophyllum brasiliensis</i>					1								1
Combretaceae	<i>Buchenavia capitata</i>								1					1
	<i>Combretum duarteanum</i>			1										1
	<i>C. lanceolatum</i>			1										1
	<i>C. leprosum</i>												1	1
	<i>Terminalia argentea</i>			1									1	2
	<i>T. catappa</i>						1							1
Compositae	<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	1												1
	<i>Eupatorium maximilianii</i>						1							1
	<i>Helianthus annuus</i>												1	1
	<i>Jaegeria hirta</i>	1												1
	<i>Piptocarpha rotundifolia</i>				1									1
	<i>Tithonia sp.</i>						1							1
	<i>Vernonia sp.</i>	1												1
Cupressaceae	<i>Cupressus sp.</i>												1	1
Dilleniaceae	<i>Curatella americana</i>			1										1
Euphorbiaceae	<i>Alchornea castaneifolia</i>			1										1
	<i>Croton floribundus</i>	1				1								2
	<i>C. glandulosus</i>						1							1
	<i>C. urucurana</i>	1												1
	<i>C. salutaris</i>					1								1
	<i>Dalechampia pentaphylla</i>					1								1
	<i>Mabea fistulifera</i>	1											1	2
	<i>Margaritaria nobilis</i>					1								1
	<i>Pachystroma longifolium</i>					1								1
	<i>Pera glabrata</i>					1								1

Tabela 2.6. cont.

Família	Espécie	Aau	Ale	Aae	Axa	Pma	Fxa	Aar	Ach	Ahy	Oma	Dno	Bch	Total
Euphorbiaceae	<i>Sapium haematospermum</i>			1										1
	<i>S. obovatum</i>			1										1
	<i>Sebastiana sp.</i>					1								1
	<i>Tragia melochioides</i>			1										1
Erythroxylaceae	<i>Erytroxylum suberosum</i>				1									1
Flacourtiaceae	<i>Banara arguta</i>			1									1	2
	<i>Cesearia gossypiosperma</i>												1	1
Humiriaceae	<i>Endopleura uchi</i>								1					1
Lamiaceae	<i>Hyptis suaveolens</i>	1					1							2
	<i>Leonotis nepetaefolia</i>	1												1
Lauraceae	<i>Nectandra cissiflora</i>												1	1
	<i>Ocotea diospyrifolia</i>				1									1
	<i>Persea americana</i>				1								1	2
Lecythidaceae	<i>Allantoma lineata</i>		1											1
	<i>Bertholettia excelsa</i>							1	1					2
	<i>Cariniana estrellensis</i>	1												1
	<i>Lecythis pisonis</i>								1				1	2
Leg. Caesalpinoideae	<i>Bauhinia forficata</i>	1												1
	<i>B. rufa</i>			1										1
	<i>Bauhinia sp.</i>												1	1
	<i>Caesalpinia peltophoroides</i>	1		1									1	3
	<i>C. pluviosa</i>												1	1
	<i>Caesalpinia sp.</i>												1	1
	<i>Cassia grandis</i>								1					1
	<i>Centrolobium tomentosum</i>					1								1
	<i>Copaifera langsdorfii</i>	1				1								2
	<i>Delonix regia</i>												1	1

Tabela 2.6. cont.

Família	Espécie	Aau	Ale	Aae	Axa	Pma	Fxa	Aar	Ach	Ahy	Oma	Dno	Bch	Total
Leg. Caesalpinoideae	<i>Dymorphandra mollis</i>							1						1
	<i>Hymenaea courbaril</i>			1		1			1				1	4
	<i>H. stygonocarpa</i>							1						1
	<i>Guibourtia hymenifolia</i>												1	1
	<i>Peltophorum dubium</i>				1								1	2
	<i>Pterogyne nitens</i>												1	1
	<i>Senna aculeata</i>			1										1
	<i>S. alata</i>			1										1
	<i>Schizolobium parahyba</i>												1	1
	<i>Sclerolobium paniculatum</i>							1						1
	<i>Tamarindus indica</i>												1	1
Leg. Mimosoideae	<i>Acacia polyphyla</i>					1								1
	<i>A. tenuifolia</i>												1	1
	<i>Albizia inundata</i>			1										1
	<i>A. niopoides</i>			1		1							1	3
	<i>Anadenanthera colubrina</i>			1									1	2
	<i>A. macrocarpa</i>												1	1
	<i>Enterolobium contortisiliquum</i>			1									1	2
	<i>Leucaena leucocephala</i>				1									1
	<i>Mimosa clausenii</i>				1									1
	<i>Mimosa sp</i>	1												1
	<i>Inga edulis</i>					1							1	2
	<i>I. lanurina</i>												1	1
	<i>I. marginata</i>												1	1
	<i>I. vera</i>	1		1									1	3
	<i>Inga sp.</i>												1	1
	<i>Inga sp. 2</i>					1								1
Leg. Papilionoideae	<i>Crotalaria incana</i>						1							1
	<i>Dipteryx alata</i>												1	1

Tabela 2.6. cont.

Família	Espécie	Aau	Ale	Aae	Axa	Pma	Fxa	Aar	Ach	Ahy	Oma	Dno	Bch	Total
Leg. Papilionoideae	<i>Erythrina dominguezzi</i>			1									1	2
	<i>E. falcata</i>					1								1
	<i>E. fusca</i>			1									1	2
	<i>E. velutina</i>												1	1
	<i>E. speciosa</i>												1	1
	<i>Gliricidia sepium</i>												1	1
	<i>Macherium aculeatum</i>			1		1								2
	<i>M. nictitans</i>					1								1
	<i>Myroxylum peruiferum</i>					1								1
	<i>Lonchocarpus guillerminianus</i>					1							1	2
	<i>L. sericeus</i>												1	1
	<i>Platypodium elegans</i>					1								1
	<i>Pterodon emarginatus</i>				1									1
	<i>Tipuana tipu</i>												1	1
	<i>Vatairea macrocarpa</i>								1					1
Loranthaceae	<i>Psittacanthus cordatus</i>			1										1
	<i>P. robustus</i>				1									1
Malpighiaceae	<i>Banisteropsis sp.</i>						1							1
	<i>Byrsonima coccolobifolia</i>				1									1
	<i>Dicella bracteosa</i>					1								1
	<i>Peixotoa cordistipula</i>			1										1
Malvaceae	<i>Bombacopsis glabra</i>												1	1
	<i>Ceiba boliviana</i>												1	1
	<i>Chorisia speciosa</i>					1	1						1	3
	<i>Eriotheca pubecens</i>	1		1	1								1	4
	<i>E. roseorum</i>												1	1
	<i>Hibiscus sp.</i>	1												1
	<i>Luehea paniculata</i>			1										1

Tabela 2.6. cont.

Família	Espécie	Aau	Ale	Aae	Axa	Pma	Fxa	Aar	Ach	Ahy	Oma	Dno	Bch	Total
Malvaceae	<i>Malvastrum coromandelianum</i>						1							1
	<i>Ochroma pyramidale</i>												1	1
	<i>Pachira aquatica</i>												1	1
	<i>Pseudobombax grandiflorum</i>					1		1						2
	<i>Pseudobombax. Sp</i>												1	1
	<i>Sida micrantha</i>						1							1
	<i>S. rhombifolia</i>						1							1
	<i>S spinosa</i>						1							1
	<i>Sida sp.</i>												1	1
	<i>Wissaldula amplissima</i>						1							1
Marcgraviaceae	<i>Norantea guianensis</i>		1											1
Melastomataceae	<i>Miconnia sp.</i>	1												1
	<i>Mouriri pusa</i>								1					1
Meliaceae	<i>Cedrela fissilis</i>												1	1
	<i>Guarea guidonia</i>	1											1	2
	<i>Melia azedarach</i>											1		1
	<i>Muntingia calabura</i>			1										1
	<i>Trichilia catigua</i>												1	1
	<i>T. elegans</i>												1	1
Menispermaceae	<i>Abuta sp.</i>								1					1
Moraceae	<i>Ficus calyptroceras</i>												1	1
	<i>F. enormis</i>						1						1	2
	<i>F. elastica</i>												1	1
	<i>F. frondosa</i>		1											1
	<i>F. gameleira</i>			1										1
	<i>F. gardneriana</i>												1	1
	<i>F. gommelleira</i>												1	1
	<i>F. guaranitica</i>						1						1	2
	<i>F. insipida</i>												1	1
	<i>F. luschnathiana</i>			1									1	2
	<i>F. microcarpa</i>												1	1
	<i>F. pertusa</i>			1									1	2

Tabela 2.6. cont.

Família	Espécie	Aau	Ale	Aae	Axa	Pma	Fxa	Aar	Ach	Ahy	Oma	Dno	Bch	Total
Moraceae	<i>Maclura tinctoria</i>	1											1	2
	<i>Morus nigra</i>	1	1										1	3
	<i>M. alba</i>												1	1
Myrtaceae	<i>Campomanesia adamantium</i>							1						1
	<i>C. xanthocarpa</i>	1												1
	<i>Eucalyptus grandis</i>						1						1	2
	<i>Eucalyptus sp.</i>					1								1
	<i>Eugenia cambucarana</i>					1								1
	<i>E. dysenterica</i>	1						1						2
	<i>Eugenia sp.</i>												1	1
	<i>Myrcianthes sp.</i>	1												1
	<i>Myrciaria trunciflora</i>	1												1
	<i>M. cauliflora</i>				1								1	2
	<i>Psidium guajava</i>	1		1	1		1						1	5
	<i>Syzygium cumini</i>												1	1
	<i>S. jambos</i>												1	1
	<i>Muntingia calabura</i>												1	1
Muntingiaceae														
Oleaceae	<i>Ligustrum lucidum</i>						1							1
Opiliaceae	<i>Agonandra brasiliensis</i>												1	1
Poaceae	<i>Cynodon dactylon</i>			1										1
	<i>Eragrostis sp.</i>			1										1
	<i>Oriza sativa</i>	1												1
	<i>Panicum maximum</i>						1							1
	<i>Setaria geniculata</i>						1							1
	<i>Sorghum vulgare</i>												1	1
	<i>Zea mays</i>	1			1	1	1						1	5
Proteaceae	<i>Grevillea sp</i>	1												1
	<i>Roupala montana</i>				1									1
Rhamnaceae	<i>Columbrina glandulosa</i>					1								1
	<i>Rhamnidium elaeocarpus</i>												1	1

Tabela 2.6. cont.

Família	Espécie	Aau	Ale	Aae	Axa	Pma	Fxa	Aar	Ach	Ahy	Oma	Dno	Bch	Total
Rosaceae	<i>Rubus cf. Fruticosus</i>				1									1
	<i>Prunus persica</i>	1												1
	<i>Pyrus communis</i>	1												1
Rubiaceae	<i>Alibertia sessilis</i>												1	1
	<i>Coussarea hydrangaeifolia</i>												1	1
	<i>Genipa americana</i>			1									1	2
Rutaceae	<i>Citrus aurantium</i>			1										1
	<i>Citrus sp.</i>	1												1
	<i>Esembeckia leiocarpa</i>					1								1
	<i>Fagara sp.</i>		1											1
	<i>Metrodorea stipularis</i>					1								1
	<i>Zanthoxylum chiloperone</i>												1	1
	<i>Z. hasslerianum</i>			1										1
	<i>Z. rhoifolium</i>	1												1
	<i>Zanthoxylum sp.</i>								1					1
	<i>Casearia sylvestris</i>			1										1
Sapindaceae	<i>Dilodendron bippinnatum</i>												1	1
	<i>Serjania caracasana</i>			1										1
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum marginatum</i>					1								1
	<i>Pouteria caimjito</i>							1						1
	<i>Pouteria ramiflora</i>				1			1						2
	<i>Pouteria torta</i>				1								1	2
Sterculiaceae	<i>Guazuma tomentosa</i>			1										1
	<i>G. Ulmifolia</i>									1				1
	<i>Sterculia apetala</i>									1				1
	<i>S. striata</i>												1	1
	<i>Waltheria indica</i>							1						1
Solanaceae	<i>Solanum paniculatum</i>	1												1
	<i>Nycandra physaloides</i>							1						1

Tabela 2.6. cont.

Família	<i>Espécie</i>	<i>Aau</i>	<i>Ale</i>	<i>Aae</i>	<i>Axa</i>	<i>Pma</i>	<i>Fxa</i>	<i>Aar</i>	<i>Ach</i>	<i>Ahy</i>	<i>Oma</i>	<i>Dno</i>	<i>Bch</i>	<i>Total</i>
Tiliaceae	<i>Apeiba tibourbou</i>												1	1
	<i>Luehea divaricata</i>	1				1							1	3
	<i>Mollia sp.</i>								1					1
	<i>Triunfetta bartramia</i>						1							1
	<i>Trema micantha</i>	1					1							2
Verbenaceae	<i>Vitex cymosa</i>	1		1		1							1	4
	<i>Lantana lilacina Desf.</i>	1					1							2
	<i>Tectona grandis</i>												1	1
Viscaceae	<i>Phoradendron affine</i>												1	1
Vochysiaceae	<i>Callisthene fasciculata</i>			1										1
	<i>Qualea grandiflora</i>			1	1			1						3
	<i>Q. parviflora</i>				1			1						2
	<i>Vochysia cynammomea</i>							1						1
	<i>V. elliptica</i>				1									1
	Barro	1			1									2
	Água	1												1
	Total	46	9	62	32	44	30	23	12	5	1	3	116	

LEGENDA: Aae – *Amazona aestiva*; Aar – *Ara ararauna*; Ach – *Ara chloroptera*; Aau – *Aratinga aurea*; Ahy – *Anodorhynchus hyacinthinus*; Axa – *Alipiopsitta xanthops*; Bch – *Brotogeris chiriri*; Dno – *Diopsittaca nobilis*; Fxa – *Forpus xanthopterygius*; Oma – *Orthopsittaca manilata*; Pma – *Pionus maximiliani*.

Capítulo 3. O espaço acústico e sua repartição pelas espécies de psitacídeos do Cerrado

Cada ~~macaco~~ papagaio no seu gal

Abstract

Hercules Florence already recognized the species-specificity of animal sound communication in early nineteenth century. But it is also known that closely related species maintain call similarities due to common ancestry. Here we test flight call species-specificity using 137 flight calls of 10 close related Brazilian parrot species. We measured homologue variables of these calls, such as initial and final fundamental frequencies, note duration, maximum and minimal fundamental frequencies, dominant frequency, frequency band, total frequency modulation, and number of local frequency maxima. We used these variables in the construction of a principal component analysis. We also build a cross correlations similarity matrix to compare the similarities between and within species. We also made linear and non-linear regressions to access the role of size on the call characteristics. All species presented well-formed groups, even though we used multiple localities for most species. However, some clustering was observed between species such as *Aratinga leucophthalma*, *A. aurea*, *Orthopsittaca manilata* and *Diopsittaca nobilis*. This pattern depicts the importance of phylogenetics on call characteristics, as these four species are close related. Parrot calls are learned and not innate, but still, there seems to be great evolutionary stabilizing pressure, as shown by the clustering. Size seems to have an important role on call characteristics as all regressions showed high r^2 . It has been some discussion on the use of bioacoustical parameters on phylogenetical analysis, and the major task is the proper description of how ecological and phylogenetical pressures may act on call evolution. Our results indeed shows that both factors have major influence on call characteristics, as call-specificity is maintained, but close related species still have similar vocal characteristics. The use of bioacoustical data has proven to be an important phylogenetical tool in groups such as anurans and insects, but it has been somewhat neglected in ornithology, specially in species that present learned calls. As we have shown here, it is possible to observe both phylogenetical and ecological constrains in call characteristics, even in learned calls. Still, better experimental designs are to be made to elucidate the role of phylogenetics and ecology on parrot call evolution.

Resumo

Hercules Florence reconhecia a especificidade das vocalizações já no início do século XIX. Por outro lado é sabido que espécies filogeneticamente próximas devem manter características semelhantes devido à ancestralidade comum. Aqui nós testamos a especificidade do canto de vôo de 10 espécies de psitacídeos brasileiros, utilizando 137 cantos de vôo. Medimos variáveis homólogas desses cantos, tais como a frequência fundamental inicial e final, duração da nota, frequência fundamental máxima e mínima, frequência dominante, banda de frequência, modulação de frequência total, e o número de máximos locais de frequência máxima. Utilizamos essas variáveis na construção de uma análise de componentes principais. Construímos ainda uma matriz de similaridade entre as vocalizações, realizadas a partir de correlações cruzadas, para comparar as semelhanças entre e dentre as espécies. Realizamos ainda regressões lineares e não-lineares para acessar o papel do tamanho e massa sobre as características do canto de vôo. Todas as espécies apresentaram grupos bem formados, apesar de termos utilizado múltiplas localidades para a maioria das espécies. No entanto, alguns agrupamentos foram observados, como *Aratinga leucophthalma*, *A. aurea*, *Orthopsittaca manilata* e *Diopsittaca nobilis*. Este padrão descreve a importância da filogenia sobre as características dos cantos de vôo, uma vez que estas quatro espécies estão relacionadas. O tamanho da ave parece ter um papel importante nas características vocais dado que todas as regressões mostraram um coeficiente de determinação alto (r^2). Tem havido alguma discussão sobre o uso de parâmetros bioacústicos em análises filogenéticas, e a maior dificuldade é a descrição adequada de como as pressões ecológicas e filogenéticas pode agir sobre a evolução da canto. Nossos resultados de fato mostram que ambos os fatores têm grande influência sobre as características dos cantos, dado que a especificidade é mantida, mesmo em espécies relacionadas e que apresentam aprendizagem vocal. A utilização de dados bioacústicos em análises filogenéticas tem se provado uma ferramenta importante em grupos como anuros e insetos, mas tem sido um tanto quanto negligenciada na ornitologia, especialmente em espécies que apresentam cantos aprendidos. Como mostramos aqui, é possível observar que aspectos filogenéticos e ecológicos moldam as características de canto, mesmo que aprendidos, mas que estes mantêm características singulares para cada espécie.

3.1 INTRODUÇÃO

A especificidade de uma mensagem é um fato conhecido desde Hercules Florence, que durante a expedição Langsdorff ao Brasil no início do século 19 realizou uma tentativa rudimentar de descrever espécies de aves por meio do uso do pentagrama musical (Vielliard 1993). No entanto, não é toda vocalização que carrega a assinatura da espécie, mas somente seu canto funcional, que é definido exatamente por carregar o código espécie-específico (Vielliard 1987). Os psitacídeos apresentam uma grande diversidade de mensagens sonoras, cada um com significado preciso (Fernandez-Juricic *et al.* 1998a, 1998b; Fernandez-Juricic e Martella 2000, Moura 2007, de Araújo 2007), mas o canto funcional, tal como definido por Vielliard (1987), é o canto de voo (Vielliard 1994, de Araújo 2007). Por definição é o canto de voo que carrega a código de reconhecimento espécie-específico identificado primeiramente por Florence. Nesse grupo as vocalizações são aprendidas, o canto do voo apresenta variações geográficas, populacionais ou mesmo individuais (Wright 1996, de Araújo 2007, Ueno 2007), apesar desta variação o código específico é preservado nessa vocalização (Vielliard 1994). Se por uma lado as espécies detêm um canto de voo específico, por outro, é sabido que espécies filogeneticamente próximas possuem semelhanças em suas vocalizações, devido a ancestralidade comum (Vielliard 1997). Dessa forma é pertinente perguntar como essas espécies, que são parte de um grupo monofilético (Tavares *et al.* 2004), utilizam o espaço acústico para a codificação específica, evitando a sobreposição, e a consequente interferência no sistema de comunicação, uma vez que o número de códigos é limitado, especialmente se considerarmos toda a diversidade de espécies e mensagens encontradas em ambientes tropicais (Vielliard 2004).

Existe um grande número de trabalhos que utilizam o conceito de espaço acústico dentro da comunicação animal, num contexto de repartição deste espaço ou de competição acústica (ex. Flicker 1974, Haddad 1991, Silva *et al.* 2008). No entanto, o conceito nem sempre é explorado de forma completa. O mesmo acontece com a repartição de espaço acústico e nicho acústico, que, apesar de serem conceitos intuitivos e muito bem utilizados (ainda que de forma intuitiva) por técnicos de som em mixagens musicais (ex. Sabatinelli 2010), nem sempre tiveram todo seu potencial explorado dentro da biologia (mas ver Lüddecke *et al.* 2000, Sueur 2002).

Ainda que alguns estudos abordem o espaço acústico de forma mais completa (Duellman 1978, Lüddecke *et al.* 2000, Sueur 2002), muitos trabalhos que tratam do tema através de um conceito muito próximo de interferência acústica (ou mascaramento), tratando da redução da interferência em termos espectrais (ex. Silva 2008), geográficos (ex. Rossa-Feres e Jim 2001),

por segregação temporal (ex. Flicker 1974) ou como uma miscelânea destes temas (Pijanowski *et al.* 2011). De fato, o mascaramento de um som depende das intensidades dos dois sons, assim como da proximidade de suas frequências (Backus 1977, de Marco 2002). Assim, se considerarmos apenas um dos eixos do espaço acústico, a frequência utilizada, o conceito de mascaramento se aproxima muito da teoria de nichos (ex. Pijanowski *et al.* 2011). Afinal, um som que sofre uma maior sobreposição de frequência, e assim um maior mascaramento, não é percebido pelo receptor. Conforme as frequências se distanciam, o mascaramento se reduz, reduzindo os efeitos negativos que um som tem sobre o outro (Backus 1977, de Marco 2002). Dessa forma, o mascaramento pode fazer com que o som seja ineficiente na comunicação, sofrendo uma pressão seletiva negativa, tal como ocorre na exclusão competitiva. Isso aproxima muito a competição acústica da competição ecológica. Nesse sentido criar um paralelo entre o espaço acústico e espaço ecológico (ou nicho acústico e nicho ecológico) é muito tentador. Mas isso impõe uma restrição no conceito, uma vez que analisa o espaço acústico (de natureza multivariada) de forma unidimensional. Assim, para que se faça uma definição funcional do espaço acústico, bem como de sua repartição entre nichos acústicos específicos, se faz necessária uma discussão um pouco mais ampla, que englobe o processo de comunicação como um todo, não só o mascaramento e a sobreposição de frequências.

Tal como descrita por Weaver (1949), a comunicação pode ser vista como o processo no qual uma mente afeta a outra (ainda que o conceito de comunicação na realidade não seja restrito a mentes, podendo por exemplo estar relacionada a comunicação de equipamentos eletrônicos). Essa definição, apesar de ampla, é muito interessante para estudos de bioacústica, uma vez que prevê, para além da interpretação e assimilação de uma mensagem, uma resposta por parte receptor. Essa resposta pode ser observada, tornando possível a atribuição de um valor comportamental para cada mensagem. Com a gravação do som podemos descrever fisicamente o sinal sonoro referente a cada mensagem, e assim avaliar a sua capacidade informativa, e por meio da descrição das características físicas dos som, decifrar o código acústico de cada mensagem. A comunicação sonora é composta por várias etapas (Weaver 1949, Vielliard e Silva 2010). Inicia-se com o processamento cerebral de uma mensagem específica, e o envio deste sinal elétrico ao aparelho fonador. No aparelho fonador, o sinal elétrico emitido pelo cérebro é transformado em sinal acústico, num processo chamado de transdução. A onda sonora gerada viaja através do meio (no caso de psitacídeos, o ar), podendo, na presença de condições propícias de propagação, ser recebida pelo aparelho receptor de um outro indivíduo. Após a recepção, esse sinal é transduzido

de volta a sinal elétrico pelo ouvido, e é enviado ao cérebro do receptor, onde o sinal é decodificado. Isso pode ou não gerar uma reação por parte do destinatário (para uma revisão ver Vielliard e Silva 2010). Como discutido anteriormente, a discussão sobre o espaço acústico deve incorporar todo esse processo, já que não só o mascaramento pode afetar o processo de comunicação sonora.

Weaver (1949) descreve três tipos de problemas básicos à comunicação. São eles o problema da transmissão, o problema semântico, e o problema da efetividade. O problema da transmissão trata da acurácia e precisão com que as mensagens são transmitidas, dependendo assim do grau de interferência, degradação e atenuação que o sinal sonoro sofre no meio de propagação. O problema semântico por sua vez, trata da interpretação da mensagem, e qualquer similaridade acústica com outros sinais sonoros pode levar a uma interpretação errada por parte do destinatário. O terceiro tipo de problema refere-se à efetividade de uma mensagem quanto a resposta desejada no receptor. De fato esses três tipos de problemas se sobrepõem, tornando difícil o estudo isolado de cada um deles (Weaver 1949). Nesse trabalho trataremos somente dos problemas da transmissão e semântico. Nota-se que o código, aqui definido como as características físicas mensuráveis de cada sinal sonoro, é central na discussão de espaço acústico, já que problemas de transmissão do código e de sua interpretação (problema semântico), podem gerar uma ineficiência na comunicação. Por exemplo, dois sinais com mensagens distintas mas características acústicas similares (códigos similares) podem ser confundidos. Caso de uma mensagem crucial para sobrevivência de um indivíduo seja ser confundida com outra, ela deve ser selecionada negativamente. Nesse capítulo trataremos da repartição do espaço acústico em termos do código, e dessa forma trataremos do problema semântico. No capítulo seguinte trataremos dos problemas da transmissão, ou ainda de como o som se comporta no espaço geográfico. Os problemas de efetividade, de como um indivíduo afeta os outros por meio de sua comunicação sonora não serão abordados no presente trabalho. Nesse capítulo, mudamos o foco do estudo da repartição acústica com base na interferência espectral, para um estudo mais amplo, que incorpore a repartição do espaço acústico em unidades discretas que formam o código. A discussão passa não só a incorporar as diversas formas de se codificar uma mensagem em forma de um nota, ou sinal sonoro (como duração de uma nota, taxas de repetição, modulações ou ainda timbre), mas ainda como o código em si pode sofrer interferência do ambiental, seja por ruídos, seja pela sua propagação no meio, seja por competição. Isso torna,

no nosso entendimento, a discussão muito mais rica, uma vez que a comunicação animal passa a ser o foco da discussão do espaço acústico, e o código a parte mais importante.

Como pode-se observar do exposto, assim como o espaço ecológico, o espaço acústico é multivariado, e pode ser representado como um volume em um hiperespaço formado pelas diversas variáveis que, em conjunto, formam o código de uma mensagem. Essas variáveis, por sua vez, podem sofrer as pressões seletivas de forma a aumentar a eficiência na comunicação. Uma vocalização pode ter o mesmo padrão de frequência, mas compor códigos diferentes por meio de taxas de emissão diferenciadas (Silva e Vielliard 1994, Marques *et al.* 2009). Ou poderia, em teoria, apresentar as mesmas taxas de emissão mas possuir frequências diferentes e assim apresentar códigos diferentes. Ou ainda um conjunto de diferenças, nos campos espectral ou temporal, pelas quais as vocalizações se diferenciem (Duellman 1978, Lüddecke *et al.* 2000, Sueur 2002). O uso de códigos similares em localidades diferentes, ou mesmo em períodos diferentes, não gera um problema semântico, e dessa forma a competição acústica só ocorre em simpatria, e com o uso simultâneo do espaço acústico por duas ou mais espécies. Assim, a incorporação do código na discussão inclui outras variáveis, sem excluir as discussões prévias de redução de mascaramento via redução das sobreposições temporais ou espectrais das vocalizações.

Fatores ambientais parecem atuar na modificação física dos sinais sonoros evolutivamente (Chappuis 1971, Morton 1975), assim como a filogenia que também apresenta um papel central nessa discussão (Morton 1975, Ryan e Brenowitz 1985, Tubaro e Mahler 1998). Os sistemas de comunicação sonora não surgiram da forma como encontramos hoje e, tal como todo processo biológico, estão sujeitos às pressões evolutivas e seleção natural (Vielliard 1997). Assim, duas espécies atuais e taxonomicamente próximas mantêm características acústicas em comum, dado que possuem o mesmo ancestral (Vielliard 1997, Vielliard e Silva 2009). Por outro lado, as modificações evolutivas de um sinal sonoro devem obedecer às regras de adaptabilidade, sendo selecionados de acordo com sua eficiência, e em função das pressões ambientais locais (Chappuis 1971, Morton 1975, Ryan e Brenowitz 1985, Tubaro e Mahler 1998, Seddon 2005, Vielliard e Silva 2009).

A morfologia do bico (Podos 1997) ou mesmo o tamanho corporal de uma espécie é determinante nas características vocais de uma espécie (Morton 1975, Ryan e Brenowitz 1985). Apesar de alguns estudos apresentarem uma relação linear entre o logaritmo do tamanho corporal

de uma espécie e a frequência sonora utilizada na sua comunicação (Ryan e Brenowitz 1985), estudos mais recentes criticam essa abordagem, apontando que pode inclusive prever frequências negativas (Fletcher 2004). Melhorando a abordagem, e por meio do uso de cálculo diferencial, Fletcher (2004) chega a uma relação de $f = k.m^{0.4}$ (onde f = frequência, k = constante, m = massa) caso a evolução aja maximizando intensidade do sinal sonoro, ou ainda uma relação $f = k.m^{0.27}$ caso a evolução aja maximizando a relação sinal ruído.

Os Psittacidae estão entre os grupos que apresentam vocalizações aprendidas (Jarvis *et al.* 2000). Historicamente a ontogenia comportamental é tida como divisível em dois grandes grupos: inato ou aprendido (Vielliard 2004). No entanto, essa dicotomia tem se mostrado inoperante diante de alguns casos biológicos. Estudando dois embereziídeos (*Melospiza melodia* e *Melospiza georgiana*), Marler (2004) evidencia que o isolamento durante o desenvolvimento gera grandes diferenças na estrutura vocal dessas espécies, o que de fato serve como evidência para uma vocalização aprendida. No entanto, ambas as espécies mantêm características vocais próprias e específicas, e mesmo quando o desenvolvimento vocal se dá em isolamento, tornando possível a diferenciação dessas espécies. Assim, mesmo que alguns aspectos do canto estejam de fato submetidos a aprendizagem, outros são inatos, de forma que mesmo em isolamento os indivíduos desenvolvem estruturas acústicas específicas. A ontogenia de cantos mediados pela aprendizagem pode ser avaliada como um “instinto para aprender”, e ainda que os indivíduos desenvolvam seu canto via aprendizado, o desenvolvimento é restrito a um código inato do canto específico no cérebro (Marler 2004, Silva e Vielliard 2010). Dessa forma, ainda que as vocalizações de psitacídeos sejam aprendidas, e mostrem variações individuais, populacionais e geográficas, elas poderiam manter características inatas, e espécies filogeneticamente próximas deveriam apresentar maiores similaridades entre si.

O objetivo desse capítulo é estudar a repartição do espaço acústico, via especificidade dos códigos do canto de voo das espécies de Psittacidae de Cerrado, buscando entender a especificidade desse tipo de canto, e ainda as consequências da proximidade filogenética na composição desses códigos, e assim a influência filogenética na sua repartição.

3.2 MÉTODOS

3.2.1 Obtenção de dados

Realizamos gravações de vocalizações de vôo de 10 espécies de Psittacidae do Cerrado. São elas: *Amazona Aestiva*, *Alipiopsitta xanthops*, *Ara ararauna*, *Aratinga aurea*, *A. leucophthalma*, *Brotogeris chiriri*, *Diopsittaca nobilis*, *Forpus xanthopterygius*, *Orthopsittaca manilata* e *Pionus maximiliani*. As gravações foram realizadas com o auxílio de um gravador Sony PCM-D50, uma parábola de 50 cm de diâmetro e 19cm de foco, acoplada em um microfone Shure Beta58a.

As gravações foram realizadas no Parque Nacional de Emas (GO), na fazenda São Miguel (Formosa, GO), Fazenda Nossa Senhora Aparecida (Monte Alegre, GO), Vicente Pirez (DF), Universidade de Brasília (DF) e na Universidade Estadual de Campinas (SP) (Figura 3.1). No total foram analisadas 450 registros sonoros gravados durante o estudo, além de uma gravação de *Orthopsittaca nobilis* obtida no Arquivo Sonoro Neotropical (Atualmente Fonoteca Neotropical Jacques Viellard, em homenagem a seu fundador), na Unicamp. Essa gravação foi realizada com uma parábola similar aquela utilizada no presente estudo (50 cm de diâmetro e 19cm de foco), de forma que diferenças sonoras advindas do equipamento devem ser mínimas. O tamanho da espécie foi obtido a partir dos dados apresentados por Sick (2001).

3.2.2 Descrição dos cantos de voo

Nessa seção buscamos a obtenção de uma descrição qualitativa e quantitativa básica das vocalizações de vôo das espécies estudadas. Utilizamos dados qualitativos como a presença de vocalizações duplas idênticas, notas duplas distintas, o tipo de modulação encontrada, presença de pulsos na descrição qualitativa. Utilizamos ainda uma análise quantitativa básica formada por seis variáveis: as frequências fundamentais máximas e mínimas, a duração da nota, a banda de frequência utilizada, a frequência dominante média, e o número de máximos locais na frequência. Sempre que possível medimos três vocalizações, de três gravações distintas, de duas localidades, totalizando 18 cantos de vôo por espécie. Ao final foi possível incorporar as variações entre e dentre indivíduos, bem como a variação populacional e geográfica. Buscamos obter uma descrição básica das vocalizações de vôo da espécie, utilizando os dados mais comuns em descrições vocais. Os sonogramas foram realizados com o auxílio do programa SoundRuler

(Gridi-Papp 2007). Realizamos ainda uma regressão e ajustes matemáticos para determinar se as características vocais se correlacionam ao tamanho e a massa das espécies.

3.2.3 A especificidade do canto de vôo e a partição do espaço acústico

O espaço acústico é multivariado. Isso porque uma mensagem pode ser codificada por uma gama de características dentre elas aspectos temporais, espectrais, de amplitude, ou mesmo de acordo com alguma relação entre cada uma dessas variáveis tal como modulações de frequência em função do tempo, ou ainda taxas de emissão. Com isso em mente, utilizamos uma abordagem multivariada para abordar o problema de como as espécies de Psittacidae dividem o espaço acústico no Cerrado.

Para realizar uma análise multivariada optamos pela realização de medidas de variáveis do canto de vôo, uma vez que seria o equivalente ao canto funcional (*sensu* Vielliard 1987), e assim apresentam o código específico (Vielliard 1994, de Araújo 2007). Dada a natureza multivariada do espaço acústico, escolhemos um número maior de variáveis que o realizado para a descrição das vocalizações. Além disso, foi necessária a seleção de variáveis cujas medidas pudessem ser realizadas de maneira homóloga entre as vocalizações de vôo das várias espécies, tal como duração (Figura 3.2; D), frequência fundamental inicial (Fini) e final (Ffin), frequência fundamental mínima (Fmin) e máxima (Fmax), instante da frequência fundamental mínima e máxima, frequência dominante média e ainda o número de máximos de frequência local (Setas).

Com essas variáveis realizamos uma análise de componentes principais. Caso a vocalização de vôo seja espécie-específica, tal como prevemos, esperamos encontrar uma separação espacial das vocalizações, de acordo com a espécie, na análise de componentes principais.

Uma vez que era esperada uma relação entre o tamanho corporal ou massa da espécie e suas características vocais (Marler 1975, Ryan e Brenowitz 1985, Fletcher 2004) realizamos uma regressão linear entre o logaritmo natural do tamanho corporal e as características vocais médias de cada espécie, tal como realizado em Ryan e Brenowitz (1985). Entretanto, como essas regressões lineares apresentam problemas (Fletcher 2004) realizamos ainda uma regressão não linear entre a massa e as características espectrais dos cantos seguindo os modelos apresentados em Fletcher (2004).

Realizamos ainda uma correlação cruzada (CCA), que vem sendo utilizada com sucesso em estudos de bioacústica (ex. Marques *et al.* 2010). A CCA pode servir como um ótimo complemento, uma vez que não prevê a escolha empírica de variáveis a serem medidas, e dessa forma independem de uma escolha por parte do pesquisador. Esse tipo de análise atribui um valor de similaridade máxima entre vocalizações diferentes, com a comparação ponto a ponto dos sonogramas via sobreposição. O resultado final é uma matriz de similaridade com as comparações das vocalizações duas a duas. A escala varia entre 0 e 1, onde 1 indica uma similaridade máxima, enquanto 0 a ausência de sobreposição, e assim o menor valor de similaridade possível. As análises foram realizadas com o auxílio do programa SoundRuler 9.6. Caso a especificidade das vocalizações, tal como prevista por Hercules Florence (Vielliard 1993) seja verdadeira, e o canto de voo seja o equivalente do canto funcional (*sensu* Vielliard 1987), esperamos que os índices de similaridade sejam maiores dentro da espécie do que entre as espécies. Testamos as similaridades dentro e entre espécies por meio do teste não-paramétrico de Mann-Whitney ($\alpha = 0.05$ para todos os testes).

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Descrição dos cantos de voo

Foi possível perceber peculiaridades nos cantos de voo de cada espécie (Tabela 3.1). Todas as regressões lineares entre as variáveis vocais e o tamanho corporal das espécies, foram significativas, exceto a frequência dominante (Tabela 3.2). De forma geral as variáveis espectrais diminuem com o logaritmo natural do tamanho da espécie, apresentando frequências menores (Figura 3.13), enquanto a duração da nota é proporcional ao logaritmo natural do tamanho, mostrando que espécies maiores a emitem vocalizações mais longas (Figura 3.14). As regressões não lineares sugeridas em Fletcher (2004) mostram um padrão onde a frequência dominante se ajusta a um modelo evolutivo de maximização da relação sinal ruído, enquanto as frequências fundamentais (máxima e mínima) se ajustam melhor a um modelo evolutivo de maximização da intensidade sonora (Figuras 3.15 a 3.17).

Uma descrição qualitativa das vocalizações de voo de cada espécie se encontra abaixo.

Amazona aestiva – A espécie apresenta um canto do voo, que a primeira vista, parece duplo, e formado com duas notas distintas. No entanto, tal como descrito por Fernandez-Juricic (1998), observamos que somente uma dessas notas tem a função de contato, denominada pelo autor como “Wa-wawawaw”. Essa indicação do autor foi corroborada no presente trabalho, e somente o “Wa-wawawaw”, aqui denominado simplesmente canto de voo, foi utilizada para efeitos de análise. Isso porque essa é a nota de contato, e dessa forma deve carregar o código específico da espécie. A segunda nota, o “Wak-wak”, também muito presente durante o voo, parece ter um contexto de alarme (Fernandez-Juricic 1998, presente trabalho) e dessa forma foi desprezada na análise. O canto de voo apresenta dois máximos de frequência em sua região central, obtidas com duas modulações rápidas ascendentes e descendentes (Figura 3.3). Observamos isso tanto em Formosa (GO) quanto em Monte Alegre (GO). A nota não apresenta pulsos, mas uma estrutura harmônica com distribuição de energia que segue até os harmônicos mais altos. A energia está distribuída entre o primeiro, segundo harmônico e sexto harmônico, dependendo da posição da nota. As descrições físicas do canto de voo da espécie se apresentam na Tabela 3.1.

Alipiopsitta xanthops – A espécie apresenta um canto de voo simples. A nota passa por uma modulação rápida ascendente e descendente no início, e uma segunda modulação, esta mais

lenta, na região central da nota (Figura 3.4). A nota não apresenta pulsos, mas uma estrutura harmônica bem definida, com a energia concentrada no segundo harmônico. As descrições físicas do canto de voo da espécie se apresentam na Tabela 3.1.

Ara ararauna – A espécie apresenta um canto de voo simples, com grande variação intraespecífica (Figura 3.5). Existem vocalizações extremamente curtas mas também vocalizações longas, que pode ser evidenciado pelo maior coeficiente de variação encontrado para duração dentre todas as espécies estudadas (Tabela 3.1). As vocalizações extremamente longas parecem estar associadas a um contexto de alarme, mas esse contexto é evidenciado explicitamente em conjunto com uma segunda nota, que parece ser emitida com um fluxo de ar reverso. Não foi possível determinar se de fato existe alguma modificação da mensagem com o aumento da duração da nota, mas a função de coordenação de voo e contato fica evidente, uma vez que foi comum observar respostas ao canto de voo por indivíduos pousados ou em ainda indivíduos em voo. A nota apresenta duas regiões distintas uma região inicial formada por pseudo-pulsos, que apesar de manter razoavelmente a estrutura harmônica, sofre interrupções periódicas dando a essa primeira parte um timbre gutural. A segunda parte por sua vez possui uma estrutura harmônica mais estável. Nessa região do canto a energia se encontra dispersa entre vários harmônicos, e mesmo harmônicos altos como o 11^o possuem uma grande quantidade de energia. Em geral a nota não sofre grandes modulações, uma lenta modulação inicial ascendente e ao final da nota uma modulação descendente amena. As descrições físicas do canto de voo da espécie se apresentam na Tabela 3.1.

Aratinga aurea – A espécie apresenta um canto de voo simples com estrutura de pseudo-pulsos, com interrupções cadenciadas (Figura 3.6). A nota pode ser dividida em duas partes, uma primeira com uma leve modulação ascendente e uma segunda com a presença de pseudo-pulsos. Esses pseudo-pulsos, no entanto, se apresentam mais estáveis, e com uma estrutura harmônica mantida, diferentemente de *Ara ararauna*. No geral, o canto sofre uma modulação leve ascendente e em seguida descendente de forma que os valores iniciais e finais da frequência fundamental são iguais. A nota apresenta uma estrutura harmônica não linear, com harmônicos surgindo e desaparecendo no meio da nota, fazendo com que a frequência fundamental sofra grande variação em pequenos intervalos de tempo. Uma vez que esse padrão pode ser observado em algumas espécies, e não utilizamos um valor alto de FFT (512), excluímos a possibilidade de ser um artefato do tipo banda lateral (*side-band artifact*, *Sensu* Vielliard 1993). A energia está

quase que ausente do primeiro harmônico, sendo concentrada no quarto harmônico. As descrições físicas do canto de voo da espécie se apresentam na Tabela 3.1.

Aratinga leucophthalma – A espécie apresenta um canto de voo simples, sem estrutura pulsada (Figura 3.7). A nota apresenta uma estrutura harmônica não-linear, com harmônicos surgindo e desaparecendo no meio da nota. Na parte central, a nota apresenta dois picos de frequência formados por uma modulação rápida ascendente e em seguida de uma modulação descendente. Existem regiões em que a nota apresenta modulações pequenas e rápidas, de forma que em alguns pontos o sonograma apresenta um aspecto ondulado. A energia se distribui entre o primeiro e quarto harmônico. As descrições físicas do canto de voo da espécie se apresentam na Tabela 3.1.

Brotogeris chiriri – A espécie apresenta um canto de voo simples, mas que pode ser confundido com uma estrutura dupla, uma vez que esse canto normalmente é acompanhado pela resposta do par (Figura 3.8). No entanto, sempre que as vocalizações de um único indivíduo foram gravadas, somente uma vocalização era encontrada. O canto de voo pode ser dividido em duas partes, uma primeira que consiste em uma leve modulação ascendente, e uma segunda que apresenta modulações rápidas mas terminando com uma modulação descendente, mas que apresenta frequência final levemente superior a frequência inicial da nota (Figura 3.8). As modulações encontradas na segunda parte são diversas, mesmo em vocalizações da mesma população, o que pode explicar o baixo valor de similaridade encontrado vis CCA, tal como abordado mais a frente. A energia se distribui no primeiro e segundo harmônico. As descrições físicas do canto de voo da espécie se apresentam na Tabela 3.1.

Diopsittaca nobilis – A espécie é a única que apresenta um canto de voo duplo uma vez que em voo a espécie sempre emite duas notas (Figura 3.9). Ao contrário de *Brotogeris chiriri*, onde observamos que indivíduos solitários emitiam somente uma nota, observamos que indivíduos solitários de *Diopsittaca nobilis* sempre emitiram duas notas. A nota não apresenta estrutura pulsada, e consiste em uma leve modulação ascendente seguida de uma descendente, de forma que a frequência final é muito próxima da inicial. Ela pode ser dividida em três partes, uma primeira que consiste na modulação ascendente sem modulações onduladas, uma segunda que consiste em modulações onduladas rápidas e curtas, mas que em geral apresentam uma mesma frequência, e ainda uma terceira parte, que consiste em uma modulação descendente. O primeiro

harmônico possui pouca energia, que se encontra distribuída entre o segundo, terceiro, quarto e quinto harmônicos. As descrições físicas do canto de voo da espécie se apresentam na Tabela 3.1.

Forpus xanthopterygius – O canto de voo desta espécie apresenta a modulação ascendente mais marcante, a frequência inicial e final apresentam grandes diferenças (3.10). A nota não possui uma modulação descendente na parte final, tal como pode ser observada em todas as outras espécies estudadas. Ela pode ser dividida em duas partes, uma modulação ascendente leve e constante na parte inicial da nota, e razoavelmente constante entre as notas, seguida da de uma parte de modulações mais intensas e menos previsíveis, que faz com que a forma do seu sonograma também varie bastante. Isso parece não influir de forma contundentemente no dados de descrição física, uma vez que os valores dos coeficientes de variação das variáveis físicas possuem a mesma ordem encontrada na maior parte das espécies. No entanto, esse fato pode contribuir para a espécie possuir o segundo menor valor de similaridade pelas análises de CCA, que descreveremos mais a frente. Algumas vocalizações apresentam harmônicos não-lineares, sumindo e reaparecendo ao longo do canto. Quanto a distribuição de energia entre os harmônicos, o primeiro e o segundo são os que apresentam a maior energia, e a dominância de frequência oscila entre um e outro em momentos diferentes da nota. As descrições físicas do canto de voo da espécie se apresentam na Tabela 3.1.

Orthopsittaca manilata – Essa espécie foi a menos avistada durante o estudo, e com isso foi a menos amostrada. As análises foram realizadas baseadas em somente 4 vocalizações realizadas em Formosa (GO) e Mato Grosso. Devido as características do canto, realizamos as análises com um tamanho de FFT de 256 e não 512, uma vez que uma FFT de 512 pontos gerou artefatos de bandas-laterais (*side-band artifact*, sensu Vielliard 1993). A vocalização pode ser dividida em duas partes, uma primeira região que apresenta pseudo-pulsos, e assim baixa resolução harmônica (Figura 3.11). E uma segunda com série harmônica bem definida e modulações amenas, com a energia bem distribuída ao longo do terceiro, quarto e quinto harmônicos. As descrições físicas do canto de voo da espécie se apresentam na Tabela 3.1.

Pionus maximiliani – O canto de voo desta espécie pode ser dividida em 3 partes. Uma primeira que apresenta harmônico fundamental baixo e série harmônica bem representada, uma segunda que apresenta uma modulação ascendente rápida, um platô, e uma descendente rápida, tal como apresentada em *Alipiopsitta xanthops*, e de forma dupla em *Amazona aestiva* (Figura 3.12). A terceira parte consiste em um som sem estrutura harmônica definida. Na primeira parte,

o harmônico fundamental apresenta uma baixa energia, não sendo possível sua visualização no sonograma, e a energia se encontra concentrada no segundo, terceiro, quarto e quinto harmônicos. Na segunda parte, o harmônico fundamental referente a primeira parte desaparece, e o fundamental passa a ser representado no que seria o segundo harmônico da primeira parte. Assim, na segunda parte o harmônico de maior energia é o primeiro. A terceira parte não apresenta estrutura harmônica bem definida, mas é possível observar que a energia se concentra na região entre 2-4 kHz. As descrições físicas do canto de voo da espécie se apresentam na Tabela 3.1.

3.3.2. A especificidade do canto de voo e a partição do espaço acústico

O primeiro componente do PCA sintetiza 56% da variação, o segundo 17% e o terceiro 12%. No total 85% da variação está representada nos três primeiros componentes do PCA. A análise de componentes principais (PCA) mostra a existência de uma pequena sobreposição entre as espécies *Aratinga aurea*, *A. leucophthalma*, *Orthopsittaca manilata* e *Diopsittaca nobilis* se utilizados somente os dois primeiros componentes (Figura 3.18). A separação dessas espécies se mostra parcialmente resolvida ao incorporarmos o terceiro componente (Figura 3.18). No entanto, de forma geral essas espécies permanecem muito próximas. O valor das coordenadas dos vetores para os três primeiros componentes se apresentam na figura 3.19.

A análise de similaridade realizada por meio da correlação cruzada corrobora a hipótese de separação específica dos cantos de voo dado que todas as similaridades intraespecíficas foram maiores que as interespecíficas. Os resultados estão apresentados na Tabela 3.3.

3.4 DISCUSSÃO

As vocalizações de voo de fato apresentam características distintas entre as espécies, e estruturas que de certa forma permanecem estáveis mesmo para vocalizações advindas de localidades diferentes, tal como observado para *Amazona aestiva*. Dessa forma Hércules Florence estava de fato correto em afirmar que as vocalizações são específicas, se levarmos em conta o canto funcional da espécie (*sensu* Vielliard 1987), ainda que levemos em conta a proximidade filogenética de todo o grupo, uma vez que os psitacídeos neotropicais são um grupo monofilético (Tavares *et al.* 2004).

Tal como esperado o código é repartido de forma multivariada. Por exemplo, mesmo levando-se em conta que existe uma grande sobreposição nas bandas de frequências utilizadas por *Aratinga leucophthalma* e *Alipiopsitta xanthops*, os cantos de voo podem ser diferenciados pelas demais variáveis, uma vez que a energia, por exemplo, é alocada de forma diferente no canto (1kHz mais aguda em *Aratinga leucophthalma*), levando a diferenças nas frequências dominantes, ou ainda diferenças no número de máximos dos cantos, quase o dobro em *Aratinga leucophthalma*. Assim, a utilização exclusiva de dados de sobreposição espectral e mascaramento, pode levar a conclusões errôneas, dado que as diferenças no código podem ser garantidas por outras variáveis que não a banda de frequência utilizada.

Mesmo as variáveis espectrais apresentam diferenças que não os máximos e mínimos das frequências fundamentais, que poderiam auxiliar na diferenciação do código entre as espécies de psitacídeos estudadas. Os resultados da correlação cruzada mostram que as modulações internas do canto de voo podem ser um componente importante na especificidade do código, uma vez que apresentam grandes diferenças na comparação inter e intraespecífica. A baixa sobreposição indica que as modulações internas diferem entre as espécies de forma suficiente a conferir a especificidade do código. É possível verificar diferenças de modulação nos sonogramas das espécies, mesmo aquelas que apresentam grande sobreposição de frequência, como *Aratinga leucophthalma* e *Alipiopsitta xanthops*. Espécies como *Amazona aestiva* apresentam modulações internas semelhantes independente de variações geográficas.

Por outro lado, algumas espécies apresentam variações intraespecíficas que não são contempladas nas medidas físicas (por exemplo nos máximos e mínimos das frequências fundamentais), mas são evidentes tanto por uma inspeção visual, como pela baixa similaridade resultante da análise de correlação cruzada (CCA). Essas espécies podem apresentar uma característica ainda pouco estudada no grupo, uma assinatura vocal que serviria para o

reconhecimento individual. Isso pode ser essencial dada a complexa estruturação da rede social desse grupo e de como o reconhecimento individual é importante para espécies sociais que se alimentam em grupo (Balsby e Adams 2011). Tal como descrita para *Forpus conspicillatus*, o canto de voo pode ser utilizado para o reconhecimento individual desde filhote, e seria mantido durante a vida adulta (Wanker *et al.* 1998). Dado que a vocalização de vôo é aprendida verticalmente com os pais, filhotes de *Forpus passerinus* apresentam uma assinatura vocal próxima a apresentada pelos pais (Berg *et al.* 2011). As variações vocais poderiam ainda ser utilizadas para informar o destinatário da mensagem, num processo similar a dar um nome (Wanker *et al.* 2005). A função de reconhecimento individual como uma forma de regular as interações sociais do grupo foi também recém descrita para *Aratinga canicularis* (Balsby e Adams 2011). Coincidentemente, as duas espécies em que esse tipo de processos são descritos (*Aratinga canicularis* e *Forpus conspicillatus*) são pertencentes a gêneros em que detectamos as menores similaridades intraespecíficas (via CCA), ainda que essa baixa similaridade não seja refletida nos coeficientes de variação encontrados para as medidas físicas de suas características vocais. Assim, é possível que a assinatura vocal seja um fator determinante na baixa similaridade encontrada para espécies tal como *Aratinga aurea*, *A. leucophthalma*, *Forpus xanthopterygius* e ainda em *Brotogeris chiriri*. Dessa forma acreditamos que seria prudente investigar a assinatura individual nessas espécies, incluindo-se o gênero *Brotogeris*, no qual nenhum estudo desse tipo foi realizado. Vale salientar que esse tipo de variação não parece afetar o código da espécie, uma vez que a especificidade do canto é mantida.

A *Ara ararauna* no entanto, apresenta um tipo de variação vocal que parece ser de natureza distinta. O coeficiente de variação no seu canto de vôo é alto, especialmente para a duração da nota e número de máximos locais. É possível que essa variação esteja associada a alguma informação, cuja determinação não foi possível no presente estudo. O coeficiente de variação dessa espécie é alto, assim como a similaridade via CCA, padrão inverso do encontrado em espécies que parecem apresentar assinatura vocal. Essa variação vocal de fato é intrigante, e foi detectada também em *Anodorhynchus hyacinthinus*, o que inviabilizou a tentativa de individualização de seu canto (Ueno 2007). De toda forma o canto é específico.

Outro dado interessante que pode ser observado nesse tipo de análise qualitativa, é a semelhança entre os sonogramas. As vocalizações apresentam semelhanças entre grupos próximos como *Amazona aestiva*, *Pionus maximiliani* e *Alipiopsitta xanthops*. Ao mesmo tempo que apresentam estruturas que contêm informações da espécie que tornou possível, por exemplo,

a separação dessas espécies, e a classificação taxonômica correta (Vielliard 1994). Isso é especialmente interessante se considerarmos que psitacídeos apresentam vocalizações aprendidas (Jarvis *et al.* 2000) e corrobora com a teoria do “instinto de aprender” (*sensu* Marler 2004), onde mesmo estruturas aprendidas mantêm características inatas. A análise multivariada das variáveis não só demonstra a especificidade das vocalizações, mas indica a manutenção de características ancestrais na vocalização. Ainda que a análise de componentes principais (PCA) tenha obtido sucesso na separação das vocalizações do grupo, similaridades filogenéticas estão presentes, dada a proximidade espacial entre espécies aparentadas. De fato, restrições filogenéticas são esperadas na evolução de sinais acústicos (Morton 1975, Ryan e Brenowitz 1985, Tubaro e Mahler 1998), e uma vez que a espécie apresenta vocalizações aprendidas, esse fato corrobora a hipótese de “instinto de aprender” (Marler 2004), onde mesmo vocalizações aprendidas apresentam características inatas, e dessa forma a dicotomia entre inato e aprendido não é sempre funcional e antagônico, sendo, ao contrário, complementar (Ridley 2003).

Quando analisamos o comportamento das variáveis em relação à separação das espécies, notamos que existe alguma correlação entre as medidas de frequência, e que estas estão especialmente relacionadas negativamente com o componente principal 1. As espécies que apresentaram os maiores valores de frequência e menores durações de nota foram *Forpus xanthopterygius* e *Brotogeris chiriri*. *Ara ararauna* por outro lado, apresentou os menores valores de frequência e maiores durações dentre todas as espécies. Ainda que o tamanho corporal possa explicar em parte esse padrão, os coeficientes de determinação não explicam toda a variação encontrada. De fato o tamanho corporal das espécies (que por sua vez deve possuir uma grande influência filogenética) tem uma forte relação com a frequência (Ryan e Brenowitz 1985, Tubaro e Mahler 1998), de forma que a partição de nicho acústico parece ser em grande parte reflexo de uma variação morfológica no tamanho. No entanto outras variáveis que não o tamanho parecem influenciar as características vocais dessas espécies, especialmente se considerarmos que mesmo espécies de tamanho parecido apresentam características vocais distintas.

A especificidade do canto foi corroborada ainda pela análise de correlação cruzada (CCA), uma vez que todas as espécies apresentaram similaridades internas maiores que aquelas entre espécies diferentes. Os resultados foram contundentes, uma vez que todas as espécies apresentaram diferenças altamente significativas. Como esse tipo de análise independe da seleção de parâmetros arbitrários por parte do pesquisador, é um resultado livre de tendências, o que o torna mais incisivo.

De forma geral forças evolutivas distintas parecem agir sobre o canto de vôo das espécies estudadas (Ryan e Brenowitz 1985). Chappuis (1971) e Marler (1975) já haviam aventado a importância da propagação do som no ambiente na evolução de características vocais. Mais tarde evidenciou-se a importância da filogenia e tamanho corporal como aspectos restritivos à evolução (Ryan e Brenowitz 1985, Tubaro e Mahler 1998), e ainda do papel do ruído de fundo na evolução dos cantos (Ryan e Brenowitz 1985). Incluímos uma outra força evolutiva, a especificidade do canto, que por sua vez deve agir de duas formas. Em dado momento a especificidade do canto age como pressão estabilizadora, de modo a garantir o reconhecimento específico, através da manutenção das características vocais. Por outro lado, durante uma especiação, uma pressão disruptiva deve ocorrer, de forma a garantir a singularidade da nota, e assim o reconhecimento específico entre espécies diferentes. Dessa forma, acreditamos que durante a especiação as notas sofram uma pressão disruptiva que dura até que a singularidade da nota esteja garantida, quando então uma pressão estabilizadora se estabelece, de forma a manter a informação específica. Esse padrão parece explicar o que encontramos, dado que as espécies apresentam vocalização singulares e ao mesmo tempo mantêm características filogenéticas.

A análise da relação não-linear entre a massa corporal e as frequências do canto de voo das espécies mostra um padrão interessante. Fletcher (2004) propõe um modelo realizado a partir de diversas variáveis. Por meio do uso de cálculo diferencial da equação encontrada, ele obtém os máximos, ou em função da maximização da intensidade do sinal, ou da relação sinal ruído. Isto é, caso a evolução aja maximizando a intensidade do sinal, ele encontra uma relação $f = k.M^{-0.4}$, onde k é uma constante, f é a frequência, e M a massa. Uma segunda possibilidade seria que a evolução aja no sentido de maximizar a relação sinal ruído, e nesse caso Fletcher (2004) encontra uma relação $f = k.M^{0.27}$. (Fletcher 2004, pagina 2337 secção d). Quando utilizamos a frequência dominante, o modelo se aproxima de ($f = k.M^{-0.27}$), enquanto, ao utilizarmos as frequências fundamentais (ainda que a fundamental máxima tenha um coeficiente de determinação baixo) os modelos se aproximam muito de ($f = k.M^{-0.4}$). Esse resultado indica que forças evolutivas agiram de forma distinta entre as duas medidas de frequência. Sobre a frequência fundamental a seleção natural parece maximizar a intensidade ($f = k.M^{-0.4}$), enquanto que a seleção natural atua maximizando a relação sinal ruído na frequência dominante e com isso se aproxima ($f = k.M^{0.27}$). A frequência fundamental tem relação muito próxima à morfologia da siringe, dado que é nela que o som se origina (Nottebohm 1970), enquanto a frequência dominante tem uma relação muito próxima às cavidades de ressonância, dado que é nessas cavidades que as frequências são

realçadas ou atenuadas (Riede *et al.* 2006). Assim, nossos dados indicam que a evolução age de forma distinta nessas duas estruturas.

3.5 CONCLUSÃO

Todas as espécies aqui analisadas são simpátricas e possuem sobreposição temporal o que de fato poderia gerar alguma interferência e assim ao problema semântico de Weaver (1949). No entanto, nossos dados indicam que a comunicação acústica das espécies analisadas é específica, e que cada espécie apresenta singularidades vocais suficientes para o reconhecimento específico. Se considerássemos somente a sobreposição de frequências poderíamos ser levados a uma conclusão errônea de que, devido a uma alta sobreposição nas bandas de frequências utilizadas por algumas espécies, estas não estariam repartindo o nicho acústico de forma eficiente. Entretanto, ao incorporarmos o código como um conceito central na discussão, observamos que outras variáveis, tal como as modulações internas (que independem das frequências fundamentais máximas e mínimas) ou número de máximos locais podem conferir a especificidade do código a cada uma das espécies analisadas.

No entanto, ainda que específicas, as vocalizações apresentam similaridades providas da ancestralidade, e a filogenia parece ter um papel central nas características vocais, dado que espécies filogeneticamente próximas apresentam características vocais igualmente próximas. Esse padrão indica que vocalizações aprendidas de fato possuem restrições inatas de aprendizagem, o que explica o forte padrão filogenético apresentado nesse grupo de vocalizações aprendidas. Características vocais vem sendo utilizadas na reconstrução de árvores filogenéticas, mas poucos trabalhos relataram esse tipo de fenômeno em espécies de canto aprendido.

Levando-se em conta a proposta de especificidade vocal de Florence, e ainda a manutenção de características ancestrais em variáveis bioacústicas, o trabalho nos leva a concluir que forças evolutivas distintas devem agir sobre o canto de vôo das espécies. Durante a especiação forças evolutivas devem agir sobre o código de forma a manter sua singularidade, e assim de forma disruptiva quando da especiação. A vocalização é tida como um mecanismo de isolamento reprodutivo, e isso só é possível com uma pressão disruptiva que garanta a especificidade do canto. Uma vez que a especificidade seja garantida, as forças evolutivas agem de forma diferenciada entre as estruturas de produção e ressonâncias dos sons. Os resultados das regressões não-lineares de Flecher (2004) sugerem que essas forças agem de forma a maximizar a intensidade nas estruturas de produção (frequência fundamental), e maximizando a relação sinal ruído nas estruturas de ressonância (frequência dominante), passando essas forças a agir como uma resposta à eficiência da comunicação, e de acordo com o ambiente a que as espécies estão inseridas, tal como proposto inicialmente por Chappuis (1971).

3.6. BIBLIOGRAFIA

- Balsby, T. J. S., e Adams, D. M. 2011. Vocal similarity and familiarity determine response to potential flockmates in orange-fronted conures (Psittacidae). *Animal Behaviour* 81: 983-991.
- Backus, J. 1977. *The Acoustical Foundations of Music, Musical sounds: its properties, production, behavior, and reproduction*. W. W. Norton & Company: Nova Iorque, EUA.
- Berg, K. S., Delgado, S., Cortopassi, K. A., Beissinger, S. R. e Bradbury, J. W. 2011. Vertical transmission of learned signatures in a wild parrot. *Proceeding of the Royal Society B*. Acessado em julho de 2011 < <http://rspb.royalsocietypublishing.org/>>.
- Chappuis, C. 1971 Un exemple de l'influence du milieu sur les emissions vocales des oiseaux: l'evolution des chants en foret equatoriale. *Terre Vie* 118: 183-202.
- De Araújo, C. B. 2007. Comportamento alimentar e a comunicação sonora do papagaio-galego, *Alipiopsitta xanthops* (Spix) 1824, em fragmentos de cerrado do Distrito Federal e Goiás. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas: Campinas, Brasil.
- De Marco, C. S. 2002. *Elementos de acústica Arquitetônica*. Livros estúdio Nobel LTDA: São Paulo.
- Duellman W. E. 1978. The biology of an equatorial herpeto-fauna in Amazonian Ecuador. *University of Kansas Museum of Natural History Miscellaneous Publications* 65: 1-352.
- Fernandez-Juricic, E., Martella, M. B. e Alvarez, E. V. 1998a. Vocalizations of Blue-crowned Conures (*Aratinga acuticaudata*) in the Chancaní reserve, Córdoba, Argentina. *Ornitologia Neotropical* 9: 31-40.
- Fernandez-Juricic, E., Martella, M. B. e Alvarez, E. V. 1998b. Vocalizations of the Blue-fronted Amazon (*Amazona aestiva*) in the Chancaní reserve, Cordoba, Argentina. *Wilson Bulletin* 110: 352-361.
- Fernandez-Juricic, E. e Martella, M. B. 2000. Guttural calls of Blue-fronted Amazons: structure, context, and their possible role in short range communication. *Wilson Bulletin* 112(1): 35-43.
- Ficken, R. W., Ficken, M. S. e Hailman, J. P. 1974. Temporal pattern shifts to avoid acoustic interference in singing birds. *Science* 183: 762-763.

- Fletcher, N. H. 2004. A simple frequency-scaling rule for animal communication. *Journal of the Acoustical Society of America* 115: 2334-2338.
- Griddi-Papp, M e Griddi-Papp, O. 2006. *Sound Ruler Acoustical Analysis*. Software. <http://soundruler.sf.net>. Acessado em 15/03/2007.
- Haddad, C. F. B. 1991. *Ecologia reprodutiva de uma comunidade de anfíbios Anuros na serra do Japi, sudeste do Brasil*. Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas: Campinas.
- Jarvis, E. D., Ribeiro, S., Silva, M. L., Ventura, D., Vielliard, J. e Mello, C. V. 2000. Behaviorally driven gene expression reveals song nuclei in hummingbird brain. *Nature* 406: 628-632.
- Luddecke, H, Amézquita, A., Bernal, X., e Guzmán, F. 2000. Partitioning of vocal activity in a Neotropical highland-frog community. *Studies on Neotropical Fauna & Environment* 35: 185–194.
- Marques, P. A. M., Vicente, L. e Marquez, R. 2009. Nestling begging call structure and bout variation honesty signal need but not condition in Spanish Sparrows. *Zoological Studies* 48: 587-595.
- Marler, P. 2004. Innateness and the instinct to learn. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 76: 189-200.
- Morton, E. S. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *American Naturalist* 109: 17–34.
- Moura, L. N. 2007. *Comportamento do Papagaio-do-mangue Amazona amazonica: gregarismo, ciclos nictemerais e comunicação sonora*. Dissertação de Mestrado, UFPA: Belém.
- Nottebohm, F. 1970. Ontogeny of Bird Song. *Science* 167: 950-956.
- Pijanowski, B. C., Villanueva-Rivera, L. J., Dumyahn, S. L., Farina, A, Krause, B. L. Napoletano, B. M., Cage, S. H. E Pieretti, N. 2011. Soundscape ecology: The science of sound in the landscape. *Bioscience* 61: 203-216.
- Podos J. 1997. A performance constraint on the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (Passeriformes: Emberizidae). *Evolution* 51: 537–551.

- Riede, T., Suthers, R. A., Fletcher, N. H. e Blevins, W. E. 2006. Songbirds tune their vocal tract to the fundamental frequency of their song. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103: 5543–5548.
- Rossa-Feres, D. C., e Jim, J. 2001. Similaridade do sítio de vocalização em uma comunidade de anfíbios anuros na região noroeste do Estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 18: 439-454.
- Ryan, M. J. e Brenowitz, E. A. 1985. The role of body size, phylogeny, and ambient noise in the evolution of bird song. *Am. Nat.* 126, 87–100.
- Sabatinelli, R. 2010. No estúdio: Caetano Veloso. *Audio Música e Tecnologia* 210: 67.
- Seddon, N. 2005. Ecological adaptation and species recognition drives vocal evolution in neotropical suboscine birds. *Evolution* 59: 200–215.
- Silva, M. L. e Vieliard, J. M. E. 1994. Análise da comunicação sonora de *Turdus rufiventris* (Aves, Turdidae) de diferentes populações da cidade de São Paulo. *Anais da IX Reunião Anual da federação de Sociedades de Biologia Experimental*: Caxambu.
- Silva, R. A., Martins, I. A. e Rossa-Feres, D. C. 2008. Bioacústica e sítio de vocalização em taxocenoses de anuros de área aberta no noroeste paulista. *Biota Neotropica* 8: 123-134.
- Sueur, J. 2002. Cicada acoustic communication: potential sound partitioning in a multispecies community from Mexico (Hemiptera: Cicadomorpha: Cicadidae) *Biological Journal of the Linnean Society* 75: 379–394.
- Tavares, E. S., Yamashita, C. e Myiaki, C. Y. 2004. Phylogenetic relationships among some Neotropical parrot genera (Psittacidae) based on mitochondrial sequences. *The Auk* 121: 230–242.
- Tubaro, P. L. e Mahler, B. 1998. Acoustic Frequencies and Body Mass in New World Doves *The Condor* 100: 54-61.
- Ueno, F. 2007. *Estudo da variação no grito de alerta da Arara- azul-grande Anodorhynchus hyacinthinus*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Artes, Universidade Estadual de Campinas: Campinas.

- Vielliard, J. M. E. 1987. O Uso da bioacústica na observação de aves. *Anais de II ENAVE* 98-121.
- Vielliard, J. M. E. 1993a. *A zoofonia de Hercules Florence*. Editora Universitária da Universidade Federal do Mato Grosso: Cuiabá, Brasil.
- Vielliard, J. M. E. 1993b. Side-bands artifact and digital sound processing. *Bioacoustics* 5: 159-162.
- Vielliard, J. M. E. 1997. O uso de caracteres bioacústicos para avaliações filogenéticas em aves. *Anais de Etologia* 15: 93-107.
- Vielliard, J. M. E. 2004. A diversidade de sinais e sistemas de comunicação sonora na fauna brasileira. *Seminário Música Ciência Tecnologia: Acústica Musical* 1: 145-152.
- Vielliard, J. M. E. e M. L. Silva. 2009. *A Bioacústica como ferramenta de pesquisa em Comportamento animal*. pp. 141-156 In: Assis, G., Brito, R. e Martin, W. L. (Org.). Estudos do Comportamento II. Belém: Editora da UFPA.
- Vielliard, J. M. E. e M. L., Silva. 2010. *Bioacústica: Bases teóricas e regras práticas de uso em ornitologia*. In: Von Matter, S., Straube, F., Accordi, I., Piacentini, V. e Cândido-Jr, J. F. (eds). Ornitologia e conservação: Ciência aplicada, técnicas de pesquisa e levantamento. Editora Technical Books: Rio de Janeiro.
- Wanker, R., Apcin, J., Jennerjahn, B. e Waibel, B. 1998. Discrimination of different social companions in spectacled parrotlets (*Forpus conspicillatus*): evidence for individual vocal recognition. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 43: 197-202.
- Wanker, R., Sugama, Y., e Prinage, S. 2005. Vocal labelling of family members in spectacled parrotlets, *Forpus conspicillatus*. *Animal Behaviour* 70: 111-118.
- Weaver, W. 1949. Some Recent Contributions to the Mathematical Theory of Communication. In: *The Mathematical Theory of Communication*, Shannon, C. and Weaver, W. (Eds). University of Illinois Press: EUA.
- Wright, T. F. 1996. Regional dialects in the contact call of a parrot. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 263(1372), 867-872.

FIGURAS CAPÍTULO 3:



Figura 3.1. Localidades de gravação: (1) Universidade Estadual de Campinas; (2) Parque Nacional de Emas; (3) Universidade de Brasília; (4) Fazenda São Miguel; (5) Fazenda Nossa Senhora Aparecida; (6) Vicente Pirez (DF).

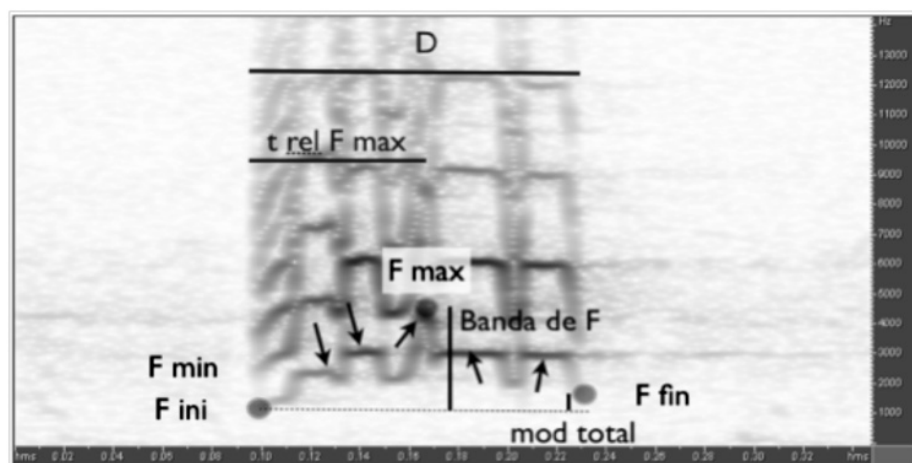


Figura 3.2. Medidas homólogas utilizadas na descrição dos cantos de vôo das espécies de psitacídeos estudadas.

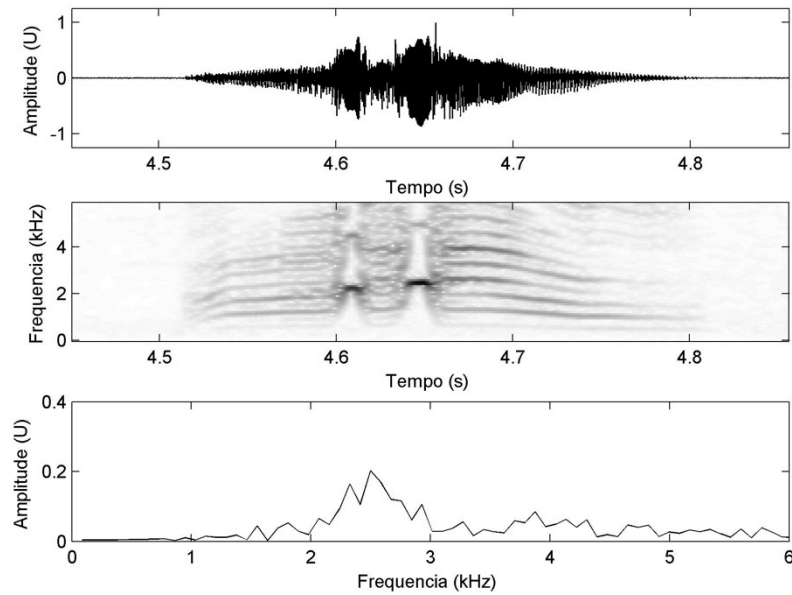


Figura 3.3. O canto de vôo de *Amazona aestiva* em Formosa do Goiás. No topo o oscilograma, no meio o sonograma, e abaixo o espectro de potência realizado a partir da vocalização como um todo.

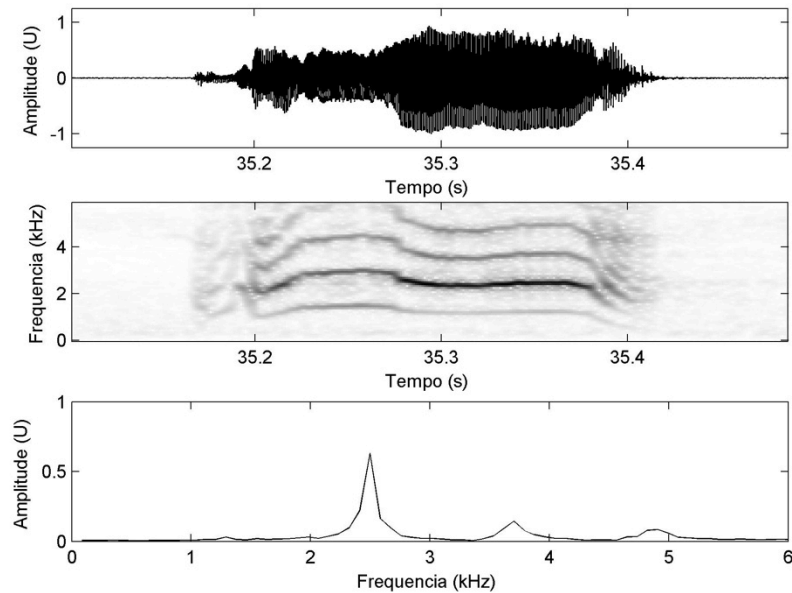


Figura 3.4. O canto de vôo de *Alipiopsitta xanthops* em Vicente Pirez, DF. No topo o oscilograma, no meio o sonograma, e abaixo o espectro de potência realizado a partir da vocalização como um todo.

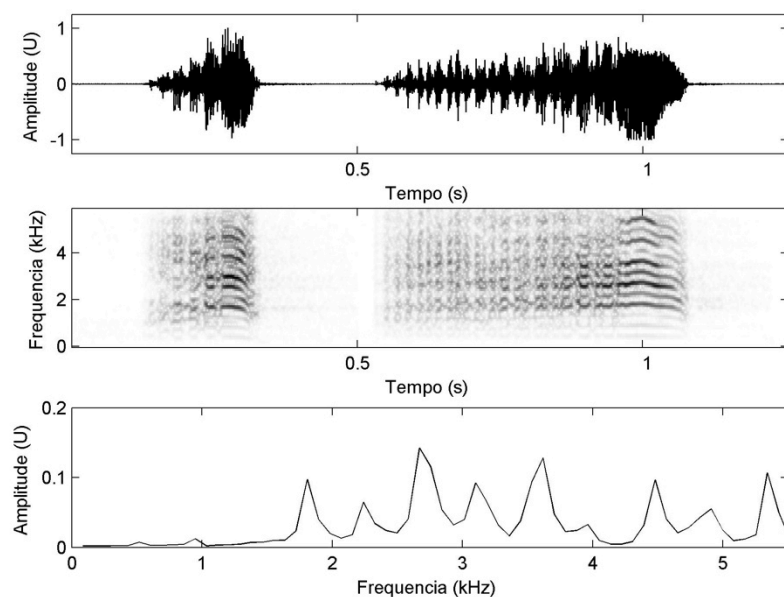


Figura 3.5. O canto de vôo de *Ara ararauna* em Formosa, GO. No topo o oscilograma, no meio o sonograma, e abaixo o espectro de potência realizado a partir da vocalização como um todo. A esquerda um exemplo de canto de vôo curto e a direita um exemplo de canto de vôo longo da espécie.

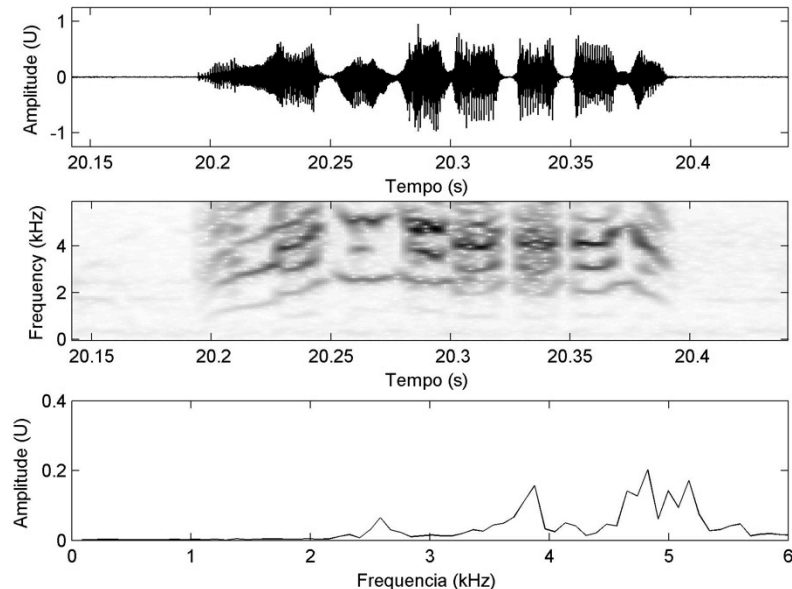


Figura 3.6. O canto de vôo de *Aratinga aurea* em Formosa, GO. No topo o oscilograma, no meio o sonograma, e abaixo o espectro de potência realizado a partir da vocalização como um todo.

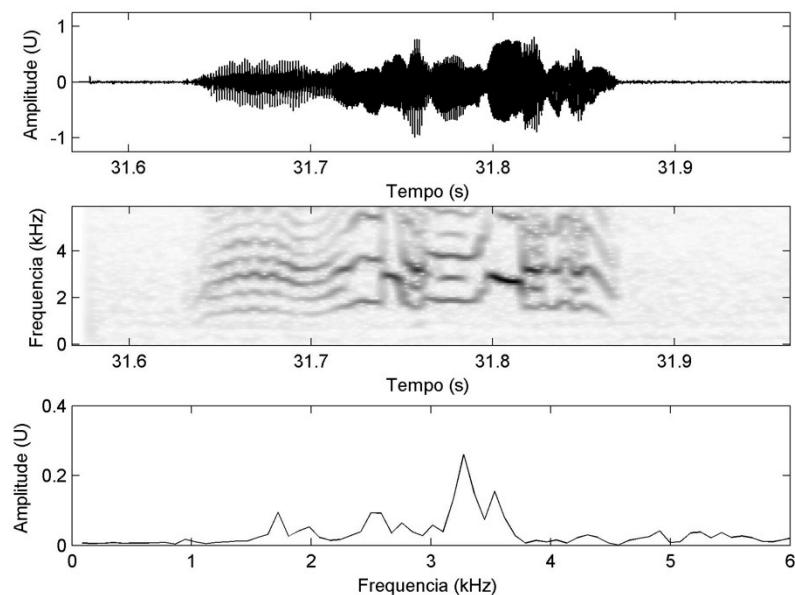


Figura 3.7. O canto de vôo de *Aratinga leucophthalma* em Formosa, GO. No topo o oscilograma, no meio o sonograma, e abaixo o espectro de potência realizado a partir da vocalização como um todo.

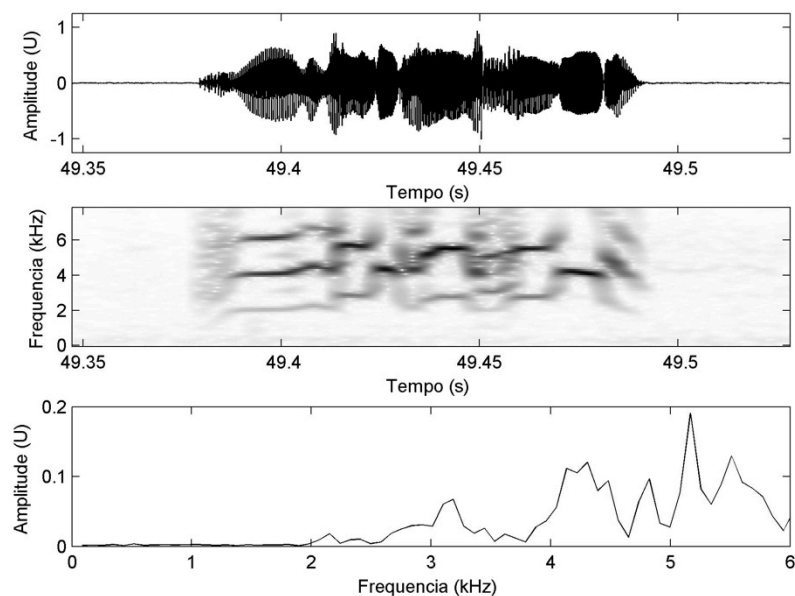


Figura 3.8. O canto de vôo de *Brotogeris chiriri* em Formosa, GO. No topo o oscilograma, no meio o sonograma, e abaixo o espectro de potência realizado a partir da vocalização como um todo.

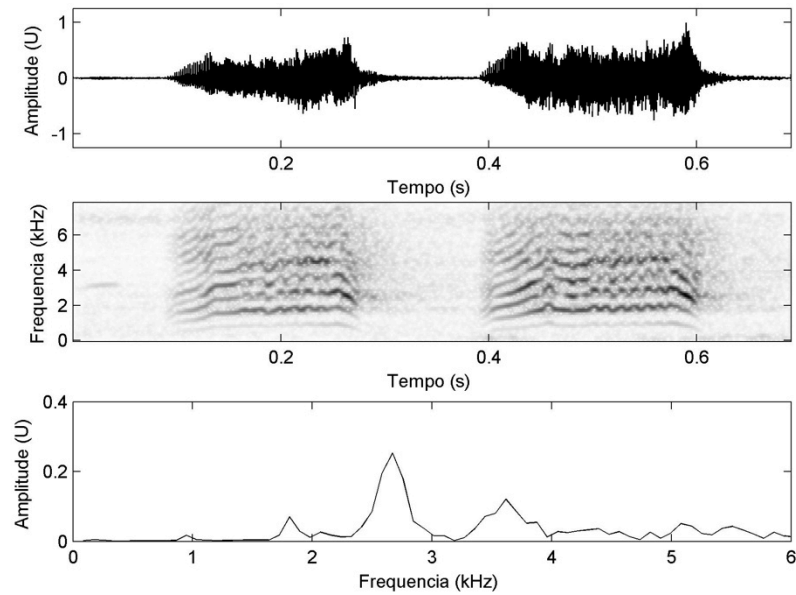


Figura 3.9. O canto de vôo de *Diopsittaca nobilis* em Formosa, GO, composto pelas duas notas. No topo o oscilograma, no meio o sonograma, e abaixo o espectro de potência realizado a partir da vocalização como um todo.

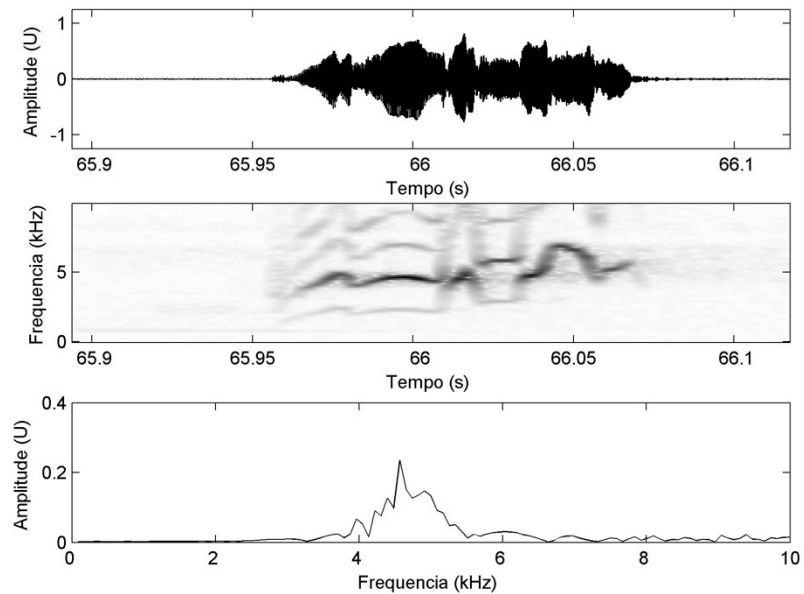


Figura 3.10. O canto de vôo de *Forpus xanthopterygius* em Brasília, DF. No topo o oscilograma, no meio o sonograma, e abaixo o espectro de potência realizado a partir da vocalização como um todo.

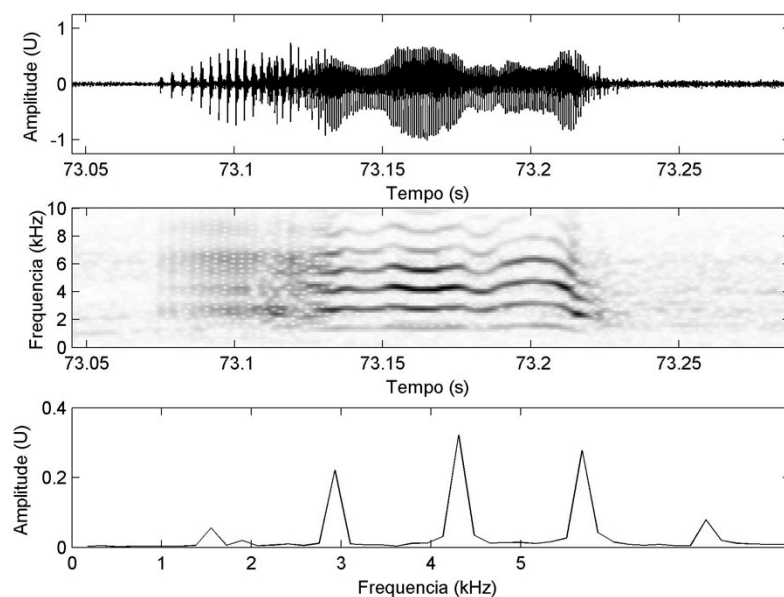


Figura 3.11. O canto de vôo de *Orthopsittaca manilata* em Formosa, GO. No topo o oscilograma, no meio o sonograma, e abaixo o espectro de potência realizado a partir da vocalização como um todo.

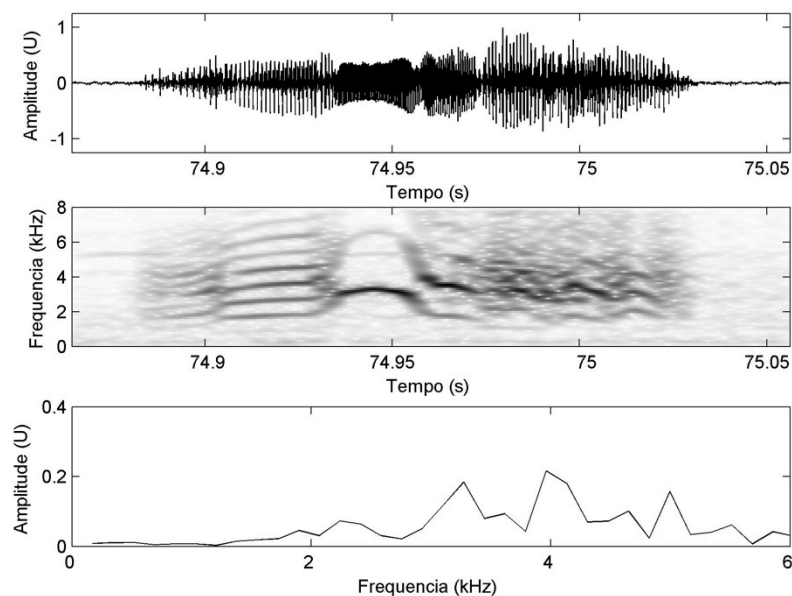


Figura 3.12. O canto de vôo de *Pionus maximiliani* em Formosa, GO. No topo o oscilograma, no meio o sonograma, e abaixo o espectro de potência realizado a partir da vocalização como um todo.

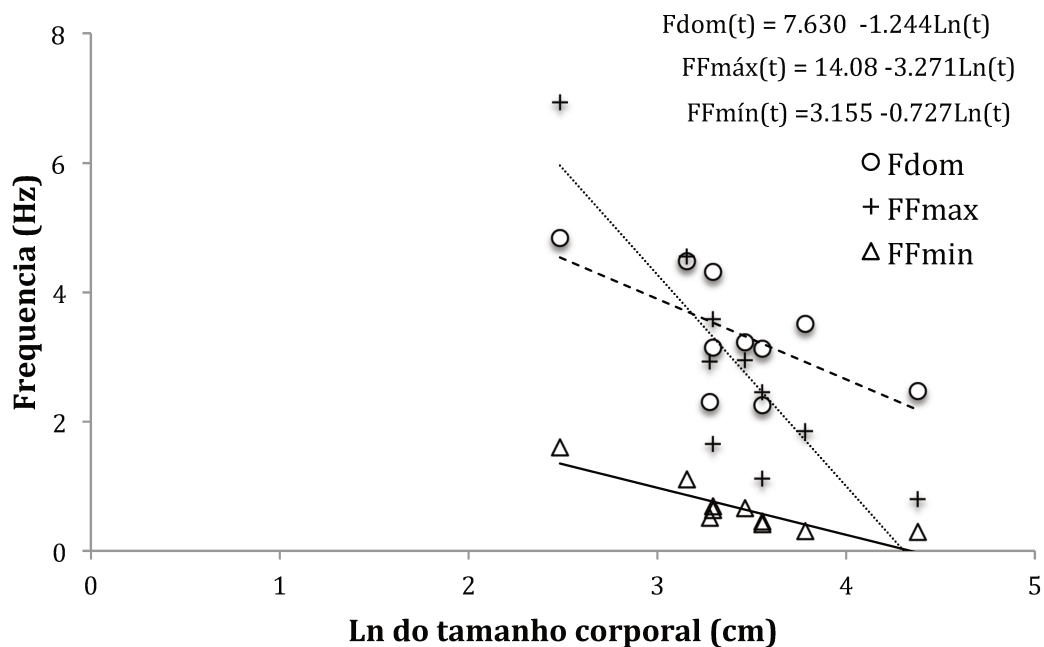


Figura 3.13. Regressão linear entre as características espectrais do canto de vôo das espécies e o logaritmo natural de seu tamanho. FF mín – frequência fundamental mínima; FF máx – frequência fundamental máxima; Banda – Banda da frequência fundamental; F dom – frequência dominante.

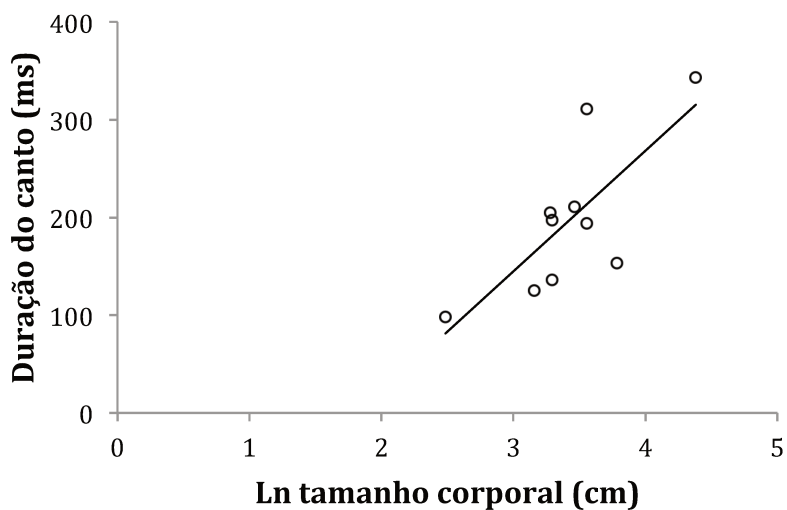


Figura 3.14. Regressão linear entre a duração do canto de voo das espécies e o logaritmo natural de seu tamanho.

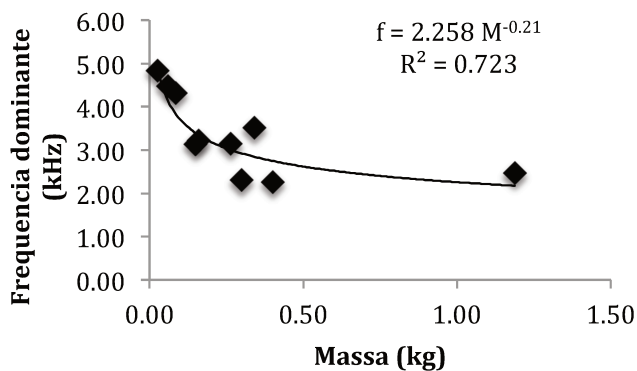


Figura 3.15. Regressão da frequência dominante do canto de vôo em relação à massa do papagaio.

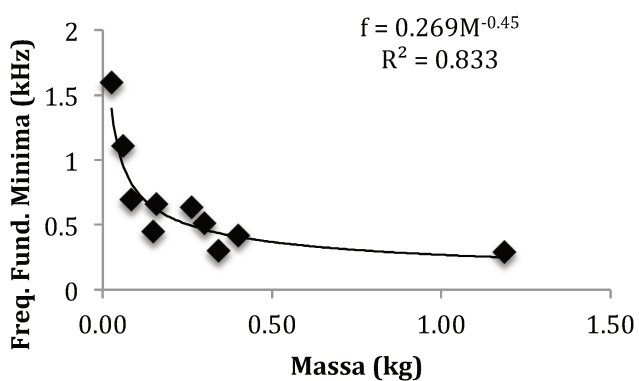


Figura 3.16. Regressão da frequência fundamental mínima do canto de vôo em relação à massa do papagaio.

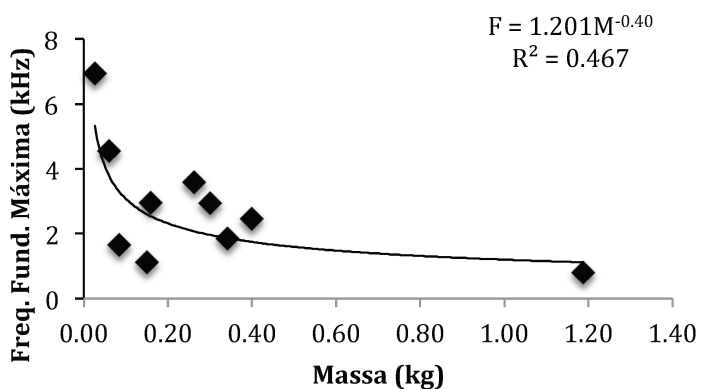
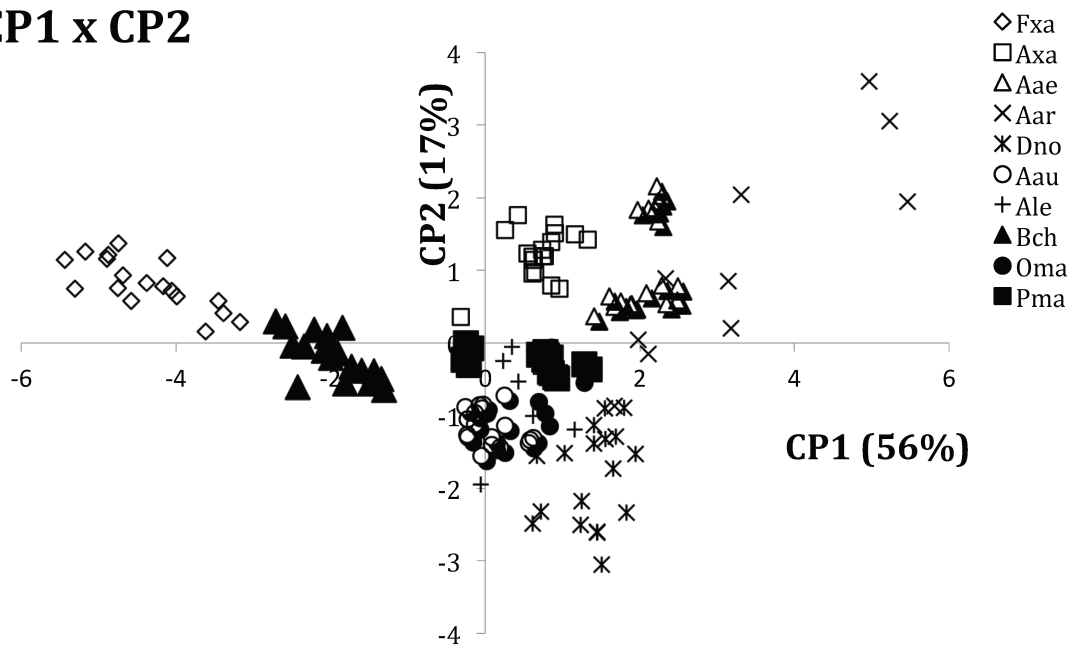


Figura 3.17. Regressão da frequência fundamental máxima do canto de voo em relação à massa do papagaio.

CP1 x CP2



CP1 x CP3

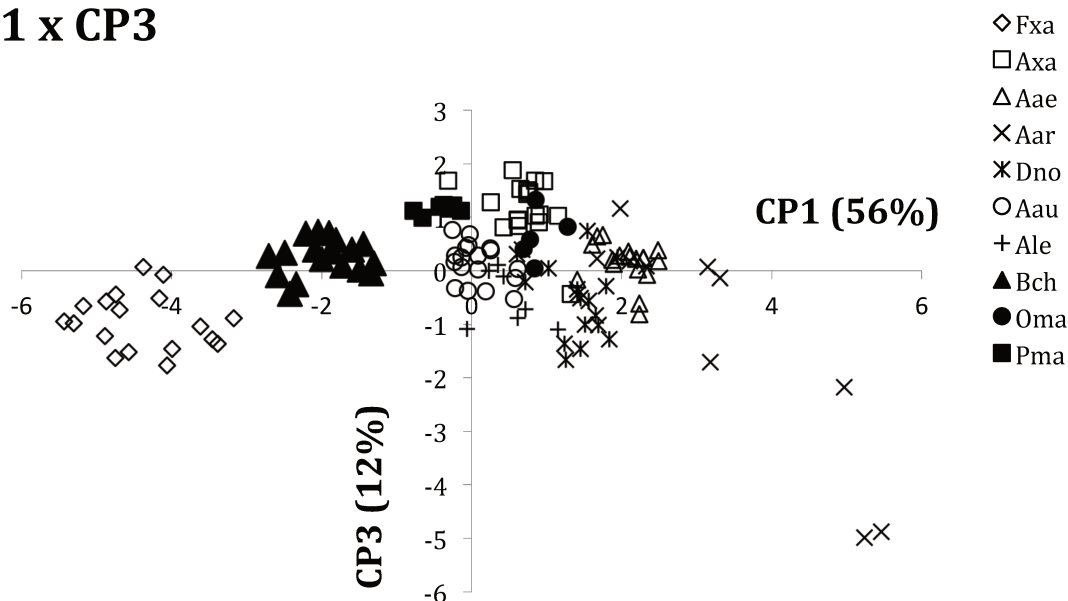


Figura 3.18. Análise de Componentes Principais (PCA) das espécies. Acima o primeiro componente em função do segundo componente, e abaixo o primeiro componente em função o terceiro. Aae - *Amazona aestiva*; Aar - *Ara ararauna*; Aau - *Aratinga aurea*; Ale - *Aratinga leucophthalma*; Axa - *Alipiopsitta xanthops*; Bch - *Brotogeris chiriri*; Dno - *Diopsittaca nobilis*; Fxa - *Forpus xanthopterygius*; Oma - *Orthopsittaca manilata*; Pma - *Pionus maximiliani*.

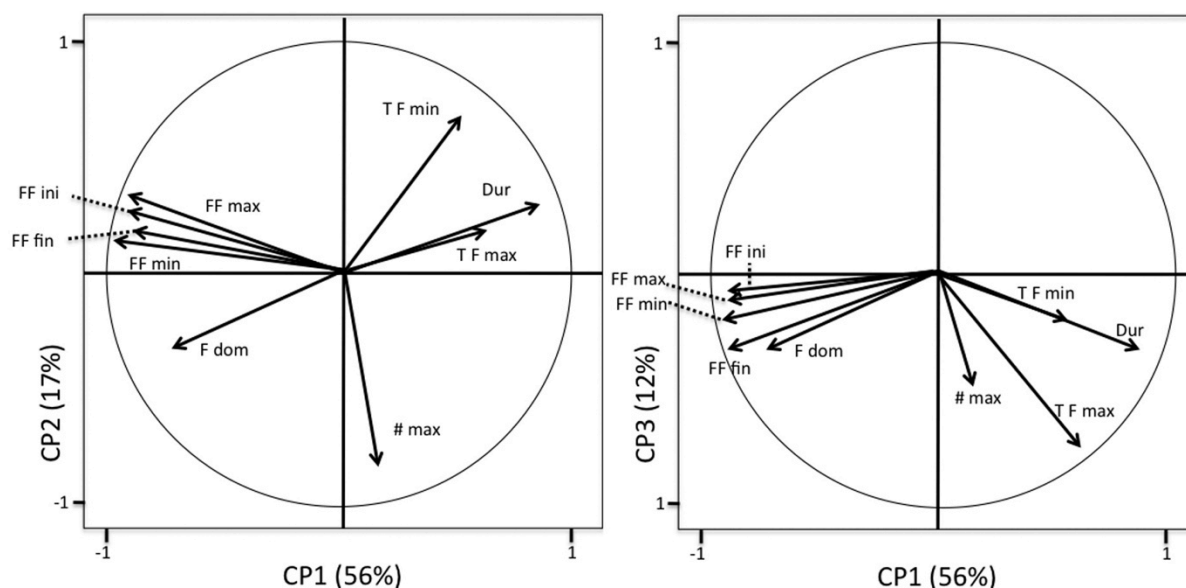


Figura 3.19. Projeção dos vetores variáveis no componentes principais. A esquerda CP1 x CP2, e a direita CP1 x CP3. Legenda: FF min – frequência fundamental mínima; FF Max frequência fundamental máxima; FF ini - frequência fundamental inicial; FF fin - frequência fundamental final; F dom – frequência dominante; # Max – Numero de máximos locais; Dur - Duração; T F max – tempo da frequência fundamental máxima; T F min – tempo da frequência fundamental mínima.

ELAS CAPÍTULO 3:

a 3.1. Descrição física das variáveis do canto de vôo das 10 espécies de Psittacidae estudadas. Os dados estão apresentados (coeficiente de variação). Aae - *Amazona aestiva*; Aar - *Ara ararauna*; Aau - *Aratinga aurea*; Ale – *Aratinga leucophtha*; Alpi - *Alipiopsitta xanthops*; Bch - *Brotogeris chiriri*; Dno - *Diopsittaca nobilis*; Fxa - *Forpus xanthopterygius*; Oma - *Orthops* *ata*; Pma - *Pionus maximiliani*. Loc. – numero de localidades; n – número de vocalizações; FF min – frequência fundamta; FF máx – frequência fundamental máxima; Banda – Banda da frequência fundamental; F dom – frequência dominante; No. máx – número de máximos de frequência local; Tam – tamanho da espécie.

écie	Loc.	n	Duração (ms)	FF min (Hz)	FF máx (Hz)	Banda (Hz)	F dom (Hz)	No. máx	Tam (c
	2	18	311 (7%)	418 (9%)	2457 (7%)	2030 (8%)	2255 (39%)	2.5 (25%)	35
	1	10	343 (38%)	292 (16%)	798 (22%)	506 (36%)	2472 (30%)	4.7 (57%)	80
	2	18	197 (19%)	693 (16%)	1654 (13%)	962 (19%)	4310 (8%)	5.9 (21%)	27
	2	7	211 (7%)	660 (14%)	2951 (7%)	2291 (12%)	3223 (16%)	6.9 (32%)	32
	2	18	205 (8%)	512 (18%)	2931 (29%)	2419 (36%)	2305 (5%)	2.7 (3%)	26.5
	2	18	125 (10%)	1107 (13)	4551 (12%)	3444 (16%)	4478 (10%)	4.3 (19%)	23.5
	2	18	194 (11%)	449 (18%)	1117 (7%)	669 (13%)	3130 (30%)	9 (22%)	35
	2	18	98 (22%)	1599 (18%)	6932 (5%)	5333 (8%)	4838 (8%)	3.9 (31%)	12
	2	4	153 (7%)	302 (9%)	1851 (11%)	1549 (12%)	3514 (23%)	3.8 (29%)	44
	1	7	136 (3%)	636 (13%)	3584 (3%)	2947 (2%)	3149 (6%)	3.6 (15%)	27

Tabela 3.2. Resultados das regressões lineares (p e r^2) entre as médias das variáveis do canto de voo e o logaritmo natural do tamanho da espécie. FF mín – frequência fundamental mínima; FF máx – frequência fundamental máxima; Banda – Banda da frequência fundamental; F dom – frequência dominante.

	Duração	FF mín	FF máx	F dom
p	0.01	0.03	0.02	0.10
r^2	0.57	0.76	0.75	0.43

Tabela 3.3. Análise das similaridades obtidas por meio da correlação cruzada (CCA). Aae - *Amazona aestiva*; Aar - *Ara ararauna*; Aau - *Aratinga aurea*; Ale - *Aratinga leucophthalma*; Axa - *Alipiopsitta xanthops*; Bch - *Brotogeris chiriri*; Dno - *Diopsittaca nobilis*; Fxa - *Forpus xanthopterygius*; Oma - *Orthopsittaca manilata*; Pma - *Pionus maximiliani*. n – número de comparações intraespecíficas; N – número de comparações interespecíficas.

Espécie	n, N	Dentre espécie	Entre espécies	Z(U)	p
<i>Aae</i>	153, 2142	0.70 (± 0.10)	0.36 (± 0.12)	20.42	< 0.0001
<i>Aar</i>	45, 1270	0.69 (± 0.06)	0.40 (± 0.06)	11.09	< 0.0001
<i>Aau</i>	153, 2142	0.53 (± 0.08)	0.37 (± 0.08)	17.30	< 0.0001
<i>Ale</i>	21, 910	0.50 (± 0.07)	0.36 (± 0.11)	5.41	< 0.0001
<i>Axa</i>	153, 2142	0.63 (± 0.12)	0.29 (± 0.13)	19.79	< 0.0001
<i>Bch</i>	153, 2142	0.42 (± 0.11)	0.30 (± 0.10)	12.83	< 0.0001
<i>Dno</i>	153, 2142	0.60 (± 0.06)	0.41 (± 0.11)	18.51	< 0.0001
<i>Fxa</i>	153, 2142	0.49 (± 0.12)	0.25 (± 0.10)	18.79	< 0.0001
<i>Oma</i>	10, 653	0.64 (± 0.10)	0.40 (± 0.09)	4.99	< 0.0001
<i>Pma</i>	21, 910	0.72 (± 0.08)	0.39 (± 0.12)	7.73	< 0.0001

Capítulo 4. O espaço acústico, o ruído, e o alcance da comunicação.

Mais vale um sábio calado que um papagaio mal informa

Abstract

There are a great number of studies on the influence of noise in animal communication. In birds the response includes intensity increase, pitch increase, and the selection of high-pitched notes. Here we go a step forward and study the effect of noise and the number of signaling individuals in the detection range. We modeled sound attenuation with distance to predict the communication ranges of three Psittacid species (*Ara ararauna*, *Aratinga aurea* and *Diopsittaca nobilis*) under different natural environmental noise levels (determined with field measurements). We solved the decay equations on space, allowing measuring the effect of the number of overlapping signalers in the communication range. Call overlap is common in Psittacid and an overlapped call still carries species-specific information. We found a variation of 28dB in noise level according to location, and 23dB within the same location. Natural locations presented a maximum noise level of 45dB and urban areas presented values of up to 65dB. Considering a 14dB hearing threshold below noise level, as found in literature, these maximum values indicate a communication range reduction from 500-1000m to ranges of less than 100m in the 3 species. Our spatial models indicate that six birds separated 20m apart may be treated as a single sound source over distances greater than 50m. We predict a range increase from 1148m to 1714m with the overlap of two *Ara ararauna*, and from 313 to 934m with the overlap eight *Aratinga aurea*. Despite calling adaptations to noise is of great importance, it is crucial to frame it within the context of animal communication. The impact of noise in one species will depend of the territory size and the scale of its communication network. For instance, if range is reduced to values below territory size, noise could severely affect territory defense abilities and therefore bird survival. The impact of noise seems to be of great importance in Psittacids, as they use large territories on a daily basis.

Resumo

Existe um grande número de estudos sobre a influência do ruído na comunicação animal. Esses estudos mostram que, em geral, as aves respondem ao ruído com o aumento de intensidade, ou com o aumento da frequência utilizada. Aqui damos um passo em frente no estudo o efeito do ruído na comunicação sonora, bem como no efeito que um grande número de indivíduos gera na comunicação. Criamos um modelo de atenuação de som com a distância para prever os alcances de comunicação de três espécies psitacídeos (*Ara ararauna*, *Aratinga aurea* e *Diopsittaca nobilis*) sob diferentes níveis de ruído ambiente natural (determinado com medições de campo). Resolvemos as equações de decomposição no espaço, permitindo medir o efeito do número psitacídeos em sobreposição sobre o alcance. A sobreposição é comum em psitacídeos e uma vocalização sobreposta ainda carrega a informação específica da espécie. Nós encontramos uma variação de 28dB no nível de ruído de acordo com a localização e 23dB no mesmo local. Na natureza encontramos um nível de ruído máximo de 45dB e áreas urbanas valores de até 65dB. Considerando um limiar auditivo 14dB abaixo do nível de ruído, como os encontrados na literatura, encontramos uma redução no alcance máximo de 500-1000m para intervalos de menos de 100m nas 3 espécies. Nossos modelos espaciais indicam que seis aves separadas por 20m podem ser tratadas como uma única fonte de som em distâncias superiores a 50m. Prevemos um aumento de alcance de 1148m para 1714m com a sobreposição de duas *Ara ararauna*, e de 313 para 934m com o sobreposição de oito *Aratinga aurea*. Apesar do estudo das adaptações de aves ao ruído ser de grande importância, é fundamental enquadrá-lo dentro do contexto da comunicação animal. O impacto do ruído em uma espécie vai depender do tamanho do território e da dimensão da sua rede de comunicação. Por exemplo, se o alcance é reduzido para valores inferiores ao tamanho do território, o ruído pode afetar gravemente a capacidade defesa do território e, portanto, a sobrevivência das aves. No caso de psitacídeos que utilizam grandes territórios diariamente, o impacto do ruído parece ter grande consequência no seu uso diário de habitat, mas tal efeito negativo ainda não pode ser determinado.

4.1 INTRODUÇÃO

No capítulo anterior abordamos a repartição do espaço acústico quanto ao código. Mas a discussão da comunicação se mostra incompleta, uma vez que a eficiência na transferência de uma mensagem depende de sua propagação também eficiente em um meio. Assim, o estudo de como se dá a propagação do som no ar é de fundamental importância no entendimento da comunicação sonora (Morton 1975, Ryan e Brenowitz 1985), bem como as consequências do crescente aumento do ruído por humanos. Assim, nesse capítulo vamos abordar o uso do espaço geográfico na comunicação, e suas peculiaridades.

A propagação de um som não é um problema simples, e diversos fenômenos físicos estão relacionados, tal como a atenuação, reflexão, absorção, interferência, refração e difração (Backus 1977, Wiley e Richards 1978, de Marco 2002). De fato, processos como a atenuação e/ou degradação podem reduzir drasticamente a detecção e o discernimento de um sinal (Wiley e Richards 1978, Wiley 2008), e com isso fazem parte do primeiro problema da comunicação proposto por Weaver (1949), o problema da transmissão. A atenuação ocorre pela absorção da energia (seja via molecular na atmosfera, ou por corpos no ambiente) ou ainda pelo decaimento em função da distância (Wiley e Richards 1978). A degradação de um sinal ocorre via reflexões difusas, ressonâncias, refrações, ou difrações que reduzem a precisão de um sinal. Esses fatores podem, por exemplo, auxiliar na determinação da distância do emissor (Dabelsteen 1981, Naguib e Wiley 2001, Wiley 2008), mas por outro lado, a degradação pode interferir no discernimento correto de um sinal, e dessa forma é fundamental no estudo das pressões evolutivas a que um sinal está submetido dentro de um ambiente específico (Chappuis 1971, Morton 1975, Cardoso e Price 2010, Pijanowski *et al.* 2011). Não trataremos diretamente dos problemas de degradação neste trabalho, somente de problemas relacionados a atenuação, mais precisamente do decaimento do som em função da distância e da absorção atmosférica, além da influência que isso têm na detecção de um sinal acústico por espécies de psitacídeos.

A atenuação do som no espaço não é um fenômeno linear, uma vez que se dá em função do quadrado da distância (revisão em Backus 1977, de Marco 2002). Ainda, a frequência do som por exemplo, altera a forma com que esse som atenua no ambiente (Morton 1975, Wiley e Richards 1978, Ryan e Brenowitz 1985), sendo então uma característica fundamental no entendimento dos padrões evolutivos da comunicação (Chappuis 1971, Morton 1975, Wiley e Richards 1978, Ryan e Brenowitz 1985). Isso ocorre por que a atenuação via absorção atmosférica ocorre em função da frequência. Determinadas frequências propagam melhor em

determinados ambientes, de forma que são selecionadas em detrimento de outras (Morton 1975, Ryan e Brenowitz 1985), já que apresentam propagação mais eficiente (Morton 1975). Dessa forma, faremos uma revisão de como a intensidade sonora decai num ambiente ideal (num meio perfeitamente elástico e sem reflexões), para em seguida ver as peculiaridades desse decaimento num ambiente natural.

A intensidade sonora é, por definição, dada pela a energia do som dividida pela área que esse som ocupa, tendo por unidade W/m^2 (Eq. 1). No entanto, essa medida apresenta uma grande amplitude de variação, uma vez que o limiar de audição de uma pessoa é de em torno de 10^{-12} W/m^2 , enquanto o limiar da dor é de em torno de 1 W/m^2 (de Marco 2002). De tal modo, aproveitando que incrementos de sensação iguais são obtidos através de incrementos exponenciais de intensidade (Marco 2002), foi definida uma nova unidade, o Nível de Intensidade Sonora (NIS; Eq. 2). O NIS tem forma logarítmica e se baseia em quão maior o valor de intensidade é em relação a um valor de intensidade de referência, no caso nosso limiar de audição (10^{-12} W/m^2). Sua unidade é o Bell, mas ao invés do Bell, pouco usada em estudos de acústica, utilizaremos o decibel (dB), ou a décima parte de um Bell, tal como representado na equação 3.

$$I = E/A \text{ (Eq.1), onde:}$$

I – intensidade sonora

E – energia sonora

A – a área ocupada pela energia

$$\text{NIS} = \text{Log}_{10} (I/I_0) \text{ (eq.2) onde:}$$

NIS – Nível de Intensidade Sonora, expresso em Bells

I – Intensidade sonora (W/m^2)

I_0 – Intensidade sonora de referência, dada pelo limiar de audição com valor de 10^{-12} w/m^2 .

Ou ainda em dB:

$$\text{NIS} = 10. \text{Log}_{10} (I/I_0) \text{ (eq.3)}$$

A intensidade sonora é uma grandeza definida pela a energia do som dividida pela área no espaço que a energia sonora ocupa (Eq. 1). Nesse caso, num meio ideal, conforme o som se propaga a área que a energia sonora ocupa se amplia, enquanto a energia em si se mantém constante. Isso gera um decaimento na intensidade em função da distância, que descrevemos abaixo.

A área de uma esfera (área que a energia sonora ocupa) é dada por:

$$A = 4\pi r^2 \text{ (Eq. 4) onde:}$$

A – área

π - a constante π

r - o raio da esfera

Assim, durante a propagação esférica do um som, o decaimento é proporcional ao inverso do quadrado da distância. Isso é facilmente observável ao incluirmos a equação 4 na equação 1:

$$I = E/A = E/4\pi r^2$$

Como a energia (E) e 4π são constantes, a equação pode ser escrita em termos de uma constante k:

$$I = k.(1/r^2) \text{ (eq. 5)}$$

Incorporando a equação 5 em 2 temos:

$$NIS = 10. \text{Log}_{10} (I/I_0),$$

$$NIS = 10. \text{Log}_{10} (k.(1/r^2)/I_0)$$

Como a intensidade inicial I_0 é uma constante, e a única variável da equação é o raio da esfera que o som ocupa, a equação pode ser novamente reescrita em termos de uma constante, dessa vez K.

$$NIS = 10. \text{Log}_{10} (K(1/r^2)) \text{ (Eq.6)}$$

Se levarmos em conta um raio (r) inicial de um metro, e considerarmos que a distância é fruto da multiplicação do valor referência (1m) por uma distância (d), a equação 6 pode ser representada por:

$$\begin{aligned} \text{NIS} &= 10. \text{Log}_{10} (K(1/(d.r)^2)) \\ &= 10. \text{Log}_{10} (K(1/r^2.d^2)) \\ &= 10. \text{Log}_{10} (K(1/r^2)) - 10. \text{Log}_{10} (d^2) \end{aligned}$$

O primeiro termo equivale a equação 6, onde r tem, por definição um valor de 1m. Assim, a equação pode tomar a forma, uma vez que o primeiro termo é o nível de pressão sonora a uma distância de 1m (já que r = 1m):

$$\text{NIS} (d) = \text{NIS}_{1m} - 20. \text{Log}_{10}(d) \text{ (Eq. 7), onde:}$$

NIS (d) – Nível de intensidade sonora em função da distância

NIS_{1m} – nível de intensidade a 1 metro

d – distância dada em metros

Tal como demonstrado acima, a equação 7 é a equação do decaimento esférico, e relaciona a nível de intensidade sonora (NIS) com a distância da fonte. Mas na natureza é muito incomum a observação de um decaimento esférico tal como apresentado na equação 7. Uma vez que o som reflete em barreiras como árvores e o solo, a energia que é observada em um ponto, deve ser um pouco maior do que o esperado em um decaimento esférico, ou menor dado que o ar não é um meio elástico, e absorve energia enquanto o som nele se propaga. As reflexões são percebidas pelo observador (Figura 5.1) e o valor de NIS percebido em um determinado ponto sofre um incremento via reflexão. Isso deve ser levado em conta (Morton 1975, Sutherland e Daigle 1998). Numa situação extrema, onde todo o som que incide no solo reflita sobre o observador (sem que nem ao menos uma parte da energia seja absorvida), o dobro da energia atingirá o observador, provocando um incremento de 3 dB.

$$\text{NIS} = 10. \text{Log}_{10} (I/I_0) \text{ (eq. 3),}$$

$$NIS = 10. \text{Log}_{10} (2I/I_0)$$

$$NIS = 10. \text{Log}_{10} (I/I_0) + 10. \text{Log}_{10} (2)$$

$$NIS = 10. \text{Log}_{10} (I/I_0) + 3 \text{ (Eq. 8)}$$

Entretanto, a propagação hemi-esférica do som provocada por reflexões não é a única diferença entre o ideal (propagação esférica) e o observado na natureza. Uma vez que o ar não é um meio completamente elástico, ele absorve parte da energia sonora que nele se propaga. Essa absorção, também conhecida por excesso de atenuação (Morton 1975) ou absorção atmosférica (Sutherland e Daigle 1998) gera um decaimento maior que o esperado para a propagação esférica. Mas, ao contrário da atenuação advinda da propagação (inversamente proporcional ao quadrado da distância), a atenuação atmosférica é linear, sendo proporcional a distância. A atenuação atmosférica depende da temperatura do ar, da umidade, mas também da frequência do som, de forma que é um problema complexo (Morton 1975, Sutherland e Daigle 1998). Mas existem tabelas com valores da constante de absorção atmosférica (α) para diferentes temperaturas, umidades, e frequências (Sutherland e Daigle 1998). Assim, temos dois fenômenos distintos que agem de forma oposta sobre a propagação esférica de um som: a absorção atmosférica, e o incremento de energia via reflexões. Enquanto a atenuação atmosférica age de forma a reduzir o nível de intensidade em um ponto em relação ao esperado, a reflexão pode aumentar a quantidade de energia observada (Figura 4.1).

Ao considerarmos a reflexão do som na equação 8, o valor da constante de decaimento, que anteriormente era considerada como constante e igual a 20 (para um decaimento era esférico num meio perfeitamente elástico), passa a depender da reflexão no ambiente, podendo ser considerada constante para um ambiente e som específicos. A primeira equação de decaimento utilizada no presente trabalho é uma variante da equação de decaimento esférico (Eq. 8) dada por:

$$NIS(d) = NIS_{1m} - \delta \cdot \text{Log}_{10}(d) \text{ (Eq. 9), onde:}$$

δ - constante de decaimento, que depende do espectro do som e do ambiente

NIS_{1m} – Intensidade inicial em 1 metro

No entanto, ao invés de analisar separadamente os papéis do excesso de atenuação e reflexões do ambiente na intensidade sonora, a equação 9 considera ambos em conjunto, uma vez que a constante de decaimento deve considerar esses dois fatores. Isso de fato foi realizado em alguns trabalhos (Dalbestein 1981, Penna *et al.* 2006), e tal como utilizado pelos autores não apresenta muito problema, uma vez que em curtas distâncias o efeito da absorção atmosférica seria mínima quando comparado ao efeito do decaimento esférico. Esse no entanto não é o caso do presente trabalho, e com isso tivemos de levar em conta a absorção atmosférica do som, com a inclusão de um termo linear na equação 9, tal como apresentado na equação 10, o nosso segundo modelo de decaimento. Vale salientar que a equação é de fato muito próxima a utilizada por Morton (1975) na determinação de alcance de comunicação.

$$NIS(d) = NIS_{1m} - \alpha \cdot (d) - \delta \cdot \text{Log}_{10}(d) \text{ (Eq. 10), onde:}$$

NIS - Nível de intensidade sonora em função da distância

α - Constante de absorção atmosférica

δ - Constante de decaimento pela propagação

I_{1m} – Intensidade sonora em 1 metro

d – distância

Se por um lado a propagação do som é central na discussão, o nível de ruído no ambiente é outro fator que afeta a detectabilidade de uma vocalização. Assim a determinação do alcance de uma vocalização passa necessariamente pela compreensão do nível do ruído bem como de seu incremento. De fato a presença de ruídos (seja biótico ou abiótico) afetam a detecção de vocalizações pelas aves e esse efeito é dependente do espectro do ruído (Ryan e Brenowitz 1985), já que o mascaramento do som depende tanto da intensidade como da frequência do som mascarante (Backus 1977, de Marco 2002), nesse caso, o ruído de fundo. Uma vez que o recebimento de uma mensagem pode aumentar a aptidão de uma espécie, diante de um ruído, as aves podem modificar parâmetros do seu canto como intensidade (Brumm 2004) ou frequência do canto (Slabbekoorn e Peet 2003) de forma a maximizar a eficiência na comunicação.

De forma simplificada duas características do ruído de fundo são fundamentais no estudo do mascaramento por ruído: 1) A proximidade espectral (relativo à frequência) entre a

vocalização e o ruído de fundo, dado que uma maior sobreposição das frequências provoca um maior mascaramento (Backus 1977, de Marco 2002); e 2) A relação sinal ruído (RSR), dado que quanto maior for a intensidade do canto (sinal) em relação ao ruído de fundo, menor o mascaramento sofrido pelo canto (Backus 1977, de Marco 2002). Vale salientar que, tal como humanos, papagaios conseguem ouvir bem abaixo do ruído de fundo devido ao efeito *Cocktail Party*. Esse efeito permite o discernimento de um sinal, mesmo que este apresente um nível de intensidade inferior ao do ruído, tal como realizado por humanos quando prestam atenção em conversas próximas durante um concktail barulhente, por isso o nome desse efeito. Valores de RSR de -13 dB foram encontrados para *Agapornis roseicollis* (Busnel e Mebes 1975) e -15dB para *Melopsittacus undulatus* (Lohr *et al.* 2003). Isso significa que essas espécies podem ouvir sons 13 e 15 dB abaixo do ruído de fundo respectivamente.

A comunicação acústica de papagaios apresenta uma grande variedade de contextos (Fernandez-Juricic *et al.* 1998a, 1998b; Fernandez-Juricic e Martela 2000; de Araújo 2007; Moura 2007, Ueno 2007), e em geral pode ser dividida em comunicação de curto alcance, quando o destinatário se encontra próximo, ou longo alcance, quando o destinatário se encontra a grandes distâncias (de Araújo 2007, de Araújo *et al.* 2011). Essas aves usam grandes porções do ambiente para se alimentar, e a comunicação sonora é o mecanismo pelo qual conseguem alimentar-se em bandos menores e mais eficientes, e ainda assim dormir em bandos grandes e bem protegidos (de Araújo *et al.* 2009, 2010, 2011). Buscamos aqui a compreensão do alcance real das vocalizações de longa distância em psitacídeos, adaptações do grupo para o incremento desse alcance, bem como os efeitos negativos que o aumento do ruído humano pode provocar sobre a comunicação neste grupo.

4.2 MATERIAIS E MÉTODOS

4.2.1. A intensidade sonora

Para se determinar a constante δ de decaimento espacial, e o nível de intensidade sonora (NIS) a 1m para cada vocalização, foram realizadas medidas da intensidade sonora das diferentes vocalizações em diferentes distâncias, com o auxílio de um decibelímetro ICEL DL-4020 ajustado na curva "A" em resposta rápida. Medidas de distância foram realizadas com um distanciômetro a laser Bushnell Yardage Pro Sport 450. Como esse equipamento apresenta os resultados de jardas, todas as medidas de distância foram posteriormente convertidas em metro. Com o uso do decibelímetro e distanciômetro obtivemos medidas casadas de distância da fonte em metro e NIS em dB(A). Uma vez que a intensidade sonora varia muito de acordo com a posição do papagaio, todas as medidas foram realizadas a 1,5m do solo sempre frontalmente, sendo as medidas laterais descartadas. Uma vez que utilizamos a curva A em todas as nossas medias, minimizamos o problema do espectro de ruído, pois a intensidade medida desconsidera valores baixos e altos de frequência. Mesmo levando-se em conta que a metodologia utilizada é adequada, cabe lembrar que a curva A do decibelímetro foi feita para humanos, e não aves. Assim, algum erro deve estar associado as medidas finais. No entanto, não esperamos que esse erro gere um diferença muito grande em nossas previsões, dado que a frequência dominante das vocalizações aqui analisadas (ver Capítulo 3) não distam muito do pico da curva A (em torno de 2kHz). De fato a curva A vem sendo usada em diversos estudos de comunicação de aves, e medidas de ruído de fundo (ver por exemplo Brumm 2004).

Utilizamos as medidas de distância e NIS na realização de dois modelos distintos. Uma primeiro foi obtido com uma regressão logarítmica entre NIS e distância, de onde foi possível obter a equação do decaimento sonoro (Eq. 9) para as vocalizações dos psitacídeos analisadas, de forma que obtivemos uma estimativa da constante de decaimento (δ) além do valor do NIS a um metro de cada uma dessas vocalizações. Para a realização do segundo modelo de decaimento (que levou em conta a absorção atmosférica) realizamos um ajuste para a equação 10 com o uso do programa Systat. Utilizamos os valores da constante de absorção atmosférica (α) relativos a uma temperatura de 20°C e umidade de 50%, tal como encontrados em Sutherland e Daigle (1998), considerando-se ainda as frequências dominantes de cada vocalização, descritas no capítulo anterior.

4.2.2. O ruído de fundo e a detectabilidade do som

Realizamos as medidas de ruído na fazenda São Manuel em Formosa (GO), em Vicente Pirez (DF) e ainda no Campus da Universidade de Brasília, utilizando um decibelímetro ICEL DL-4020 em curva “A” e resposta lenta. Realizamos as medições durante o período da manhã, entre 06:00 e 10:00 horas, horário em que os psitacídeos estão mais ativos (de Araújo 2011; Paranhos *et al.* 2007, 2009).

Papagaios, assim como humanos, detectam o som em intensidades inferiores ao ruído devido ao efeito *cocktail-party* (Busnel e Mebes 1975), e o mascaramento do som ocorre de forma efetiva em níveis abaixo do nível de ruído. Por sorte dois estudos analisam o efeito mascaramento em psitacídeos, de forma que utilizamos esses valores para determinar o nível de detectabilidade do som. Esses estudos indicam que *Agapornis roseicollis* detecta corretamente um som co-específico ainda que este seja emitido 13dB abaixo do nível de ruído (Busnel e Mebes 1975), enquanto *Melopsittacus undulatus* detecta um som de um co-específico em média 15 dB abaixo do nível de ruído (Lohr *et al.* 2003). Ao calcularmos a média desses valores obtemos o valor de 14.29 dB, ou simplesmente 14 dB, uma vez que porções de decibéis são desprezíveis (Marco 2002).

Com os valores de ruído de fundo e de detectabilidade de som apresentados foi possível estimar o alcance máximo das vocalizações, com a utilização das equações de decaimento obtidas para cada vocalização (Eq. 9 e 10).

4.2.3. Modelos de sobreposição de cantos

Tal como descrito para *Alipiopsitta xanthops*, diversas espécies de psitacídeos neotropicais apresentam sobreposição no seu canto (de Araújo 2007, de Araújo *et al.* 2011, presente trabalho), de forma que a intensidade, e assim o alcance sofre um incremento. Com isso, a compreensão da comunicação de longa distância passa necessariamente pela descrição das especificidades de sobreposição vocal entre as espécies, bem como com a construção de modelos de propagação e do decaimento da intensidade sonora no espaço.

Os modelos espaciais de decaimento foram realizados com base em duas matrizes espaço, a matrizes “Ambrósio”. Na primeira matriz Ambrósio variamos as linhas de 1 a 50, mantendo as colunas constantes, enquanto em na segunda variamos as colunas, mantendo as linhas constantes.

Com isso criamos uma grade no espaço com resolução de 50 x 50 células, tal como representado em resolução 3 x 3 abaixo:

$$|x| = \begin{vmatrix} 1 & 2 & 3 \\ 1 & 2 & 3 \\ 1 & 2 & 3 \end{vmatrix} \quad |y| = \begin{vmatrix} 1 & 1 & 1 \\ 2 & 2 & 2 \\ 3 & 3 & 3 \end{vmatrix}$$

Para cada célula da grade, possuímos um valor associado para x (em $|x|$) e de y (em $|y|$). Com o uso das matrizes Ambrósio é possível o cálculo de uma terceira matriz, uma matriz distância, baseada na posição (x_f e y_f) de uma fonte sonora no espaço. O resultado final obtido com esse cálculo é uma matriz, com resolução de 50 x 50, das distâncias entre cada uma das células e a fonte sonora (posicionada arbitrariamente), no nosso caso o psitacídeo. O cálculo é feito para cada uma das células com o uso da equação de Pitágoras, conforme a equação abaixo:

$$D_{i,j} = \sqrt{(x_{i,j} - x_f)^2 + (y_{i,j} - y_f)^2}$$

Com o uso da matriz distância e as equações (Eq. 9 e 10) obtidas na seção 4.2.2, é possível resolver a intensidade sonora para cada uma das células, uma vez que o NIS varia de acordo com a distancia da fonte. Para resolver as intensidades de múltiplas fontes, no caso, modelos com seis fontes sonoras, somamos o valor final de intensidade gerado pelas seis fontes modeladas, com a soma dos valores de intensidade para cada célula, conforme a equação abaixo:

$$NIS_f = 10 \cdot \text{LOG}_{10}(10^{(NIS)/10} + 10^{(NIS)'/10} \dots + 10^{(NIS)_n/10})$$

Todos os cálculos foram realizados utilizando o Excel, e ao final, confeccionamos um gráfico de isolinhas do Nível de Intensidade Sonora (NIS) em cada célula espacial. O resultado obtido foi uma superfície que descreve o nível de intensidade do som de seis fontes sonoras no espaço. O modelo é completamente ajustável, permitindo observar o comportamento da intensidade quando as fontes sonoras, os papagaios, apresentem diferentes intensidades iniciais, posições no espaço e constantes de decaimento δ e α . Com o uso do modelo foi possível simular a sobreposição dos cantos dos papagaios em campo, com base nas distribuições espaciais e graus de sobreposição observados em campo.

Nem todas as espécies sobrepõem a vocalização da mesma forma, e peculiaridades foram observadas entre as espécies. *Ara ararauna*, por exemplo, sobrepõe a vocalização de vôo de forma precisa, o que normalmente ocorre quando um casal se encontra em vôo. *Aratinga aurea* e *Alipiopsitta xanthops* sobrepõem de forma menos regular durante a congregação de bandos. Assim tivemos de buscar uma solução para a quantidade de cantos sobrepostos que deveríamos utilizar nos modelos. A solução encontrada passa pela relação entre o som e silêncio, isto é, a duração da nota e o intervalo entre as notas, além da quantidade de indivíduos presentes. Com essas informações realizamos uma distribuição de probabilidades, de forma que foi possível estimar a quantidade de sobreposição encontrada entre as vocalizações de acordo com a equação abaixo.

$$P_n(y) = \frac{n!}{y!(n-y)!} p^y \cdot (1-p)^{n-y}$$

4.3 RESULTADOS

As espécies estudadas no presente trabalho seguem um aparente padrão para psitacídeos (de Araújo 2007, Carrara *et al.* 2007): se separam em bandos menores durante o dia para se alimentar, mas se congregam para dormir em bandos grandes durante a noite, comportamento chamado de fissão-fusão. A congregação parece depender da comunicação de longa distância, e assim de seu alcance.

4.3.1 O decaimento sonoro

Todas as regressões do primeiro modelo apresentaram ajustes significativos ($p < 0.05$; Figuras 4.2 - 4.5). Os valores de intensidade em um metro variaram entre 73 e 84 dB, enquanto as constantes de decaimento δ apresentaram valores entre -15.47 e -18.93 (Tabela 4.1). No entanto esse modelo teórico não é o que de fato deve ser observado na natureza e a inclusão da constante de absorção atmosférica modifica as intensidades em 1m, bem como as intensidades ao longo do espaço, especialmente em longas distâncias (Tabela 4.1 e 4.2). Os modelos realizados com a inclusão da absorção atmosférica de fato parecem mais coerentes com as distâncias de comunicação observadas em campo (Figura 4.6).

Os valores de ruído no ambiente apresentaram grande variação. Em uma mesma localidade o NIS do ruído variou em 23 dB(A). Encontramos um valor máximo de ruído na Universidade de Brasília de 65 dB(A) e valor mínimo em Formosa (GO) de 37 dB(A) (Tabela 4.3). Utilizando-se uma média dos estudos encontrados de mascaramento em psitacídeos (Busnel e Mebes 1975, Lohr *et al.* 2003), utilizamos o valor de 14 dB(A) como referência para o mascaramento das espécies estudadas. Com isso foi possível estimar o valor da detectabilidade do som por essas espécies. Os valores de detectabilidade estão representados na tabela 4.4.

Com a utilização dos valores de detectabilidade e das equações de decaimento foi possível realizar a estimativa do alcance dessas vocalizações (Tabelas 4.5 e 4.6). Nos valores baixos de distância os modelos não divergem notoriamente. No entanto, em valores de distâncias mais elevados, os modelos divergem consideravelmente, e a atenuação atmosférica parece ter um papel fundamental na redução do nível de intensidade (Tabelas 4.5 e 4.6).

Os modelos de decaimento espacial, realizados com seis fontes sonoras, permitiram observar que ainda que os indivíduos estejam distantes 10-20m, a uma distância de 50m do centro da distribuição, essa propagação se aproxima muito do que seria encontrado com uma única fonte sonora. Assim, para efeitos de sobreposição sonora, a partir de uma distância 50m, a vocalização pode ser considerada como uma fonte única para efeitos de decaimento, uma vez que não encontramos indivíduos utilizando-se de cantos de congregação em distâncias superiores a 20m (Figura 4.7).

Uma vez que as vocalizações podem ser tratadas como uma fonte única, foi possível realizar uma previsão do aumento do alcance com a sobreposição das vocalizações de um grupo, e ainda considerando a forma com que a sobreposição ocorre nas espécies. Das quatro vocalizações estudadas somente duas são utilizadas com sobreposição. As vocalizações de alarme de *Aratinga aurea* são utilizadas durante a chegada no dormitório como sinal de congregação, tal como descrito para *Alipiopsitta xanthops* (de Araújo 2007) e no presente estudo observamos por volta de 150 indivíduos sobrepondo vocalizações. Os indivíduos de *Ara ararauna*, sempre voam em duplas, possivelmente um casal, ainda que mais indivíduos estejam voando próximos. A vocalização de vôo de *Ara ararauna* é normalmente emitida com a sobreposição dos membros do casal, e essa sobreposição ocorre de forma precisa. Por outro lado *Aratinga aurea* apresenta uma sobreposição um pouco menos regular. Durante a congregação no dormitório, os indivíduos de *Aratinga aurea* sobrepõem sua vocalização de alarme sem uma regularidade aparente, de forma que consideramos a sobreposição como aleatória. Para calcular a quantidade de sobreposições nessa espécie, realizamos um modelo de distribuição aleatória de sobreposições levando-se em conta a duração do canto e a duração do intervalo se canto (Figura 4.8 e Tabela 4.7).

4.4. DISCUSSÃO

Uma vez que ambos os modelos apresentaram bom ajuste, é possível afirmar que as equações de decaimento utilizadas parecem resumir bem todas as variáveis envolvidas. Os coeficientes de determinação (r^2) apresentados foram altos, mas não explicaram 100% da variação. Outras variáveis estão de fato envolvidas, tal como a variação intra-individual ou inter-individual presente na comunicação do grupo (Ueno 2007), ou ainda características heterogêneas do ambiente (Morton 1975). Essas variáveis podem ter colaborado na redução dos coeficientes de determinação. Entretanto, todos os coeficientes apresentaram valores superiores a 0.5, de forma que as regressões realizadas possuem um poder de previsibilidade razoável, ainda que levemos em conta a influência causada por fatores externos. Quando incorporamos no modelo a atenuação atmosférica, os coeficientes de determinação sofrem uma pequena variação, sendo reduzidos ou aumentados moderadamente.

O ruído possui uma variação notável num mesmo ambiente natural. Encontramos por exemplo uma variação de 21dB(A) em Formosa, ambiente praticamente livre de ruídos humanos. Assim, mesmo em um ambiente natural, espécies como *Gnorimopsar chopi* podem introduzir um nível de ruído comparável ao encontrado em ambientes urbanos. Em todo caso esse tipo de ruído parece ter uma restrição temporal maior, uma vez que não ocorre durante todo o dia, ou durante todo o ano, ao contrario do ruído urbano.

É possível que as espécies evitem a utilização de vocalizações durante o períodos de alto ruído, evitando assim um mascaramento mais evidente (revisão em Brumm e Slabbekoorn 2005), ou ainda que mudem as frequências utilizadas minimizando a sobreposição da frequência de suas vocalizações com o ruído de fundo (Slabbekoorn e Peet 2003, Brumm e Slabbekoorn 2005) ou mesmo aumentem a intensidade de suas vocalizações (Brumm 2004, Brumm e Slabbekoorn 2005) para minimizar os efeitos do mascaramento. No entanto, esse trabalho não teve por objetivo investigar as adaptações de psitacídeos ao ruído ambiental, mas sim investigar qual o efeito que o aumento do ruído tem na comunicação desses animais, conforme veremos a seguir.

A variação no ruído provoca uma grande variação no alcance das vocalizações das espécies. A primeira vista os alcances de comunicação tal como encontrados para *Ara ararauna* parecem altos, mas de fato foi possível observar a vocalização dessas aves em distâncias superiores a 1 km, quando o ambiente não apresentava ruído de vento ou de outras espécies vocalizando. Acreditamos que os valores encontrados estejam de fato muito próximos ao alcance

obtido com essas vocalizações na natureza. Valores próximos a 1km também foram observados para a comunicação de longa distância de *Alipiopsitta xanthops* (de Araújo *et al.* 2009, 2011).

Entretanto, o alcance da comunicação é drasticamente reduzido com o incremento do ruído de fundo. Mesmo considerando-se a variação no ruído de fundo de uma mesma localidade natural, encontramos variações no alcance máximo de três vezes, isto é, em momentos que o ruído se aproxima do máximo, o alcance é reduzido em 3 vezes. Se considerarmos valores extremos de ruído tal como encontrado durante a vocalização de um bando de *Gnorimopsar chopi* a redução do alcance chega a valores extremos, passando a possuir valores menores que 5% do seu máximo. Reduções maiores são esperadas se considerarmos os valores de ruído encontrados para áreas urbanas, chegando a valores próximos a 2% do alcance inicial. As espécies de psitacídeos se separam para se alimentar durante o dia, mas se reúnem em grandes bandos para dormir durante a noite (de Araújo 2007, de Araújo *et al.* 2009, Carrara *et al.* 2007, presente trabalho) e o mecanismo pelo qual se agrupam é a comunicação acústica de longa distância (de Araújo 2007, presente trabalho). A redução no alcance da comunicação pode ter consequências graves, dado que pode inviabilizar a congregação dos bandos ao final da tarde, ou ainda reduzir a área de uso durante o dia (de Araújo *et al.* 2010), impedindo o comportamento de fissão fusão encontrado nas espécies de psitacídeos.

A incorporação da atenuação atmosférica nos modelos afetou contundentemente as previsões de alcance. Em alcances pequenos a diferença nos modelos não fica evidente, mas conforme a distância aumenta o papel da atenuação atmosférica fica mais evidente, uma vez que grandes diferenças são observadas entre os alcances provindos dos diferentes modelos. Assim, modelagens de alcance e decaimento sonoro devem levar em conta a atenuação atmosférica uma vez que essa pode alterar sensivelmente os resultados, especialmente em grandes distâncias. No entanto, o uso da absorção atmosférica nem sempre é considerado nesse tipo de estudo (Dalbasteen 1981, Penna *et al.* 2006).

Algumas espécies utilizam a sobreposição de vocalizações para obter um incremento no alcance, e de fato, ainda que sobrepostas, as vocalizações de alarme de *Alipiopsitta xanthops* não só carregam o código de reconhecimento específico, como são emitidos em contextos determinados, com a função de congregação (de Araújo 2007, de Araújo *et al.* 2011). Tal como observado para *A. xanthops*, as espécies observadas no presente trabalho utilizam sobreposição de vocalizações para o incremento do alcance. Nossos modelos espaciais indicam que, uma vez

que esses indivíduos se apresentem próximos uns dos outros (tal como é de fato encontrado na natureza), eles podem ser considerados uma fonte única a partir de distâncias de 50m. Devemos considerar as peculiaridades de sobreposição, como por exemplo o fato de que raramente foram encontradas mais que duas *Ara ararauna* sobrepondo vocalizações, ou que encontramos em torno de 150 indivíduos de *Aratinga aurea* fazendo uso de sobreposição vocal. Encontramos que uma sobreposição da vocalização de dois indivíduos de *Aratinga aurea* ou *Ara ararauna* gera um aumento próximo de 20% no alcance, e de oito indivíduos (um valor conservador para *Aratinga aurea*, uma vez que observamos 150 indivíduos sobrepondo vocalizações) gera um incremento no alcance ao redor de 50%.

4.5. CONCLUSÃO

As espécies aqui estudadas apresentam uma comunicação de longa distância, que serve para a coordenação de voo e também para a congregação de indivíduos, tendo assim um papel central na biologia dessas espécies, que utilizam diariamente grandes áreas na sua alimentação. Mesmo considerando que variações no nível do ruído estão presentes em ambientes naturais, essa comunicação pode ser severamente afetada pela introdução de ruídos urbanos. Diversas espécies de psitacídeos apresentam adaptações na comunicação que possibilitam um aumento no alcance de suas vocalizações. Isso não só evidencia a importância que o alcance possui na biologia das espécies, mas que essas espécies podem apresentar adaptações que colaboram na redução dos impactos que ruídos humanos podem ter na sua comunicação. Entretanto, o real impacto que tal incremento de ruído têm na biologia dessas espécies ainda não foi completamente desvendado. Sabemos agora que a comunicação é afetada severamente, mas é fundamental investigar qual os efeitos que essa redução de alcance pode ter na sobrevivência dos indivíduos. O ruído pode, por exemplo, ser um dos fatores que excluem algumas espécies de psitacídeos de ambientes urbanos, e seriam interessante determinar quais as pré-adaptações existentes que permitem o uso de áreas urbanas por espécies como *Aratinga leucophthalma* (Campinas) ou *Brotogeris chiriri* (Brasília). Mais estudos devem ser realizados para determinar o papel da comunicação no uso de habitat das espécies de psitacídeos.

4.6. BIBLIOGRAFIA

- Backus, J. 1977. *The Acoustical Foundations of Music, Musical sounds: its properties, production, behavior, and reproduction*. W. W. Norton & Company: Nova Iorque, EUA.
- Busnel, R. G. e Mebes, H. D. 1975. Hearing and Communication in birds: The cocktail-party-effect in intraspecific communication of *Agapornis roseicollis*. *Life Sciences* 17: 1567-1570.
- Brumm, H. 2004. The impact of environmental noise on song amplitude in a territorial bird. *Journal of Animal Ecology* 73: 434-440.
- Brumm, H., e Slabbekoorn, H. 2005. Acoustic communication in noise. *Advances in the study of behavior* 35: 151-209.
- Cardoso, G. C., e Price, T. D. 2010. Community convergence in bird song. *Evolutionary Ecology* 24: 447-461.
- Carrara, L. A., L. de P. Faria, F. Q. do Amaral, e M. Rodrigues. 2007. Dormitórios do Papagaio-verdadeiro Amazona aestiva e do Papagaio-galego *Salvatoria xanthops* em plantio comercial de eucalipto. *Revista Brasileira de Ornitologia* 15:135-138.
- Chappuis, C. 1971 Un exemple de l'influence du milieu sur les emissions vocales des oiseaux: l'evolution des chants en foret equatoriale. *Terre Vie* 118: 183-202.
- Dabelsteen, T. 1981. The sound pressure level in the dawn song of the Black Bird *Turdus merula* and a method for adjusting the level in experimental song to the level in natural song. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 56: 137-149.
- De Araújo, C. B. 2007. *Comportamento alimentar e a comunicação sonora do papagaio-galego, Alipiopsitta xanthops (Spix) 1824, em fragmentos de cerrado do Distrito Federal e Goiás*. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas: Campinas, Brasil.
- De Araújo, C. B., Marcondes-Machado, L. O. e Vieliard, J. M. E. 2009. Vocal repertoire and flock size in the yellow-faced parrot (*Alipiopsitta xanthops*). In: XXII meeting of the International Bioacoustics Council (IBAC), 2009, Lisbon. *Proceedings of the XXII meeting of the International Bioacoustics Council (IBAC)*.
- De Araújo, C. B., Marcondes-Machado, L. O., Campos, F. A. e Vieliard, J. M. E. 2010. Communication ranges of two psittacid species in Central Brazil. In: Annual meeting of the

American behavior society - *Program book, Williamsburg. 47th Annual meeting of the American Behavior Society.*

De Araújo, C. B., e Marcondes-Machado, L. O. 2011. Diet and feeding behavior of the Yellow-faced Parrot (*Alipiopsitta xanthops*) in Brasília, Brazil. *Ornitología Neotropical* 22: 79-88.

De Araújo, C. B, Marcondes-Machado, L. O. e Vieliard, J. M. E. 2011. Vocal Repertoire of the Yellow-Faced Parrot (*Alipiopsitta xanthops*). *The Wilson Journal of Ornithology* 23: 603-608.

De Marco, C. S. *Elementos de Acústica arquitetônica*. 2002. São Paulo: Studio Nobel.

Fernandez-Juricic, E., Martella, M. B. e Alvarez, E. V. 1998a. Vocalizations of Blue-crowned Conures (*Aratinga acuticaudata*) in the Chancaní reserve, Córdoba, Argentina. *Ornitología Neotropical* 9: 31-40.

Fernandez-Juricic, E., Martella, M. B. e Alvarez, E. V. 1998b. Vocalizations of the Blue-fronted Amazon (*Amazona aestiva*) in the Chancaní reserve, Cordoba, Argentina. *Wilson Bulletin* 110: 352-361.

Fernandez-Juricic, E. e Martella, M. B. 2000. Guttural calls of Blue-fronted Amazons: structure, context, and their possible role in short range communication. *Wilson Bulletin* 112(1): 35-43.

Lohr, B., Wright, T. F. E e Dooling, R. J. 2003. Detection and discrimination of natural calls in masking noise by birds: estimating the active space of a signal. *Animal Behavior* 65: 763-777.

Morton, E. S. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *American Naturalist* 109: 17-34.

Moura, L. N. de. 2007. *Comportamento do Papagaio-do-mangue Amazona amazonica: gregarismo, ciclos nictemerais e comunicação sonora*. Dissertação de Mestrado, UFPA: Belém.

- Naguib, M e Wiley, R. W. 2001. Estimating the distance to a source of sound: mechanisms and adaptations for long-range communication. *Animal Behaviour* 62: 825-837.
- Paranhos, S. J., de Araújo, C. B e Marcondes-Machado, L. O. 2007. Comportamento alimentar do Periquito-de-encontro-amarelo (*Brotogeris chiriri*) no interior do estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Ornitologia* 15: 7-11.
- Paranhos, S. J., de Araújo, C. B e Marcondes-Machado, L. O. 2009. Comportamento alimentar de *Aratinga aurea* (Psittacidae) no Sudeste de Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Ornitologia* 17: 187-193.
- Penna, M., Marquez, R., Bosch, J., e Crespo, E. G. 2006. Nonoptimal propagation of advertisement calls of midwife toads in Iberian habitats. *Journal of the Acoustical Society of America* 119: 1227-1237.
- Pijanowski, B. C., Villanueva-Rivera, L. J., Dumyahn, S. L., Farina, A., Krause, B. L., Napoletano, B. M., Gage, S. H. e Pieretti, N. 2011. Soundscape Ecology: The Science of Sound in the Landscape. *BioScience* 61: 203-216.
- Ríos-Chelén, A., Salaberria, C., Barbosa, I., Macías Garcia, C., e Gil, D. 2010. Dealing with urban noise: a comparison between oscine and suboscine species. *Proceedings of the 25th International Ornithological Congress 22-28 August 2010*: Campos do Jordão. p32.
- Ryan, M. J. e Brenowitz, E. A. 1985. The role of body size, phylogeny, and ambient noise in the evolution of bird song. *The American Naturalist* 126, 87–100.
- Slabbekoorn, H., e Peet, M. 2003. Birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature* 424: 267.
- Sutherland, L. C., e Daigle, G. A. 1998. Atmospheric Sound propagation. pp. 305-329 In: *Handbook of Acoustics*, Crocker, M. J. (ed). John Wiley & Sons, New York, NY.
- Ueno, F. 2007. *Estudo da variação no grito de alerta da Arara- azul-grande Anodorhynchus hyacinthinus*. Dissertação de Mestrado. Instituto de Artes, Universidade Estadual de Campinas: Campinas.
- Weaver, W. 1949. Some Recent Contributions to the Mathematical Theory of Communication. In: *The Mathematical Theory o Communication*, Shannon, C. and Weaver, W. (Eds). University of Illinois Press: EUA.

- Wiley R. H. 2009. Signal Transmission in Natural Environments. In: Squire LR (ed.) *Encyclopedia of Neuroscience*, volume 8, pp. 827-832. Oxford: Academic Press.
- Wiley, R. H. e Richards, D. G. 1978. Physical constraints in acoustical communication in the atmosphere: Implications for the evolution of animal vocalizations. *Behavior Ecology and Sociobiology* 3: 69-94.
- Woody, W. E. e Yezerinac, S. M. 2006. Song sparrow (*Melospiza melodia*) song varies with urban noise. *The Auk* 123:650–659

FIGURAS CAPÍTULO 4:

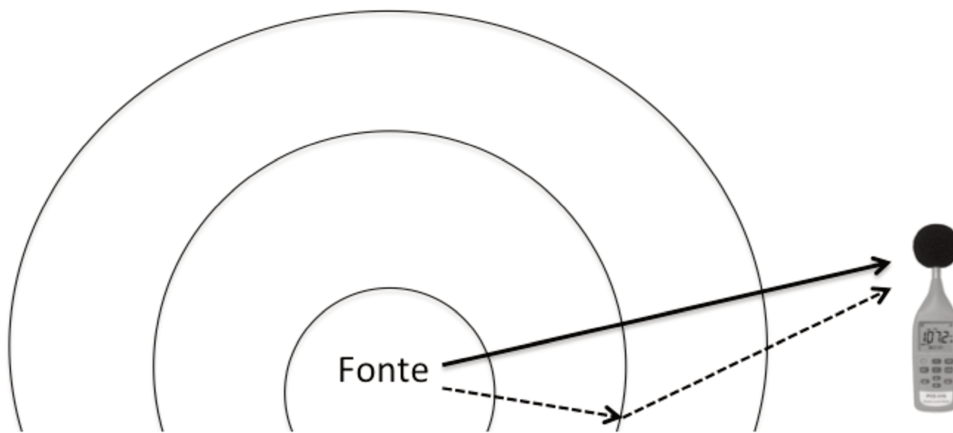


Figura 4.1. A medida do som levando-se em conta a propagação esférica do som (seta preta), e o incremento de energia causado por reflexões no ambiente (seta pontilhada).

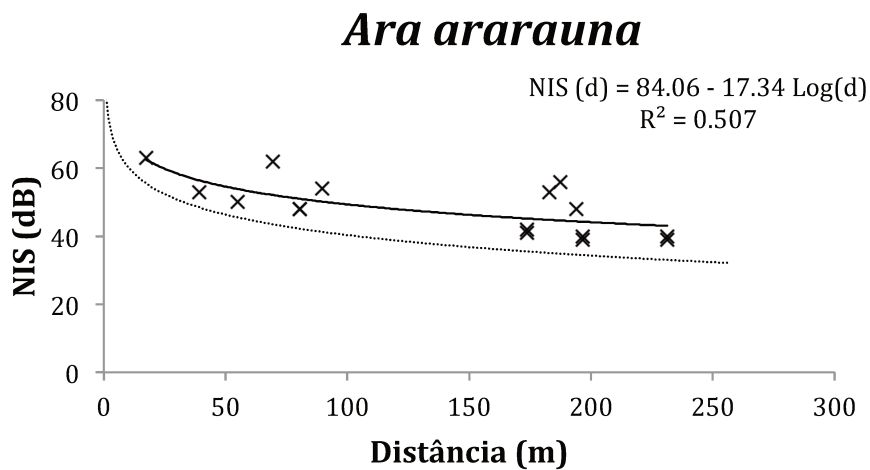


Figura 4.2. Regressão logarítmica do decaimento do nível de intensidade sonora (NIS) pela distância do canto de vôo de *Ara ararauna*. Em pontilhado o decaimento esférico esperado levando-se em conta o NIS inicial encontrado.

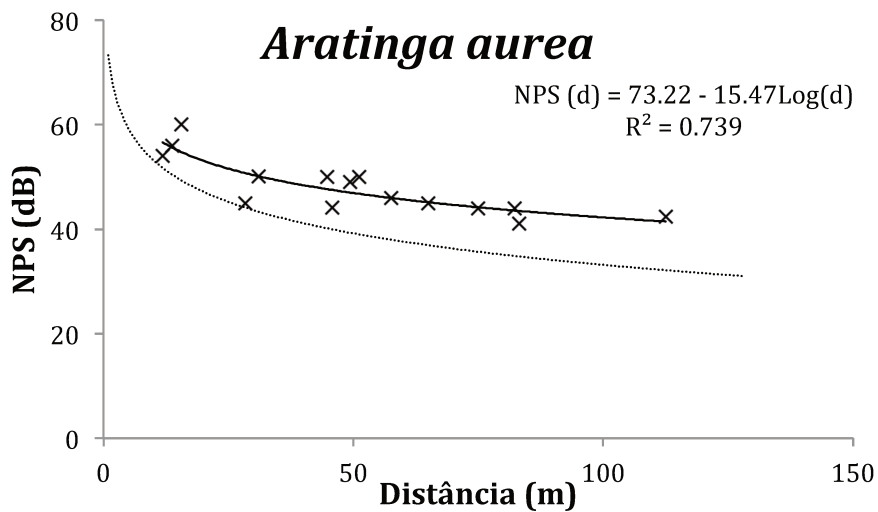


Figura 4.3. Regressão logarítmica do decaimento do nível de intensidade sonora (NIS) pela distância do canto de vôo de *Aratinga aurea*. Em pontilhado o decaimento esférico esperado levando-se em conta o NIS inicial encontrado.

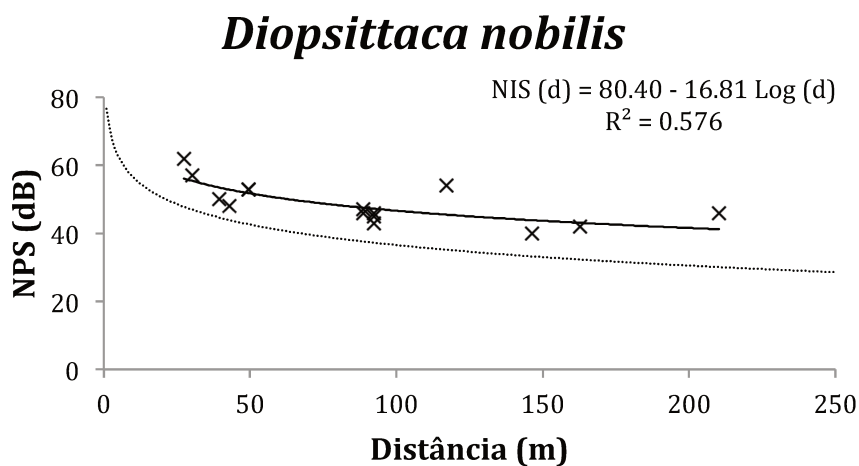


Figura 4.4. Regressão logarítmica do decaimento de intensidade sonora pela distância do canto de vôo de *Diopsittaca nobilis*. Em pontilhado o decaimento esférico esperado levando-se em conta o NIS inicial encontrado.

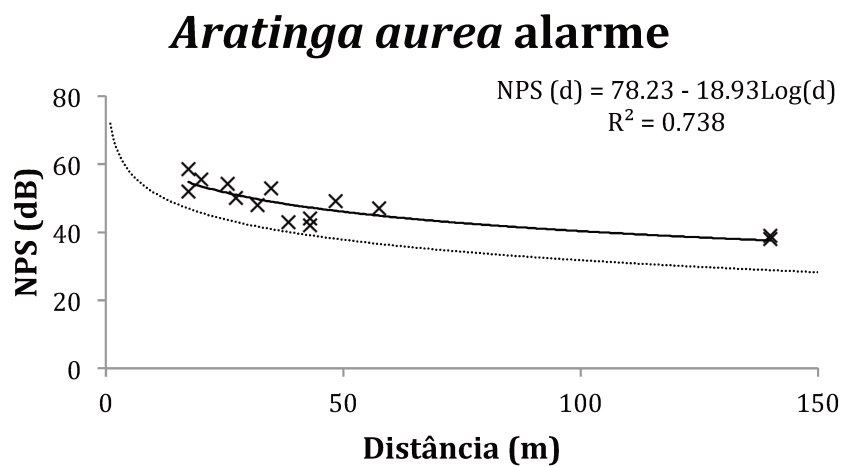
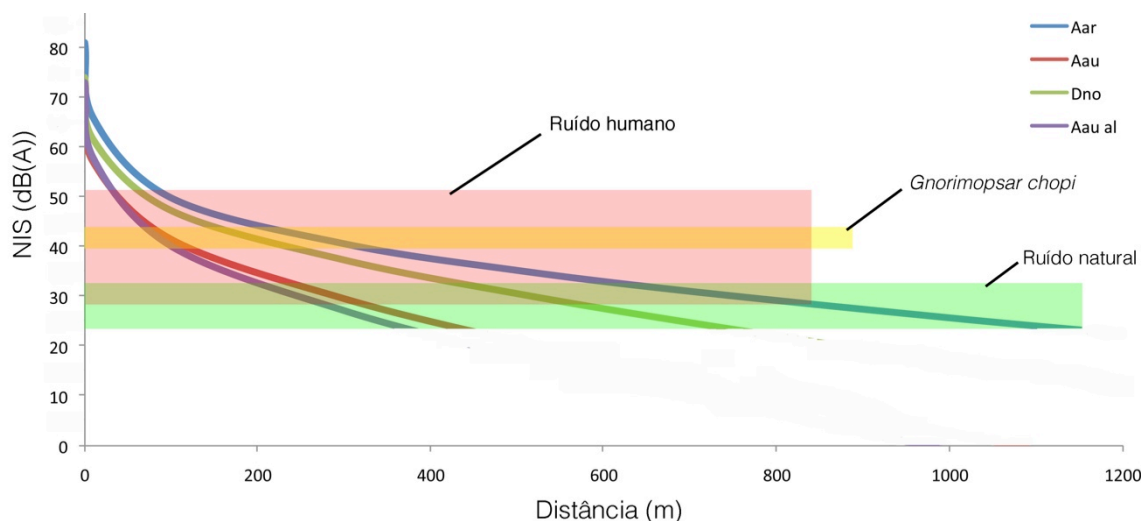


Figura 4.5. Regressão logarítmica do decaimento de intensidade sonora pela distância do grito de alarme de *Aratinga aurea*. Em pontilhado o decaimento esférico esperado levando-se em conta o NIS inicial encontrado.



4.6. Regressão logarítmica do decaimento de intensidade sonora pela distância incorporando-se a absorção atmosférica. Aar – canto de vôo de *Ara ararauna*; Aau – canto de vôo de *Aratinga aurea*; Dno – canto de vôo de *Diopsittaca nobilis*; Aau al – Vocalização de alarme de *Aratinga aurea*. As faixas representam os limites de audição dos psitacídeos levando-se em consideração um valor de 14dB de audição abaixo do ruído.

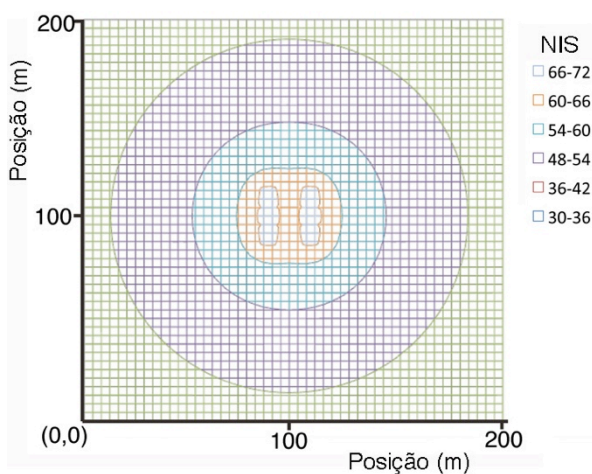


Figura 4.6. Isolinhas de Nível de Intensidade Sonora obtidas com o modelo de decaimento espacial da vocalização de alarme de seis indivíduos de *A. aurea*. Nos eixos x e y, a posição geográfica. A escala de cores apresentada no gráfico representam as intensidade.

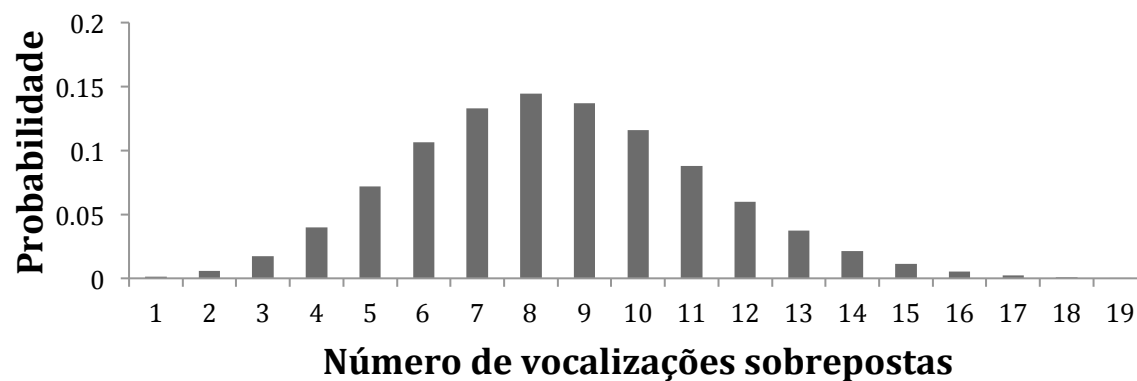


Figura 4.7. Distribuição das probabilidades de sobreposição da vocalização de *Aratinga aurea*, considerando-se um tempo de vocalização equivalente ao 10% do total e 85 indivíduos vocalizando.

TABELAS CAPÍTULO 4:

Tabela 4.1. Resumo dos modelos de decaimento logarítmico obtidos com a equação $NIS(d) =$

$NIS_{1m} - \delta \cdot \log_{10}(d)$. NIS_{1m} – Nível de intensidade sonora a uma distância de 1 metro; δ -

Constante de decaimento sonoro pela distância.

Espécie	NIS_{1m} (dB)	δ	r^2
<i>Ara ararauna</i>	84	-17.34	0.507
<i>Aratinga aurea</i>	73	-15.47	0.739
<i>Diopsittaca nobilis</i>	80	-16.81	0.576
<i>Aratinga aurea</i> alarme	78	-18.93	0.738

Tabela 4.2. Resumo dos modelos de decaimento utilizando-se do decaimento via propagação e

atmosférico com a equação $NIS(d) = NIS_{1m} - \alpha \cdot (d) - \delta \cdot \log_{10}(d)$. NIS_{1m} – Nível de intensidade

sonora a uma distância de 1 metro; δ - Constante de decaimento sonoro pela distância; α -

constante de absorção atmosférica, obtida com uma temperatura de 20°C e umidade de 50%

(Sutherland e Daigle 1998).

Espécie	NIS_{1m} (dB)	δ	α	r^2
<i>Ara ararauna</i>	81	-15.14	-0.010	0.513
<i>Aratinga aurea</i>	70	-12.82	-0.029	0.735
<i>Diopsittaca nobilis</i>	74	-12.34	-0.020	0.536
<i>Aratinga aurea</i> alarme	73	-15.03	-0.029	0.721

Tabela 4.3. Níveis de ruído encontrados em diferentes localidades de Brasília e do Goiás.

Localidade	Máximos (dB(A))	Mínimos (dB(A))
Formosa - GO	37	45
Formosa - GO (<i>G. chopi</i>)	53	58
Vicente Pirez - DF	41	46
UnB - DF	42	65

Tabela 4.4. Valores de nível sonoro de detectabilidade encontrados em diferentes localidades de Brasília e do Goiás, seguindo-se a média dos valores de mascaramento indicados para *Melopsittacus undulatus* por Lohr *et al.* (15 dB; 2003) e *Agaporris roseicollis* (13 dB (A); Busnel e Mebes 1975).

Localidade	Máximos (dB(A))	Mínimos (dB(A))
Formosa - GO	23	31
Formosa - GO (<i>G. chopi</i>)	39	44
Vicente Pirez - DF	27	32
UnB - DF	28	51

Tabela 4.5. Alcance em metro das vocalizações das espécies estudadas obtidas a partir dos modelos logaritmos. Os valores mínimos foram obtidos com o as maiores intensidades de ruído de fundo enquanto os valores de distância máxima, com os valores de ruído mínimos.

Espécie	Formosa		Formosa <i>G. chopi</i>		Vicente Pirez		UnB - DF	
	d Mín	d Máx	d Mín	d Máx	d Mín	d Máx	d Mín	d Máx
<i>A. ararauna</i>	1148	3322	204	397	1005	1953	81	1710
<i>A. aurea</i>	536	1763	77	163	462	972	27	838
<i>D. nobilis</i>	868	2598	146	290	757	1502	56	1310
<i>A. aurea</i> alarme	313	827	64	118	277	508	27	450

Tabela 4.6. Alcance em metro das vocalizações das espécies estudadas obtidas com a inclusão da absorção atmosférica. Os valores mínimos foram obtidos com o as maiores intensidades de ruído de fundo enquanto os valores de distância máxima, com os valores de ruído mínimos.

Espécie	Formosa		Formosa <i>G. chopi</i>		Vicente Pirez		UnB - DF	
	d Mín	d Máx	d Mín	d Máx	d Mín	d Máx	d Mín	d Máx
<i>A. ararauna</i>	700	1160	200	350	645	970	85	855
<i>A. aurea</i>	275	445	70	130	250	355	26	333
<i>D. nobilis</i>	490	770	150	260	455	625	58	590
<i>A. aurea</i> alarme	225	384	64	110	210	300	26	280

Tabela 4.7. Alcance da comunicação em relação ao número de indivíduos sobrepondo vocalizações obtida com a equação 10, que inclui o decaimento atmosférico.

Número de indivíduos	Alcance (m)		
	1	2	8
<i>Ara ararauna</i>	1160	1360	
<i>Aratinga aurea</i> alarme	384	450	590

Observamos que a alimentação não parece ser determinante na construção de modelos de distribuição das espécies de psitacídeos de cerrado. Ou ao menos, essa informação já se encontra presente nas camadas ambientais utilizadas na execução dos modelos de distribuição potencial, ou ainda a inclusão da dieta não se justifica diante do aumento da complexidade dos modelos. Se considerarmos que a maior parte das espécies aqui analisadas apresentam um certo grau de generalismo alimentar, ou ainda que elas apresentam uma baixa fidelidade alimentar, é realmente possível que a dieta não seja um fator determinante na distribuição dessas espécies. Assim, parece que as variáveis climáticas são realmente mais importantes na determinação de sua distribuição do que aspectos alimentares. Esse resultado era de certa forma esperado, à exceção da especialista *Orthopsittaca manilata*, em que esperávamos uma maior influência do buriti (*Mauritia flexuosa*) em sua distribuição.

A comunicação é, sem dúvida, um importante aspecto da biologia dos psitacídeos. Afinal, o que esperar de uma família cujos membros são capazes de imitar a fala humana? De fato é a comunicação vocal que mantém a complexidade da rede social presente nos psitacídeos, e dentre o seu vasto repertório vocal destaca-se o canto de vôo, a vocalização que possui a assinatura da espécie, e assim pode ser definida como o seu canto funcional. Mesmo levando-se em conta a grande proximidade filogenética de todo o grupo, as vocalizações de voo mantêm a especificidade necessária a um reconhecimento específico, tal como indicado por Hercules Florence, já no início do século XIX. A comunicação do grupo ocorre em grande distâncias e é com essa comunicação que os bandos mantêm a troca de informação durante a alimentação, é ela que permite que essas espécies se separem durante o dia para se alimentarem, e ainda congreguem-se em dormitórios numerosos durante a noite.

Vivemos, no entanto, em um ambiente em constante mudança. Em áreas antropizadas as mudanças são contundentes. O clima está mudando por meio do aquecimento global, grandes áreas de vegetação natural vem sendo manejadas para um cultivo extensivo, e ainda o ruído sonoro é um fator crescente no nosso planeta. Ainda não sabemos como a mudança de clima pode afetar essas populações de psitacídeos mas, devido a sua importância na distribuição dessas

espécies, pode de fato ter grande influência em sua manutenção em um local. Uma mudança climática drástica, como esperada com o aquecimento global, pode gerar um forte impacto nas espécies de psitacídeos, impactos esses que são ainda uma grande incógnita.

Nosso estudo mostra que algumas espécies de psitacídeos, os generalistas, não devem sofrer muito com a mudança da composição vegetacional, dado que, por exemplo, se alimentam de diversas plantas exóticas. No entanto, em áreas que estejam presentes monoculturas, nenhum recurso alimentar estaria disponível em algum período do ano e, assim, seria difícil mesmo para espécies generalistas manter populações nesses locais. Espécies especialistas, por outro lado, podem sofrer de forma severa a mudança de habitat devido a uma grande dependência. Assim, as veredas, muito comuns no cerrado, bem como suas matas de galeria, devem ser consideradas áreas de prioridade máxima de conservação, dado que podem não só assegurar alimento para a *Orthopsittaca manilata*, sítios reprodutivos para diversas espécies, e também pode ajudar no combate da erosão e assoreamento dos nossos rios.

O ruído, por outro lado pode vir a ser um problema mais sério para essas espécies, já que nossos modelos indicam uma redução alarmante no alcance da comunicação do grupo. Dado a importância da comunicação no uso de habitat das espécies, o aumento de ruído pode, via bloqueio de comunicação, impedir o uso normal do habitat por parte dessas espécies. A evolução selecionou um sistema de comunicação de extremo alcance, onde até a sobreposição vocal de indivíduos é utilizada em seu incremento. A existência de um sistema tão eficiente quanto a distância, por si só, ilustra sua importância, dado que a seleção natural atuou nesse sentido. Mas não é possível no presente momento determinar os reais impactos que o bloqueio da comunicação pode ocasionar. Possivelmente provocaria um uso de áreas de alimentação menores, dormitórios menos numerosos e assim mais suscetíveis à predação, ou ainda a redução da rede social dessas populações. A presença de ruído pode inclusive ser o fator que exclui essas espécies de ambientes urbanos, onde somente algumas poucas espécies são observadas. O fato é que ainda não é possível determinar o real impacto do aumento do ruído para essas populações, mas parece ser grande.

É fundamental que trabalhemos pela manutenção de um ecossistema diverso e repleto de interações, dado sua alta estabilidade. É somente por meio da diversidade que podemos garantir a estabilidade, e assim nossa própria sobrevivência. No entanto, os impactos causados pelo

homem, não só nas espécies de psitacídeos, parece ser grande, colocando nossa própria sobrevivência em risco.