

GABRIEL LOBREGAT DE OLIVEIRA

**PROCESSOS ECOLÓGICOS E EVOLUTIVOS NA COMUNICAÇÃO ACÚSTICA
ENTRE GRILOS: PARTIÇÃO DE NICHU ACÚSTICO E SELEÇÃO DE SÍTIOS DE
CHAMADO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2014

**Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Câmpus Viçosa**

T

O48p
2014

Oliveira, Gabriel Lobregat de, 1989-
Processos ecológicos e evolutivos na comunicação acústica
entre grilos : partição de nicho acústico e seleção de sítios de
chamado / Gabriel Lobregat de Oliveira. – Viçosa, MG, 2014.
ix, 55f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Inclui apêndices.

Orientador: Carlos Frankl Sperber.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.

Inclui bibliografia.

1. Grilo. 2. Grylloidea. 3. Interferência sonora.
4. Bioacústica. 5. Som de chamado. I. Universidade Federal de
Viçosa. Departamento de Biologia Geral. Programa de
Pós-graduação em Ecologia. II. Título.

CDD 22. ed. 595.726

GABRIEL LOBREGAT DE OLIVEIRA

**PROCESSOS ECOLÓGICOS E EVOLUTIVOS NA COMUNICAÇÃO ACÚSTICA
ENTRE GRILOS: PARTIÇÃO DE NICHOS ACÚSTICO E SELEÇÃO DE SÍTIOS DE
CHAMADO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 14 de fevereiro de 2014.

Prof. Dr. Sérgio Pontes Ribeiro

Prof. Dr. Ricardo Ildefonso de Campos

Prof. Dr. Carlos Frankl Sperber
(Orientador)

*A todos que em meio ao barulho incessante do
homem, param para escutar e se deleitar com o
canto da noite.*

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente aos meus pais, por sempre me acompanhar e me apoiar em meus objetivos. Agradeço por serem pais-corujas, mesmo que eu tente convencê-los do contrário. Por mais que estamos a muito tempo sempre tão distantes, sinto sempre sua presença na saudade.

À Gau, meu amor, sempre companheira e segurando a barra pra mim quando precisei. Por todas as conversas que me alegraram, me reconfortaram e me aliviaram. Obrigado por ter aparecido em minha vida, e desde então, por me fazer alguém feliz.

Ao Carlos Sperber, com quem eu aprendi muito nos últimos dois anos. Agradeço pelas nossas conversas, discussões e reuniões sobre meu trabalho e sobre tantos outros assuntos ecológicos, estatísticos, filosóficos e por aí vai. Muito obrigado pela exaltada empolgação quando eu falava das minhas ideias de trabalho! YEAAHH!!!

Ao Edison Zefa, por me apoiar a seguir nessa linha de pesquisa, por apostar em mim e confiar que eu conseguiria trabalhar com uma metodologia tão nova para a gente. Muito obrigado por se preocupar com minha carreira, por tentar colocar meu pé no chão e por puxar minha orelha quando precisava. Obrigado por confiar os gravadores SongMeter a mim (ainda não quebrei eles!).

Ao Luciano, pelas conversas, conselhos e por adorar tomar uma cerveja depois do campo! Agradeço pela grande ajuda nesse trabalho e pelos ensinamentos.

Aos membros da banca avaliadora, Prof. Sérgio Pontes Ribeiro e Prof. Ricardo Campos, por terem aceitado o convite e pelas valiosas contribuições, as quais elevaram substancialmente a qualidade desse trabalho.

À galera da amaZona, por todos os momentos divertidos, pelas conversas, pelas risadas e pelas rressacas! Morar na república fez esse mestrado se tornar muito mais divertido durante o tempo que passei em Viçosa.

Ao pessoal da Parambuco, por me acolher e fazer eu me sentir em casa. Obrigado pelas longas noites de conversa no buraco do tempo da cozinha, pelo bom humor, pelo ótimo convívio e pela amizade.

A Fabiene, Marcelo, Thiago, Marco Paulo e Cia., por fazer do laboratório um ambiente muito agradável e divertido de se trabalhar. Obrigado pelas piadas, pelo sarro, pelo café e pelo bom-humor de todos os dias.

A Alexandre Neutzling e Darlan Redü pelas valiosas conversas sobre biologia, sociedade, política, universo e por que não também as conversas sobre qualquer besteira que nos fizesse rir?

Aos professores das disciplinas que me ajudaram a amadurecer minha escrita e meu conhecimento sobre Ecologia.

À CAPES pela concessão da bolsa de estudos. Ao CNPq e à FAPEMIG pelo auxílio financeiro: processo 563360/2010-0, edital MCT/CNPq/MMA/MEC/CAPES/FNDCT – Ação Transversal/FAPs Nº 47/2010 - Sistema Nacional de Pesquisa em Biodiversidade - SISBIOTA Brasil e processo 556871/2009-0, edital MCT/CNPq/FNDCT nº 19/2009 - projeto PROSET.

A todos aqueles que de uma forma ou de outra me ajudaram durante o decorrer do Mestrado.

SUMÁRIO

RESUMO.....	vii
ABSTRACT.....	ix
INTRODUÇÃO GERAL.....	1
OBJETIVOS.....	4
Geral.....	4
Específicos.....	4
REFERÊNCIAS.....	6
CAPÍTULO 1 – PARTIÇÃO DO NICHU ACÚSTICO EM UMA ASSEMBLEIA DE GRILOS DA MATA ATLÂNTICA.....	9
INTRODUÇÃO.....	10
MATERIAL E MÉTODOS.....	12
Área de estudo.....	12
Gravações sonoras.....	12
Descrição dos sons de chamado.....	13
Reconhecimento taxonômico a partir dos sinais acústicos.....	14
Coocorrência	15
Sobreposição temporal de sinais.....	15
Sobreposição de frequência sonora.....	16
Análises estatísticas.....	16
RESULTADOS.....	18
DISCUSSÃO.....	24
Nicho acústico.....	24
Parâmetros temporais.....	26
Frequência sonora.....	27
CONCLUSÕES.....	28
REFERÊNCIAS.....	28

CAPÍTULO 2 – COMPORTAMENTO DE ESTRIDULAÇÃO, INTERAÇÕES AGONÍSTICAS E SEGREGAÇÃO DE SÍTIOS DE CHAMADO ENTRE DUAS ESPÉCIES SIMPÁTRICAS DE GRILOS COM SINAIS ACÚSTICOS SEMELHANTE.....	33
INTRODUÇÃO.....	34
MATERIAL E MÉTODOS.....	36
Área de estudo.....	36
Amostragem.....	37
Análises estatísticas.....	37
RESULTADOS.....	38
Comportamento de estridulação.....	38
Interações agonísticas.....	40
Seleção de sítios de chamado.....	41
DISCUSSÃO.....	42
Comportamento de estridulação.....	42
Comportamento agonístico.....	42
Seleção de sítios de chamado.....	43
CONCLUSÕES.....	44
REFERÊNCIAS.....	44
CONCLUSÕES GERAIS.....	47
APÊNDICES.....	48

RESUMO

OLIVEIRA, Gabriel Lobregat de, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2014. **Processos ecológicos e evolutivos na comunicação acústica entre grilos: partição de nicho acústico e seleção de sítios de chamado.** Orientador: Carlos Frankl Sperber. Co-Orientadores: Edison Zefa e Luciano de Pinho Martins.

A comunicação acústica é amplamente utilizada pelos animais, diminuindo o gasto de energia na busca ativa por parceiros sexuais. Para que a comunicação seja efetiva, os sinais acústicos devem passar por três processos: produção dos sinais pelo organismo, propagação dos mesmos pelo ambiente e recepção dos sinais por um receptor alvo. Por estar intimamente relacionada ao sucesso reprodutivo, a seleção natural favorece adaptações que aumentam a eficiência dos sinais em atingir o receptor e minimizam a interferência com outros sons provindos de fontes bióticas ou abióticas. Neste trabalho, estudamos processos de inibição da atividade acústica e de diferenciação nos parâmetros sonoros de espécies simpátricas de grilos, além de estratégias comportamentais relacionadas à emissão e à propagação dos sinais acústicos. No primeiro capítulo, avaliamos uma assembleia de grilos da Mata Atlântica quanto a eventuais processos ecológicos de inibição da atividade acústica, em resposta à interferência sonora interespecífica. Analisamos para todos os pares de espécies a relação entre a coocorrência das espécies e a similaridade nos parâmetros temporais e na frequência de seus sons de chamado. Também avaliamos processos de diferenciação dos sinais acústicos ao aplicarmos análises de modelos nulos sobre os parâmetros do som de chamado das espécies. Verificamos que: (i) a similaridade entre espécies quanto a componentes temporais dos parâmetros do som de chamado foi negativamente correlacionada com a coocorrência temporal entre elas e (ii) a similaridade na frequência sonora não se correlacionou significativamente com a coocorrência temporal. Também observamos espaçamento regular entre os valores de frequência das espécies, enquanto que diferenças nos componentes temporais dos parâmetros sonoros se deram ao acaso. Baseado nisso, inferimos que as espécies com parâmetros temporais semelhantes minimizam a interferência sonora interespecífica evitando emissão simultânea de sinais acústicos. O espaçamento regular entre as frequência sonoras das espécies fornece evidências de pressões seletivas atuando sobre toda a comunidade que favoreceram frequências sonoras diferentes, levando à partição regular do espaço sonoro e a diminuição da interferência entre as frequências. No segundo capítulo, trabalhamos questões relacionadas à produção, propagação e interferência sonora em duas espécies simpátricas de grilos, *Phyllocyrtus amoenus* e *Cranistus coliurides*, que apresentam

frequências sonoras semelhantes. Para isto, avaliamos eventuais estratégias comportamentais de aumento da intensidade sonora durante a estridulação, as interações agonísticas em relação à ocupação de poleiros, e sua escolha por sítios de chamado quanto à altura em relação ao solo e às dimensões das folhas utilizadas como sítio. Verificamos que as duas espécies apresentaram comportamento semelhante durante a estridulação, utilizando a superfície das folhas como defletores acústicos e emitindo sinais acústicos em múltiplas direções. Observamos interações agonísticas intra- e interespecíficas de defesa de sítio de chamado, sempre com expulsão de um dos competidores ao final. Os sítios de chamado utilizados pelas duas espécies foram semelhantes quanto às dimensões do limbo foliar, porém as espécies apresentaram diferenças quanto à altura em relação ao solo. O comportamento de estridulação observado para as duas espécies nos fornece evidências de que ambas estariam maximizando o raio de ação dos sinais acústicos emitidos. As interações agonísticas provavelmente se relacionam à ocupação de melhores sítios de chamado para a propagação dos seus sinais. Ao considerarmos a semelhança entre as espécies quanto às suas frequências sonoras, sugerimos que a similaridade nas dimensões das folhas utilizadas como sítio está relacionada à ocupação de locais onde a propagação de seus sinais é melhor.

ABSTRACT

OLIVEIRA, Gabriel Lobregat de, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, February, 2014. **Ecological and evolutionary processes in cricket acoustic communication: acoustic niche partitioning and competition for calling sites.** Advisor: Carlos Frankl Sperber. Co-Advisors: Edison Zefa and Luciano de Pinho Martins.

Acoustic communication is used by a large amount of animals for the search of sexual mates to be easier and reducing energy spent on it. For communication to be successful, signals must undergo three processes: production by a sound source, propagation through the environment, and reception by the target receiver. Due to its intimate relationship to reproductive success, natural selection benefits adaptations that raises the efficiency of signals to reach the receiver and minimize sound interference with other sounds. In the present work, we assessed questions related to the three processes of acoustic communication: production, propagation and receiving. In the first chapter, we study an Atlantic Forest cricket assemblage and evaluated possible ecological processes of acoustic activity inhibition in response to sound similarity. We also evaluated processes of acoustic signals differentiation by using null models approach on the calling song parameters. We found that resemblance between species in their calling song temporal components was negatively correlated to temporal cooccurrence between them, but no influence of cooccurrence in frequency similarities. We also observed regular spacing between species sound frequencies, whereas differences in temporal components of signals didn't differ from the null model. Thus, we infer that species with similar temporal parameters minimize sound interference by avoiding calling together. Even spacing in sound frequency values are evidences of community-wide selective pressures that lead to regular partitioning of sound space. In the second chapter, we evaluated the behavioral strategies during sound emission, the possible agonistic interactions and calling site use regarding height and leaf blade dimensions in two sympatric cricket species (*Phylloscirtus amoenus* and *Cranistus colliurides*) with similar sound frequencies. We found that both species presented similar stridulation behavior, using leaf surfaces as sound baffles and emitting acoustic signals to multiple directions. We observed intra and interspecific agonistic interactions related to calling site dispute. Calling sites of both species were similar in leaf dimensions, but different in height. The stridulation behavior provides us evidences of maximization of acoustic signals range. Agonistic interactions seems to be related to dispute for better calling sites to emit acoustic signals. Similarities in leaf dimensions may be related to the similarities in their sound frequencies, so their signals suffer the same constraints imposed by obstacles.

INTRODUÇÃO GERAL

A comunicação acústica é amplamente utilizada por vários grupos de animais como aves, anfíbios, grilos, e cigarras, e permite que estes se comuniquem a longas distâncias, reduzindo o gasto de energia na busca ativa por parceiros sexuais (BAILEY, 1991; CLARIDGE, 2006). Para que a comunicação seja efetiva, sinais acústicos devem passar por três processos: produção dos sinais por uma fonte sonora, propagação dos mesmos pelo ambiente, e detecção e tradução pelo receptor alvo (FORREST, 1994; MARTEN & MARLER, 1977; RICHARDS & WILEY, 1980; RÖMER, 1998; WILEY & RICHARDS, 1978). A comunicação acústica está intrinsecamente relacionada às questões reprodutivas, e espera-se que pressões seletivas tenham atuado sobre os indivíduos aumentando a eficiência da produção sonora (BENNET-CLARK, 1987; FORREST, 1982, 1991; TOMS, 1984), promovendo adaptações que maximizem a propagação dos sinais (BRUMM & SLABBEKOORN, 2005; FORREST, 1994; MARTEN & MARLER, 1977; MORTON, 1975; RÖMER, 1993; WILEY & RICHARDS, 1978), e facilitando a detecção de seus sinais por indivíduos receptores (JAIN *et al.*, 2014; POLLACK, 1998; SCHIMIDT *et al.*, 2011, 2013).

A eficiência da produção sonora está relacionada à emissão de sons com alta intensidade e com características específicas que permitem seu reconhecimento pelo receptor alvo. Diferentes padrões morfológicos e estratégias comportamentais foram selecionados ao aumentar a intensidade dos sinais acústicos, aumentando as chances de atrair maior número de fêmeas em um maior raio de ação dos sinais (BAILEY, 1991; BENNET-CLARK, 1987; FORREST, 1982, 1991; TOMS, 1984). Já, a especificidade dos sinais acústicos surgiu em resposta à seleção de indivíduos que atraíssem primariamente parceiros sexuais coespecíficos através do som (HONDA-SUMI, 2005).

A propagação sonora é influenciada por diversos fatores que afetam a estrutura dos sinais acústicos ao causar efeitos deletérios como a reflexão, reverberação e absorção de sinais (BRUMM & SLABBEKOORN, 2005; FORREST, 1994; MARTEN & MARLER, 1977; RÖMER, 1998; WILEY & RICHARDS, 1978). Estruturas como galhos, folhas, troncos e outros obstáculos afetam a propagação ao criar obstáculos às ondas sonoras causando sua degradação e diminuindo a distância que alcançam (RICHARDS & WILEY, 1980). As chances de um obstáculo causar empecilhos para a propagação do som estão diretamente relacionadas ao comprimento de onda do sinal acústico e ao tamanho do obstáculo (LEROY, 1979). Sinais acústicos que apresentam comprimento de onda de cinco centímetros, por

exemplo, conseguem ultrapassar obstáculos com tamanho menor que este por difração. Considerando que o comprimento de onda é determinado pela frequência sonora, espécies adaptaram-se através de ajustes da frequência de seus sinais acústicos à estrutura da vegetação em que vivem, como demonstrado para aves por Morton (1975).

Além da vegetação, gradientes microclimáticos e o solo também podem interferir na propagação dos sinais. Gradientes microclimáticos formam zonas de diferentes temperaturas no ar, as quais funcionam como superfícies refletoras quando as ondas sonoras as encontram (RÖMER; 1998; WILEY & RICHARDS, 1980). Muitas espécies de insetos e anfíbios superam esse problema ao restringir sua atividade acústica ao amanhecer, entardecer, ou à noite, onde diferenças na temperatura do ar não são tão pronunciadas (JAIN *et al.*, 2014; PIERCY *et al.*, 1977; RIEDE, 1996). A degradação do som causada pelo solo é inversamente proporcional à distância em que uma fonte sonora se encontra do mesmo (FORREST, 1994). Desta forma, a altura em relação ao solo em que um indivíduo se encontra influencia substancialmente na distância em que seus sinais se propagam, de modo que quanto mais distante do solo um indivíduo se encontra, menor a degradação de seus sinais acústicos pelo solo (ARAK & EIRIKSSON, 1992; PAUL & WALKER, 1979).

A capacidade de um indivíduo reconhecer os sinais acústicos de coespecíficos é afetada pela interferência sonora causada por fontes abióticas como correntes de ar e corpos d'água, ou por fontes bióticas como os sons produzidos por outros animais (RÖMER, 1998). Em ambientes tropicais, a alta diversidade reflete em várias espécies emitindo sinais acústicos ao mesmo tempo (LANG *et al.*, 2005). Isto gera um ambiente propício para que a interferência sonora ocorra entre sinais acústicos heteroespecíficos, diminuindo as chances de detecção destes sinais pelos receptores (WOLLERMAN & WILEY, 2002).

Várias estratégias surgiram como forma de diminuir este processo. Uma delas é a segregação de frequências sonoras, onde espécies emitem sinais acústicos em bandas de frequência específicas, diminuindo ou neutralizando a sobreposição com outras espécies (LEROY, 1979; RIEDE, 1993; RÖMER, 1998; SCHMIDT *et al.*, 2013; SUEUR, 2002). Este processo é particularmente importante para espécies em que o espectro de frequências sonoras audível pelos indivíduos é reduzido (demonstrado para algumas espécies de anfíbios e de grilos), de forma a somente reconhecer sons que possuam frequências semelhantes a dos sinais acústicos emitidos pela espécie (AMÉZQUITA, 2011; GERHARDT & HUBER, 2002). O padrão de segregação de frequências é bem evidenciado em comunidades tropicais, ocorrendo não somente entre diferentes espécies, mas entre grupos taxonômicos mais amplos,

como grilos, anfíbios e esperanças (RIEDE, 1993; SCHMIDT *et al.*, 2013; SUEUR, 2002; ZEFA, 2006).

Outra forma de evitar a interferência sonora é a partição temporal da atividade acústica entre espécies. A segregação temporal pode ocorrer ao longo de diferentes escalas de tempo. Espécies podem emitir sinais acústicos em diferentes meses ao longo do ano (SUEUR, 2002), horários do dia (GOGALA & RIEDE, 1995), ou até mesmo em escalas mais precisas em que indivíduos dessincronizam seus sinais com o barulho provocado pelo ambiente e por outras espécies emitindo som (BRUMM, 2006; JAIN *et al.*, 2014; LEROY, 1979). Em ensíferos de florestas tropicais, a similaridade entre os sinais acústicos pode ser um dos principais fatores responsáveis por esta segregação (JAIN *et al.*, 2014).

Anfíbios, cigarras e grilos podem também segregar-se espacialmente, ocupando diferentes microhabitats ou estratos da vegetação (HODL, 1977; SCHMIDT *et al.*, 2013; SUEUR, 2002). Distâncias maiores entre os indivíduos minimizam as chances de os raios de ação dos sinais acústicos se encontrarem (JAIN *et al.*, 2014; LATIMER, 1981; SCHMIDT *et al.*, 2013; SUEUR, 2002). Em ensíferos, o espaçamento pode ocorrer independente de preferências quanto a algum tipo de microhabitat, mas sim determinado pela percepção mútua entre eles e consequente escolha de sítios de chamado onde sua distância seja suficiente para minimizar a interferência sonora (JAIN *et al.*, 2014; LATIMER, 1981). Já para anfíbios e cigarras, a segregação de microhabitats já se demonstrou importante, principalmente quando está correlacionada com a semelhança entre os sinais acústicos das diferentes espécies (HODL, 1977; SUEUR, 2002).

O nicho de uma espécie é definido por Hutchinson (1957) como um hypervolume multidimensional em que cada dimensão corresponde a um dos fatores (seja ele biótico ou abiótico) que determinam a persistência da espécie em um determinado local. Ao considerarmos este conceito, algumas dimensões do nicho de espécies que emitem sinais acústicos podem estar relacionadas à comunicação sonora (GREENFIELD, 1983; SCHNEIDER *et al.*, 2008; SCHMIDT *et al.*, 2013). Tais dimensões formam o “nicho acústico”, o qual é definido como a combinação da frequência sonora dos sinais acústicos com o espaço físico e o tempo utilizados durante a atividade sonora de uma espécie (SCHNEIDER *et al.*, 2008). Neste caso, a interferência sonora seria um indicativo de sobreposição do nicho acústico, o que nos permite avaliar os processos que minimizam a interferência como processos de partição do nicho acústico (SCHMIDT *et al.*, 2013).

Os grilos se comunicam por meio de sinais acústicos produzidos pelas suas asas anteriores, geralmente para fins reprodutivos (ALEXANDER, 1957; WALKER, 1962). A baixa variação na frequência sonora, somada à ausência de aprendizado na emissão sonora (como ocorre em aves e mamíferos) e à relativa simplicidade dos seus sinais acústicos (BENNET-CLARK, 1999; GERHARDT; HUBER, 2002), tornam os grilos bons modelos para avaliar questões envolvidas com a sobreposição de nicho acústico e o comportamento sonoro. Neste trabalho, consideramos os três processos presentes na comunicação sonora (emissão, propagação e recepção) ao avaliar características comportamentais e processos ecológicos que possam estar relacionadas ao aumento na eficiência da comunicação pelo som.

No primeiro capítulo desta dissertação, investigamos eventuais processos que minimizam a interferência sonora entre as espécies de uma assembleia de grilos de Mata Atlântica, ao avaliar a presença de segregação temporal da atividade acústica entre diferentes espécies e segregação de valores dos parâmetros sonoros de seus sinais acústicos. No segundo capítulo, avaliamos o comportamento de estridulação, a seleção de sítios de chamado e as interações agonísticas entre *Phylloscirtus amoenus* e *Cranistus colliurides*, duas espécies de grilos com alta sobreposição na frequência sonora do som de chamado.

OBJETIVOS

Geral:

Avaliar a ocorrência ou não de processos de segregação temporal da atividade acústica em resposta à similaridade dos sinais acústicos, bem como possíveis pressões seletivas ou processos ecológicos envolvidos na diferenciação dos sinais acústicos em uma assembleia de grilos da Mata Atlântica. Também avaliar em *Phylloscirtus amoenus* e *Cranistus colliurides* o comportamento de estridulação, a seleção de sítios de chamado e a possibilidade de interações agonísticas envolvidas na ocupação desses sítios.

Específicos:

a) Descrever o som de chamado das espécies de grilos da Reserva Natural Vale (Linhares/ES) quanto aos parâmetros espectrais e temporais;

b) Avaliar a semelhança nos parâmetros espectrais e temporais, e a coocorrência temporal entre cada par de espécies observadas na área de estudo;

c) Avaliar se há correlação entre a coocorrência temporal e a similaridade no som de chamado;

d) Avaliar através de modelos nulos se diferenças no som de chamado entre as espécies ocorrem ao acaso ou são regularmente espaçadas;

e) Caracterizar e comparar o comportamento de estridulação de *Phylloscyrtus amoenus* e *Cranistus colliurides*, destacando a altura em relação ao solo dos sítios de chamado, bem como as dimensões das folhas utilizadas como sítio;

f) Caracterizar o comportamento agonístico entre machos das duas espécies.

REFERÊNCIAS

- ALEXANDER, R. D. 1957. Sound production in associated behavior in insects. **Ohio Journal of Science**. v.57, n.2, p.101-13.
- AMÉZQUITA, A. et al. 2011. Acoustic interference and recognition space within a complex assemblage of dendrobatid frogs. **Proceedings of the Natural Academy of Sciences**. v. 108, n. 41, p.17058-17063.
- ARAK, A.; EIRIKSSON, T. 1992. Choice of singing sites by male bushcrickets *Tettigonia viridissima*) in relation to signal propagation. **Behavioural Ecology and Sociobiology**. v.30, p.365-372.
- BAILEY, W. J. 1991. **Acoustic Behaviour of Insects: An evolutionary perspective**. 1ed. New York: Chapman and Hall. 225p.
- BENNET-CLARK, H. C. 1987. The tuned singing burrow of mole crickets. **Journal of Experimental Biology**. v.128, p.383–409.
- BENNET-CLARK, H. C. 1999. Resonators in insect sound production: how insects produce loud pure-tone songs. **The Journal of Experimental Biology**. v.202, p. 3347-3357.
- BRUMM, H. 2006. Signalling through acoustic windows: nightingales avoid interspecific competition by short-term adjustment of song timing. **Journal of Comparative Physiology A**. v.192, p.1279-1285.
- BRUMM, H.; SLABBEKOORN, H. 2005. Acoustic communication in noise. **Advances in the Study of Behavior**. v.35, p.151-209.
- CLARIDGE, M. F. 2006. **Insect sounds and communication – An Introduction**. In: DROSOPOULOS, S.; CLARIDGE, M. F. eds. *Insect sounds and communication: Physiology, Behaviour, Ecology and Evolution*. 1ed. Boca Raton: Taylor & Francis Group. p. 3-10.
- FORREST, T. G. 1982. Acoustic communication and baffling behaviour of crickets. **Florida Entomologist**. v.65, n.1, p.33–44.
- FORREST, T.G. 1991. Power output and efficiency of sound production by crickets. **Behavioural Ecology**. v.2, n.4, p.327-338.
- FORREST, T. G. 1994. From sender to receiver: Propagation and environmental effects on acoustic signals. **American Zoologist**. v.34, p.644-654.
- GEHARDT, H.C.; HUBER, F. 2002. **Acoustic communication in insects and anurans: common problems and diverse solutions**. Chicago: The University of Chicago Press. 542p.
- GOGALA, M.; RIEDE, K. 1995. Time sharing of song activity by cicadas in Temengor Forest Reserve, Hulu Perak, and in Sabah, Malaysia. **Malayan Nature Journal**. v.48, p.297-305.

GREENFIELD, M. D. 1983. Reproductive isolation in clearwing moths (Lepidoptera: Sesiidae): a tropical-temperate comparison. **Ecology**. v.64, p.362–375.

HÖDL, W. 1977. Call differences and calling song segregation in Anuran species of central Amazonian floating meadows. **Oecologia**. v.28, p.351-363.

HONDA-SUMI, E. 2005. Difference in calling song of three field crickets of the genus *Teleogryllus*: the role in premating isolation. **Animal Behaviour**. v.89, p.881-889.

HUTCHINSON, G. E. 1957. Concluding remarks. Cold Springs Harbor Symposium. **Quantitative Biology**, v.22, p.415-427.

JAIN, M. et al. 2014. A rain forest dusk chorus: cacophony or sounds of silence? **Evolutionary Ecology**. v.28, p.1-22.

LANG, A. et al. 2005. **Predation and noise in communication networks of neotropical katydids**. In: MCGREGOR, P., ed. Animal communication networks. Cambridge: Cambridge University Press. p. 152–169.

LATIMER, W. 1981. Acoustic competition in bush crickets. **Ecological Entomology**. v.6, p.35-45.

LEROY, Y. 1979. **L'univers sonore animal. Rôles Et Évolution De La Communication Acoustique**. 1.ed. Paris: Gauthier-Villars. 350p.

MARTEN, K.; MARLER, P. 1977. Sound transmission and its significance for animal vocalization. I. Temperate Habitats. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. v.2, p.271- 290.

MORTON, E. S. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. **American Naturalist**. v.109, n.965, p.17-34.

PAUL, R. C.; WALKER, T. J. 1979. Arboreal singing in a burrowing cricket, *Anurogryllus arboreus*. **Journal of Comparative Physiology**. v.132, v.217-223.

PIERCY, J. E.; EMBLETON, T. F. W.; SUTHERLAND, L. C. 1977. Review of noise propagation in the atmosphere. **Journal of the Acoustical Society of America**. v.61, p.1402-1418.

POLLACK, R. **Neural processing of acoustic signals**. 1998. In: HOY, R.R; POPPER, A.N.; FAY, R.R., eds. Comparative hearing: Insects. New York: Springer Handbook of auditory research. p.139-196.

RICHARDS, D. G.; WILEY, R. H. 1980. Reverberations and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest: implications for animal communication. **American Naturalist**. v.115, p.381-399.

RIEDE, K. 1993. Monitoring biodiversity: Analysis of Amazonian rainforest sounds. **Ambio**. v.22, n.8, p.546-548.

- RIEDE, K. 1996. **Diversity of sound-producing insects in a Bornean lowland rain forest.** In: D.S. Edwards et al W.E. Booth & S.C. Choy (Hrsg.): Tropical Rainforest Research - Current Issues. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands. pp. 77-84.
- RÖMER, H. 1993. Environmental and biological constraints for the evolution of long-range signalling and hearing in acoustic insects. **Philosophical Transactions of the Royal Society B.** v.340, p.179-185.
- RÖMER H. 1998. **The sensory ecology of acoustic communication in insects.** In: HOY, R.R.; POPPER, A.N.; FAY, R.R, eds. Comparative hearing: Insects. New York: Springer Handbook of auditory research. p.63-96.
- SCHMIDT, A. K. D.; RIEDE, K. 2013; RÖMER, H. 2011. High background noise shapes selective auditory filters in a tropical cricket. **The Journal of Experimental Biology.** v.214, p.1754-1762.
- SCHMIDT, A. K. D.; RÖMER, H.; RIEDE, K. 2013. Spectral niche segregation and community organization in a tropical cricket assemblage. **Behavioral Ecology.** v.24, n.2, p.470-480.
- SCHNEIDER, C. et al. 2008. Acoustic Niches of Siberut Primates. **International Journal of Primatology.** v.29, p.601–613.
- SUEUR, J. 2002. Cicada acoustic communication: potential sound partitioning in a multispecies community from Mexico (Hemiptera: Cicadomorpha: Cicadidae). **Biological Journal of the Linnean Society.** v.75, p.379-394.
- TOMS, R.B. 1984. Directional calls and effects of turning behaviour in crickets. **Journal of the Entomological Society of Southern Africa.** v.47, n.2, p.309-312.
- WALKER, T. J. 1962. Factors responsible for intraspecific variation in the calling song of crickets. **Evolution.** v.16, n.4, p.407-428.
- WILEY, R. H.; RICHARDS, D. G. 1978. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations. **Behavioral Ecology and Sociobiology.** v.3, p.69-94.
- WOLLERMAN, L.; WILEY, R. 2002. Background noise from a natural chorus alters female discrimination of male calls in a Neotropical frog. **Animal Behaviour.** v.62, p.15-22.
- ZEFA, E. 2006. Comparison of calling songs in three allopatric populations of *Endecous itatibensis* (Orthoptera, Phalangopsinae). **Iheringia, Série Zoológica.** v.96, n.1, p.13-16.

CAPÍTULO 1

PARTIÇÃO DO NICHU ACÚSTICO EM UMA ASSEMBLEIA DE GRILOS DA MATA ATLÂNTICA

G.L. OLIVEIRA^{1,2}; L.P. MARTINS³, E. ZEFA⁴, C.F. SPERBER²

¹ *Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Viçosa, 36570-971, Viçosa – MG, Brasil.*

² *Laboratório de Orthoptera, Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Viçosa, 36570-971, Viçosa – MG, Brasil.*

³ *Coordenação de Biodiversidade, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Av. André Araújo, 2936, Manaus, Brasil.*

⁴ *Laboratório de Zoologia de Invertebrados, Departamento de Zoologia e Genética, Universidade Federal de Pelotas, Campus Universitário Capão do Leão s/n, Capão do Leão, Brasil.*

Resumo Em ambientes tropicais, muitas espécies se comunicam por sinais acústicos simultaneamente, e a sobreposição destes sinais pode afetar a efetividade da comunicação. Desta forma, é possível que processos ecológicos de segregação da atividade acústica ocorram entre espécies com parâmetros sonoros semelhantes, ou que pressões seletivas atuem sobre as espécies causando a diferenciação de seus sinais e diminuindo a interferência sonora entre elas. Neste trabalho investigamos processos que influenciam a sobreposição de nicho acústico em uma comunidade de grilos da Mata Atlântica, ao avaliar a segregação da atividade acústica entre elas quanto a similaridade nos seus sinais acústicos e também se diferenças no som de chamado entre as espécies se dão ao acaso ou devido a presença de pressões seletivas atuando na comunidade. Quantificamos a coocorrência temporal entre cada par de espécies das 18h às 00h e testamos sua correlação com a sobreposição temporal de sinais acústicos e com a sobreposição de frequência sonora. Também quantificamos componentes temporais (duração do *chirp* e intervalo entre *chirps*) e a frequência sonora dos sinais acústicos e avaliamos através de modelos nulos se diferenças entre espécies quanto aos seus sons de chamado são aleatórias ou não. Encontramos correlação negativa entre a sobreposição temporal do som de chamado e a coocorrência temporal entre espécies. Similaridades na frequência sonora não influenciaram a coocorrência entre as espécies, porém valores de frequência sonora se demonstraram sobredispersos, demonstrando que as diferenças entre eles não ocorrem ao acaso. Desta forma, sugerimos dois processos responsáveis por diminuir a sobreposição de nicho acústico entre espécies de grilos: i) semelhanças entre as espécies quanto aos componentes temporais do som de chamado levam à assincronia de suas atividade acústica e ii) o padrão regular de diferenças na frequência sonora entre as espécies é resultado de pressões seletivas atuando como forma de diminuir a interferência sonora interespecífica.

Palavras-Chave: Grylloidea, bioacústica, ecologia de comunidades, coexistência de espécies, comunicação acústica.

Abstract In tropical environments, many species communicate with acoustic signals simultaneously. This allows masking interference to occur, decreasing communication efficiency. Thus, it is expected to occur ecological processes involved in segregation of acoustic activity between species with similar sound parameters, or selective pressures to act upon species causing differentiation of signals and decreasing sound masking between them. In this work, we investigate possible processes that act on acoustic niche overlap in a cricket community at the Atlantic Forest, by evaluating interspecific segregation of acoustic activity in relation to resemblance in acoustic signals and also testing if differences in calling song between species are random or due to selective pressures acting on the community. We quantified temporal co-occurrence between each pair of species between 06p.m. and 00a.m. and tested its correlation with temporal overlap of acoustic signals and frequency overlap. We also quantified temporal components (*chirp* duration and interval between *chirps*) and sound frequency to evaluate with null models if differences in calling song of species are random or not. We found a negative correlation between temporal overlap of signals and temporal co-occurrence of species. Overlap of frequencies did not influence the co-occurrence between species, however sound frequency values were over-dispersed, demonstrating non-randomness of their differences. Thus, we suggest two processes responsible for decreasing acoustic niche overlap between cricket species: i) resemblance between species in temporal components of acoustic signals leads to asynchrony of acoustic activity and ii) regular spacing of sound frequency differences between species results from selective pressures decreasing interspecific sound masking.

Keywords: Grylloidea, bioacoustics, community ecology, species coexistence, acoustic communication.

INTRODUÇÃO

A comunicação através de sinais acústicos é amplamente utilizada por vários grupos de animais, geralmente para fins reprodutivos (BAILEY, 1991; CLARIDGE, 2006). A grande diversidade presente em florestas tropicais (ERWIN, 1983) reflete um grande número de animais que se comunicam através de sinais acústicos (LANG *et al.*, 2005; SCHIMIDT *et al.*, 2011). Em ambientes sob condições de alto ruído sonoro e interferência com sinais acústicos de outras espécies, a detecção, o reconhecimento e a localização dos sinais pelo indivíduo receptor podem ser prejudicados (LANGEMANN & KLUMP, 2005; RÖMER, 1998; WOLLERMAN & WILEY 2002).

Dentre os sinais acústicos do repertório dos animais, destaca-se o som de chamado pela sua função de atrair parceiros sexuais para o acasalamento (SEARCY & ANDERSSON, 1986). O sucesso reprodutivo de machos que emitem o som de chamado é influenciado pela eficiência de propagação desses sinais e identificação dos mesmos pelas fêmeas (FORREST, 1994). Considerando sua importância, presume-se que pressões seletivas atuam sobre os indivíduos e consequentemente sobre os sinais acústicos que emitem, minimizando efeitos de

interferência sonora e ambiguidade entre diferentes espécies, de forma a aumentar a eficiência na comunicação sonora.

Várias estratégias foram sugeridas como forma de evitar a interferência sonora entre espécies. Espécies podem segregar-se espacialmente em diferentes estratos na vegetação, diferentes microhabitats ou independente de preferências quanto a algum tipo de microhabitat, mas sim pela percepção mútua entre indivíduos interespecíficos e consequente escolha de sítios de chamado onde sua distância seja suficiente para minimizar a interferência sonora (HODL, 1977; JAIN *et al.*, 2014; SCHMIDT *et al.*, 2013). Jain *et al.* (2014) sugere que a sobreposição temporal da atividade acústica interespecífica pode ser reduzida em quatro escalas temporais diferentes: (1) diferenças sazonais (escala temporal de meses); (2) diferenças no horário de atividade (escala temporal de horas); (3) ambas as espécies possuem atividade acústica no mesmo horário, mas evitam emitir sinais ao mesmo tempo (escala temporal de minutos); (4) diferenças nos componentes temporais dos sinais acústicos podem resultar em baixos níveis de sobreposição (escala temporal de segundos ou milisegundos).

Além da segregação espaço-temporal, a segregação interespecífica de frequências sonoras também diminui a interferência sonora (LEROY, 1979; RIEDE, 1993, 1997; SCHMIDT *et al.*, 2013; SUEUR, 2002), especialmente para aquelas espécies que emitem bandas de frequência estreitas como os grilos, nas quais a sensibilidade dos órgãos receptores dos sinais a outras frequências sonoras é menor (ver POLLACK, 1998). No entanto, poucos trabalhos apresentam métodos quantitativos e rigor estatístico para avaliar se tais processos são determinados pela interferência sonora ou por outros fatores.

A teoria de nicho considera que as chances de duas ou mais espécies coocorrerem aumentam quando estas apresentam diferenças em seus nichos (CHASE & LEIBOLD, 2003; GAUSE, 1936; HARDIN, 1960; TILMAN, 1982). O nicho de uma espécie é definido por Hutchinson (1957) como um hypervolume multidimensional em que cada dimensão corresponde a um dos fatores (biótico ou abiótico) que determinam a persistência da espécie em um determinado local. Ao considerarmos este conceito, algumas dimensões do nicho em espécies que se comunicam acusticamente podem estar relacionadas a este tipo de comunicação (GREENFIELD, 1983; SCHNEIDER *et al.*, 2008; SCHMIDT *et al.*, 2013).

Tais dimensões formam o “nicho acústico”, o qual é definido como a combinação da frequência sonora dos sinais acústicos com o espaço físico e o tempo utilizados durante a atividade sonora de uma espécie (SCHNEIDER *et al.*, 2008). Neste caso, a interferência

sonora seria um indicativo de sobreposição do nicho acústico, o que permite considerar processos que minimizam a interferência sonora como processos de partição de nicho.

Os grilos são um ótimo modelo para avaliar competição acústica devido à baixa variação na frequência sonora, à ausência de aprendizado na emissão de sinais (como ocorre em aves e mamíferos) e à relativa simplicidade dos seus sinais acústicos (BENNET-CLARK, 1999; GERHARDT & HUBER, 2002). Neste trabalho, avaliamos o nicho acústico das espécies de uma assembleia de grilos da Mata Atlântica e testamos as seguintes hipóteses: (i) espécies de grilos com sinais acústicos semelhantes evitam a emissão simultânea de sinais acústicos (escala temporal de minutos); (ii) as diferenças nos parâmetros temporais e na frequência sonora entre os sinais acústicos das espécies são regularmente espaçadas, fornecendo evidências de pressões seletivas estruturando os sinais da comunidade.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado na Reserva Natural Vale (19° 06' S 39° 45' O), unidade de conservação de 22000 ha, localizada 30 km ao norte do Rio Doce, entre os municípios de Linhares e Jaguaré, nordeste do Espírito Santo. A Reserva é constituída principalmente por Floresta de Tabuleiro, um intermediário entre Floresta Ombrófila Mista e Floresta Estacional Semidecídua, de acordo com a classificação de Jesus e Rolim (2005).

A temperatura média anual é de 23,3°C, variando em média entre 14,8 e 34,2°C ao longo dos meses. O relevo apresenta grandes áreas planas abaixo dos 100 m de altitude em relação ao nível do mar e o clima é tropical quente e úmido, com estação seca no inverno e chuvosa no verão, e precipitação média de 1200 mm ao ano. As coletas foram realizadas na estação seca, entre os dias 22 e 24 de junho de 2012.

Gravações sonoras

Registramos o som ambiente através de gravadores autônomos à prova d'água SongMeter SM2 (Wildlife Acoustics, Inc.). Cada gravador possui dois microfones apontados para direções opostas, e um sensor de temperatura regulado para registro a cada 5 min.

Programamos os microfones para registrar sinais acústicos com ganho de +36 dB e filtro de frequências abaixo dos 100 Hz. Os gravadores geraram arquivos com taxa de amostragem de 44100 amostras por segundo, a qual fornece espectogramas com variação de 0 a 22000 Hz. Esta variação abrange todas as frequências sonoras conhecidas para sinais acústicos de Grylloidea (ROBILLARD & DESUTTER-GRANDCOLLAS, 2004).

Instalamos quatro gravadores distantes no mínimo 150 m entre si para evitar o registro de sinais acústicos emitidos por uma mesma fonte sonora em gravadores distintos, assegurando a independência entre os pontos amostrais. Programamos os gravadores para registrar o som ambiente por 5 min a cada meia hora, das 18h às 23h30 ao longo de dois dias. Tal desenho amostral gerou um total de 96 arquivos de áudio de 5 min cada, que representam 96 situações onde as espécies poderiam ou não emitir sinais. Desta forma, a coocorrência entre as espécies foi avaliada tanto temporalmente (em 12 horários distintos ao longo de 2 dias) quanto espacialmente (em 4 gravadores posicionados em diferentes locais).

Descrição dos sons de chamado

Analizamos os arquivos de áudio do ambiente através do software SongScope V4 (Wildlife Acoustics, Inc.), a partir do qual foram gerados espectogramas através das seguintes configurações: resolução 16 bit, Fast Fourier Transformation (FFT)-Lenght 512, FFT- Overlap 1/2.

Devido à sua função de atrair fêmeas coespecíficas para o acasalamento e à atuação como mecanismo de isolamento pré-copulatório (ALEXANDER, 1957; WALKER, 1962), o som de chamado pode ser utilizado na determinação das espécies que emitem sinais acústicos. Dessa forma, consideramos os diferentes sons de chamado observados no trabalho como provenientes de entidades taxonômicas específicas, mesmo não havendo coleta manual e identificação dos indivíduos.

A partir dos arquivos de áudio do ambiente isolamos arquivos com o som de chamado de indivíduos de todas as espécies de grilo observadas nas gravações. Tal procedimento foi realizado para separar o som do indivíduo de sons provenientes de outras fontes sonoras também presentes na gravação, facilitando a obtenção dos parâmetros do som de chamado. Analisamos estes arquivos isolados através do software Avisoft SAS-Lab Lite para descrever o som de chamado quanto à frequência sonora dominante, duração do *chirp* e intervalo entre *chirps* (ver APÊNDICE A para descrição das variáveis do som de chamado). Para espécies

que estridulam em *trill*, desconsideramos o intervalo entre *chirps* e calculamos a duração do *chirp* como o tempo completo de emissão de um *trill*. A taxa de pulso é um importante componente temporal do som de chamado, utilizado pelas fêmeas para o reconhecimento de machos coespecíficos (ver POLLACK, 1998). No entanto, esse componente não foi considerado pela dificuldade em quantificá-lo, a qual foi provavelmente causada pelo caráter omnidirecional das unidades de gravação e por efeitos de reverberação que afetaram os sinais acústicos captados pelos microfones. Os valores dos parâmetros do som de chamado de cada espécie foram obtidos pela média de três espécimes.

Reconhecimento taxonômico a partir dos sinais acústicos

Diferenças tanto comportamentais como na estrutura sonora dos sinais nos permitiram diferenciar entre sinais acústicos de grilos e de outros grupos. Cigarras apresentam atividade acústica predominantemente diurna e seus sinais possuem ampla variação na frequência, ao contrário dos sinais *pure-tone* dos grilos (CLARIDGE, 1985). O pico da atividade acústica de aves ocorre nas primeiras horas da manhã e no final da tarde, sendo poucas as espécies que estendem sua atividade pela noite (KROODSMA, 1983). Além disso, aves apresentam modulação na frequência dos seus sinais e se caracterizam por sons mais “melódicos” (KROODSMA, 1983). Sinais acústicos de esperanças se diferenciam principalmente por sua maior variação na frequência e maiores valores de frequência sonora (BAILEY & RENTZ, 1990).

O maior problema foi diferenciar sinais acústicos de anfíbios, pois algumas espécies emitem sinais acústicos muito semelhantes aos dos grilos (FORTI, 2013). No entanto, muitas espécies apresentam frequência sonora modulada (geralmente abaixo dos 2 kHz) e padrão temporal de emissão distinto dos grilos (FORTI, 2013). Além disso, o pico da atividade acústica dos anfíbios está associado a eventos de precipitação, os quais por sua vez suprimem a atividade acústica dos grilos (SCHMIDT et al., 2013). Estes fatos diminuem as chances de incorporar sons de anfíbios à análise, embora não as exclua totalmente.

Coocorrência

Estimamos a coocorrência, a sobreposição temporal de sinais e a sobreposição de frequência sonora entre todas as combinações de espécies observadas nas gravações, através da metodologia proposta por Jain *et al.* (2014), com modificações.

Para avaliar a coocorrência entre as espécies, verificamos a presença de cada espécie nos 96 arquivos de som ambiente e calculamos o índice de coocorrência entre duas espécies como a proporção entre o número de arquivos de áudio em que uma dada espécie x ocorreu em conjunto com outra espécie y e a quantidade total de arquivos em que a espécie x ocorreu:

$$\text{Coocorrência } x,y = \frac{\text{Qtd. de arquivos em que } x \text{ e } y \text{ estão presentes}}{\text{Qtd. de arquivos em que } x \text{ está presente}}$$

É importante salientar que há dois valores de índice de coocorrência para cada par de espécies. Um deles demonstrando a proporção de arquivos em que x e y estão presentes sobre o número total de arquivos em que x está presente e o outro sobre o número total de arquivos em que y está presente. Desta forma, caso haja n pares de espécies observados, teremos $2n$ combinações de espécies, cada qual com um valor de índice de coocorrência. O mesmo raciocínio vale para os dois índices descritos abaixo.

Sobreposição temporal de sinais

Para avaliar a sobreposição temporal de sinais entre as espécies (escala de segundos e milissegundos), selecionamos um arquivo do som de chamado de cada espécie que representasse valores mais próximos da média para aquela espécie. Editamos este arquivo de forma que apresentasse emissão de sinais acústicos sem interrupções ao longo de 30 s, não desconsiderando os componentes temporais do som como duração do *chirp* e intervalo entre *chirps*. Mixamos os arquivos de cada par de espécies através do software Cool Edit Pro, e calculamos a sobreposição temporal de sinais como a proporção entre a quantidade de segundos em que houve sobreposição de sinais entre as espécies x e y e a quantidade total de segundos que a espécie x emitiu sinais acústicos ao longo do arquivo mixado de 30 s:

$$\text{Sobreposição temporal de sinais } x,y = \frac{\text{Tempo com sobreposição de sinais entre } x \text{ e } y}{\text{Tempo em que } x \text{ emitiu sinais}}$$

Para cada par de espécies, calculamos a sobreposição temporal de sinais três vezes começando o cálculo em três momentos diferentes do arquivo de som mixado. A partir desses valores, estabelecemos uma média para o par de espécies. Como os arquivos mixados foram editados de forma a apresentar emissão de sinais das espécies ao longo de todo o arquivo, o cálculo de sobreposição temporal de sinais se trata de um modelo que estima a potencial sobreposição de sinais entre as espécies, caso estas estridulem indiscriminadamente sem considerar outros aspectos que influenciam o comportamento sonoro como a presença de inimigos naturais, o vento, entre muitos outros.

Sobreposição de frequência sonora

Para avaliar o quanto os sinais acústicos de duas espécies são semelhantes quanto à frequência sonora, calculamos a banda de frequência sonora a -20dB através do software Avisoft SASLab. Para realizar tal análise, escolhemos um arquivo do som de chamado de cada espécie que representasse valores mais próximos da média de valores para a mesma. Calculamos a sobreposição de frequência sonora para cada combinação de espécies como a proporção entre a banda de frequência de uma dada espécie x que sobrepõe com a banda de frequência de outra espécie y , e a banda de frequência total de x :

$$\text{Sobreposição de frequência sonora } x,y = \frac{\text{Frequência sonora sobreposta entre } x \text{ e } y}{\text{Variação total da frequência sonora de } x}$$

Análises estatísticas

Para avaliar a hipótese 1 de que similaridades no som de chamado entre espécies diminuem a coocorrência entre elas, correlacionamos o índice de coocorrência com o índice de sobreposição temporal de sinais e com o índice de sobreposição de frequência sonora separadamente. Para isto utilizamos o teste de correlação de Kendall-Tau. Este teste baseia-se no seguinte raciocínio: dado um conjunto de valores $(x_1,y_1), (x_2,y_2), \dots (x_n,y_n)$, pares de

observação (x_j, y_k) e (x_k, y_j) são concordantes quando $x_j > x_k$ e $y_j > y_k$ ou discordantes quando $x_j > x_k$ e $y_j < y_k$. A partir disso, calcula-se o coeficiente de Tau (τ) da seguinte forma:

$$\tau = \frac{(\text{número de pares concordantes}) - (\text{número de pares discordantes})}{\frac{1}{2} n (n - 1)}$$

O valor de τ varia entre -1 e 1, onde quando todos os valores são concordantes, $\tau = 1$ demonstrando uma correlação positiva, quando todos os valores são discordantes, $\tau = -1$ demonstrando uma correlação negativa e quando as variáveis são independentes τ é próximo a zero. O teste então testa a probabilidade de duas variáveis X e Y serem independentes a partir do valor esperado de τ conforme sua distribuição. Dado que as três variáveis (índices de coocorrência, sobreposição temporal de sinais e sobreposição de frequência sonora) não apresentaram distribuição normal (Shapiro-Wilk; $p < 0,0001$), optamos por utilizar este teste estatístico não-paramétrico.

Caso ocorra partição da atividade acústica (menor coocorrência entre espécies) devido à similaridade nos sinais acústicos, esperamos que quanto maiores os índices de sobreposição temporal de sinais e de sobreposição de frequência sonora, menor o índice de coocorrência das espécies, resultando em uma correlação negativa entre os índices. As análises estatísticas descritas acima foram realizadas através do software R (R CORE TEAM, 2013).

Para avaliar a hipótese 2 de que diferenças entre o som de chamado (partição dos sinais acústicos) das espécies não ocorrem ao acaso mas que são regularmente espaçadas, utilizamos a abordagem de modelos nulos proposta por Chek *et al.* (2003). Os autores propõem a utilização de parâmetros dos sinais acústicos como medidas morfológicas para aplicar a metodologia de Ricklefs (1980), a qual sugere que diferenças em características morfológicas refletem diferenças ecológicas entre espécies. Desta forma, diferenças regularmente espaçadas seriam um indicativo de pressões seletivas atuando sobre a comunidade (GOTELLI & GRAVES, 1996), de forma a promover a partição dos sinais entre as espécies e diminuir a interferência sonora entre elas.

Submetemos os valores de frequência sonora dominante, duração do *chirp* e intervalo entre *chirps* (ver seção *Descrição do som de chamado* acima) à análise de “*Size Overlap*” do software EcoSim v7.0 (GOTELLI & ENTSMINGER, 2004). Esta análise utiliza a *variância no comprimento do segmento* como medida de comparação entre os valores da assembleia observada e os valores das assembleias aleatorizadas. O *comprimento do segmento* é

calculado da seguinte forma: ordenam-se os valores de um determinado caractere das espécies do menor para o maior valor na assembleia; após a ordenação, calcula-se o *comprimento do segmento* como a diferença aritmética da característica analisada entre espécies que se apresentam consecutivamente na ordenação. Desta forma, o *comprimento do segmento* é uma medida de diferença entre as espécies, e uma baixa *variância no comprimento do segmento* indica que as diferenças entre as espécies quanto à característica analisada são semelhantes e constantes.

Realizamos 10000 aleatorizações para cada um dos três parâmetros sonoros avaliados, nas quais foram fixos o número de espécies e os valores mínimo e máximo do parâmetro sonoro observados na assembleia real. Caso a *variância no comprimento do segmento* da assembleia real for menor que o de 9500 assembleias aleatorizadas (95% I.C.), rejeitamos a hipótese nula de que diferenças no parâmetro sonoro são ao acaso. Os dados de duração do *chirp* e intervalo entre *chirps* foram log-linearizados devido a variações muito pronunciadas entre as espécies, o que poderia aumentar as chances de erro do tipo II (aceitação da hipótese nula, quando esta é falsa).

RESULTADOS

Registramos o som de chamado de 14 espécies de grilos (Fig. 1). A média e o desvio padrão dos parâmetros sonoros de cada espécie são apresentados na Tabela 1. A frequência sonora na assembleia variou entre 2407 e 7290 Hz (mediana = 4931; 1°Q = 4037; 3°Q = 6146). As espécies apresentaram sinais acústicos com alta desigualdade na duração do *chirp* com valor mínimo de 35 ms e máximo de 5133 ms. Porém, a maior parte apresentou valores baixos (75% dos valores entre 35 e 662,5 ms). Da mesma forma, o intervalo entre *chirps* variou entre 72 e 4754 ms, com 75% dos valores entre 72 e 1403 ms. Algumas espécies apresentaram alta divergência intraespecífica nos parâmetros temporais.

A partir das 14 espécies observadas foram geradas 182 combinações de espécies a partir de 91 pares de espécies. A coocorrência entre as espécies foi alta (mediana=0,79; Fig. 2), com 11 pares de espécies coocorrendo em todas as gravações. Isto aconteceu principalmente devido a seis espécies terem sido encontradas em mais de 95% dos arquivos de áudio analisados (Tab. 2). Houve sobreposição temporal de sinais entre quase todas as espécies (178 das 182 combinações de espécies; Tab. 3). No entanto, tal sobreposição foi relativamente baixa (mediana=0.13; Fig. 3). A sobreposição de frequência sonora ocorreu em

poucas espécies (8 dos 91 pares de espécies; Fig. 4; Tab.4). Não observamos segregação das espécies em diferentes horários (APÊNDICE B).

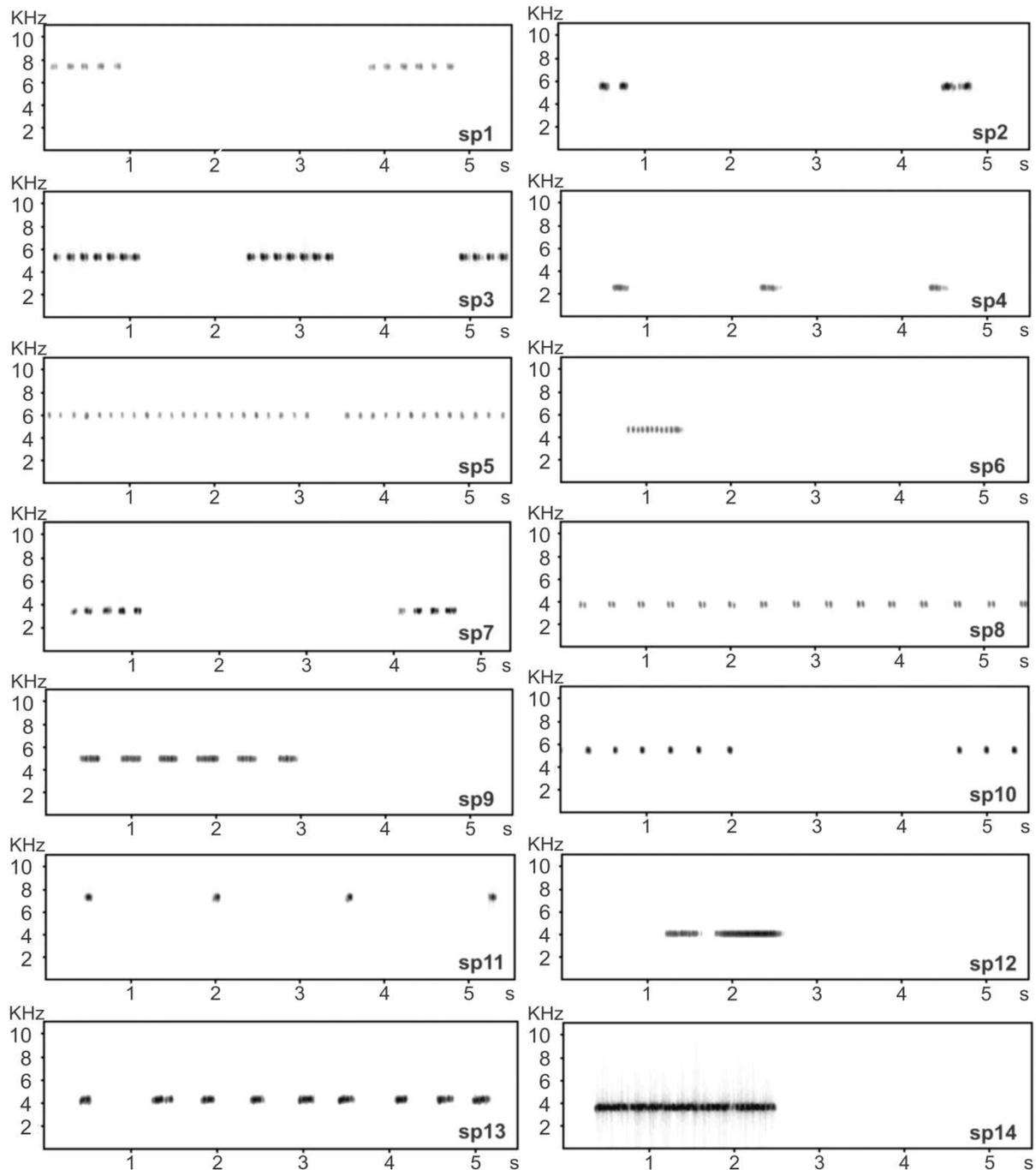


Figura 1 – Espectogramas do som de chamado de 14 espécies de grilos registradas na Reserva Natural Vale. Espectogramas são gráficos que representam a intensidade de diferentes frequências sonoras (representadas pelo eixo y) ao longo do tempo (representado pelo eixo x). Pulsos sonoros produzidos pelo atrito de estruturas especializadas das tégminas apresentam um determinado valor de frequência sonora. Assim, a forma como estes pulsos são apresentados nos gráficos nos informa como os sinais acústicos variam quanto à frequência ao longo do tempo.

Tabela 1 – Parâmetros sonoros dos sinais acústicos emitidos pelas 14 espécies observadas na Reserva Natural Vale. Média, desvio padrão e valores máximo e mínimo são listados. A espécie 6 apresentou intervalos muito extensos entre uma emissão de sinais e a emissão seguinte, de forma que não quantificamos o intervalo entre *chirps*. Valores de intervalo entre *chirps* foram também desconsiderados para as espécies que estridulam em *trill* (espécies 5 e 12).

Espécie	Frequência dominante (Hz)	Duração do <i>chirp</i> (ms)	Intervalo entre <i>chirps</i> (ms)
Sp1	7290 ± 88,9 (7190 – 7360; n=3)	82 ± 6,09 (78 – 89; n=3)	105,6 ± 4,73 (102 – 111; n=3)
Sp2	6327 ± 85,04 (6240 – 6410; n=3)	237 ± 38,59 (194 – 268; n=3)	2510 ± 1365,66 (949 – 3481; n=3)
Sp3	5682 ± 293,41 (5250 – 5900; n=4)	780 ± 44,2 (729 – 831; n=4)	749 ± 445,76 (742 – 1521; n=3)
Sp4	2407 ± 75,05 (2360 – 2490; n=3)	84 ± 1 (83 – 85; n=3)	1136 ± 568,91 (612 – 1741; n=3)
Sp5	6253 ± 300,88 (5940 – 6540; n=3)	5133 ± 3998,35 (2197 – 9687; n=3)	-
Sp6	4687 ± 75,05 (4600 – 4730; n=3)	561 ± 69,51 (481 – 690; n=3)	-
Sp7	3355 ± 66,58 (3270 – 3400; n=3)	749 ± 24,74 (732 – 767; n=2)	1926 ± 185,2 (1795 – 2057; n=2)
Sp8	3957 ± 309,24 (3700 – 4300; n=3)	69 ± 7 (61 – 74; n=3)	279 ± 14,64 (266 – 295; n=3)
Sp9	5175 ± 403,85 (4900 – 5770; n=4)	172 ± 48,79 (99 – 203; n=4)	660 ± 626,81 (272 – 1595; n=4)
Sp10	5333 ± 199,08 (5120 – 5590; n=4)	35 ± 1,15 (33 – 35; n=3)	283 ± 12,5 (272 – 295; n=3)
Sp11	6970 ± 321,87 (6630 – 7270; n=3)	51 ± 4,93 (45 – 54; n=3)	1492 ± 141,05 (1353 – 1635; n=3)
Sp12	4277 ± 440,71 (3960 – 4780; n=3)	696 ± 272,53 (535 – 1011; n=3)	-
Sp13	4325 ± 91,92(4260 – 4390; n=2)	113 (n=1)	460 (n=1)
Sp14	3530 (n=1)	322 (n=1)	93 (n=1)

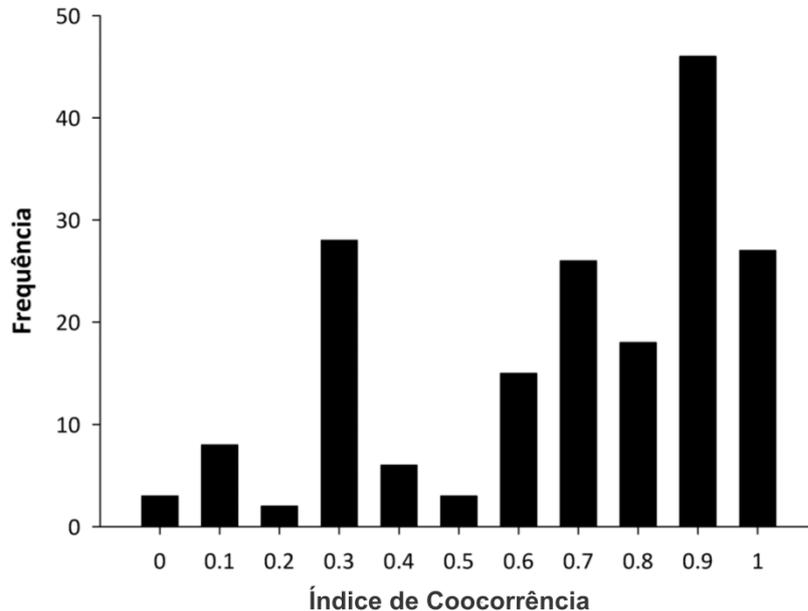


Figura 2 – Valores do Índice de Coocorrência das 182 combinações de espécies observadas. Primeira barra da esquerda para a direita indica valores <0,1, segunda barra valores <0,2 e assim por diante.

Tabela 2 – Índice de Coocorrência entre as espécies observadas nos registros sonoros. A porcentagem de arquivos sonoros em que cada espécie ocorreu é apresentada na última linha. As espécies 2, 4, 5, 8, 9 e 12 ocorreram em mais de 95% dos arquivos sonoros, influenciando positivamente no índice de COT entre elas e as outras espécies.

	Sp1	Sp2	Sp3	Sp4	Sp5	Sp6	Sp7	Sp8	Sp9	Sp10	Sp11	Sp12	Sp13	Sp14
Sp1		0.94	0.75	1.00	0.97	0.81	0.31	0.97	1.00	0.83	0.75	0.97	0.42	0.64
Sp2	0.37		0.73	0.99	0.99	0.66	0.14	0.97	1.00	0.90	0.78	0.78	0.33	0.38
Sp3	0.39	0.96		1.00	1.00	0.69	0.20	0.99	1.00	0.86	0.79	0.71	0.33	0.33
Sp4	0.38	0.96	0.74		0.99	0.67	0.16	0.98	1.00	0.89	0.78	0.77	0.33	0.38
Sp5	0.37	0.96	0.74	0.99		0.67	0.16	0.97	1.00	0.89	0.79	0.77	0.33	0.38
Sp6	0.39	0.96	0.69	1.00	1.00		0.08	0.98	1.00	0.84	0.92	0.98	0.41	0.59
Sp7	0.73	0.97	0.93	1.00	1.00	0.73		1.00	1.00	0.80	0.60	0.33	0.40	0.20
Sp8	0.38	0.96	0.74	1.00	0.99	0.68	0.16		1.00	0.89	0.78	0.77	0.32	0.38
Sp9	0.38	0.96	0.73	0.99	0.99	0.67	0.16	0.97		0.90	0.78	0.77	0.32	0.38
Sp10	0.35	0.97	0.70	0.99	0.99	0.63	0.14	0.97	1.00		0.77	0.78	0.31	0.34
Sp11	0.36	0.96	0.73	0.99	1.00	0.69	0.12	0.97	1.00	0.88		0.87	0.36	0.45
Sp12	0.32	0.97	0.68	0.99	0.99	0.66	0.07	0.97	1.00	0.91	0.88		0.36	0.47
Sp13	0.48	0.97	0.74	1.00	1.00	0.74	0.19	0.97	1.00	0.87	0.87	0.87		0.58
Sp14	0.64	0.97	0.64	1.00	1.00	0.81	0.08	0.97	1.00	0.81	0.94	0.97	0.50	
%	37	96	73	99	99	67	16	97	100	90	78	99	32	37

Tabela 3 – Índice de Sobreposição temporal de sinais entre as espécies observadas nos registros sonoros. Houve sobreposição entre quase todas espécies (não ocorreu somente entre as espécies 2 e 6 e entre 10 e 11), porém a sobreposição foi baixa (mediana = 0.13).

	Sp1	Sp2	Sp3	Sp4	Sp5	Sp6	Sp7	Sp8	Sp9	Sp10	Sp11	Sp12	Sp13	Sp14
Sp1		0.19	0.41	0.29	0.16	0.11	0.42	0.31	0.06	0.13	0.11	0.21	0.33	0.91
Sp2	0.84		0.74	0.07	0.19	0	0.25	0.18	0.21	0.13	0.14	0.39	0.32	0.90
Sp3	0.34	0.14		0.08	0.07	0.04	0.09	0.20	0.21	0.03	0.06	0.10	0.19	0.20
Sp4	0.24	0.01	0.08		0.13	0.01	0.08	0.14	0.06	0.07	0.02	0.16	0.19	0.26
Sp5	0.12	0.04	0.07	0.13		0.02	0.14	0.13	0.05	0.09	0.05	0.16	0.39	0.46
Sp6	0.27	0	0.16	0.03	0.05		0.17	0.36	0.56	0.05	0.04	0.51	0.10	0.78
Sp7	0.31	0.04	0.08	0.07	0.13	0.05		0.15	0.20	0.09	0.06	0.17	0.24	0.26
Sp8	0.44	0.06	0.35	0.26	0.24	0.20	0.30		0.17	0.10	0.07	0.31	0.44	0.83
Sp9	0.04	0.03	0.20	0.06	0.05	0.17	0.21	0.09		0.03	0.02	0.31	0.18	0.31
Sp10	0.18	0.04	0.06	0.11	0.16	0.03	0.18	0.09	0.05		0	0.09	0.25	0.32
Sp11	0.24	0.06	0.06	0.06	0.14	0.03	0.16	0.10	0.05	0		0.10	0.14	0.18
Sp12	0.09	0.07	0.05	0.08	0.09	0.09	0.10	0.10	0.17	0.03	0.02		0.15	0.15
Sp13	0.17	0.04	0.12	0.12	0.02	0.02	0.17	0.16	0.12	0.1	0.04	0.18		0.25
Sp14	0.30	0.07	0.08	0.10	0.10	0.10	0.11	0.19	0.13	0.08	0.03	0.12	0.16	

A sobreposição temporal de sinais foi negativamente correlacionada com a coocorrência entre as espécies ($\tau = -0.169$; $p = 0.001$; Fig. 5). Quanto maior a potencial sobreposição temporal entre os sinais acústicos de duas espécies (escala temporal de segundos e milissegundos), menores as chances de duas espécies apresentarem atividade acústica ao mesmo tempo (escala temporal de minutos) ou no mesmo local. O mesmo não ocorreu para a

sobreposição de frequência sonora ($\tau = -0.084$; $p = 0.16$). A sobreposição de frequência sonora entre diferentes espécies não afeta sua coocorrência.

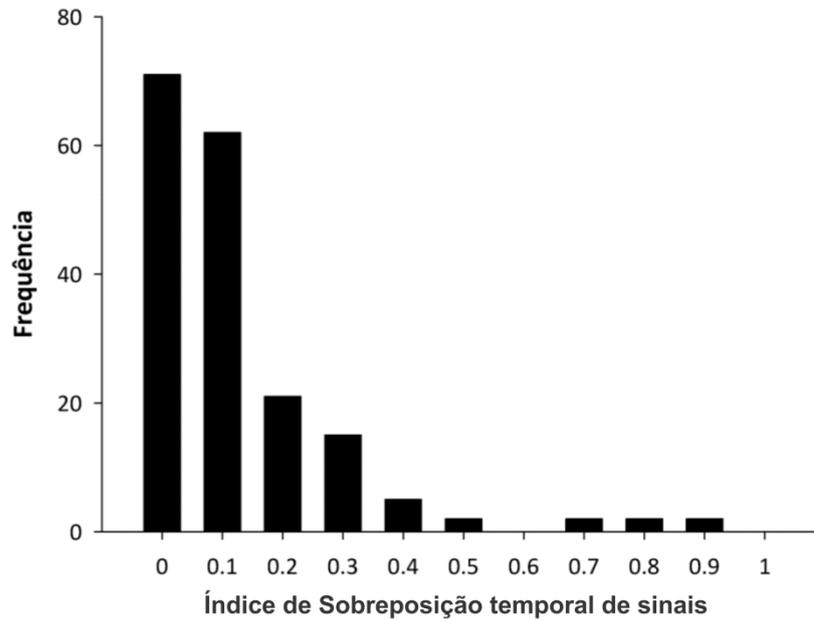


Figura 3 – Valores do Índice de Sobreposição temporal de sinais das 182 combinações de espécies observadas. Primeira barra da esquerda para a direita indica valores <0.1 , segunda barra valores <0.2 e assim por diante.

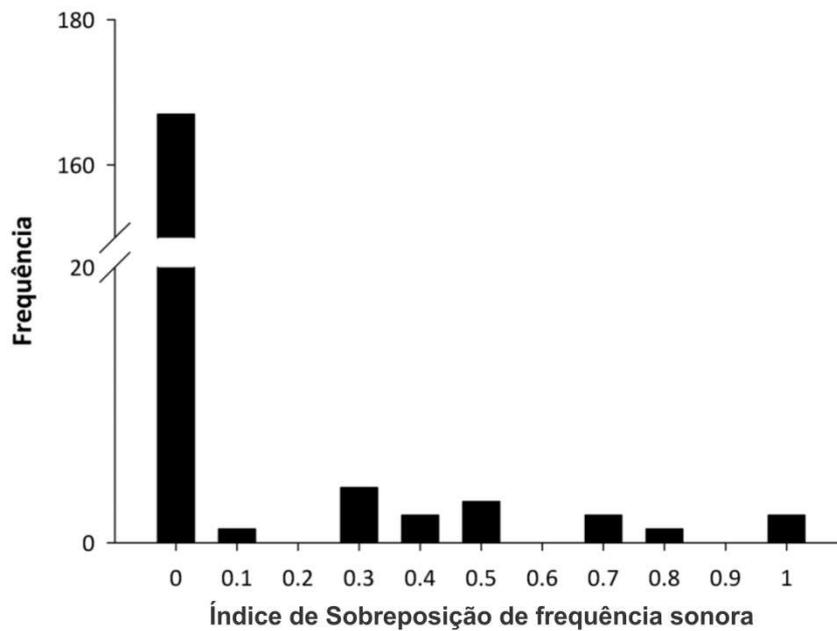


Figura 4 – Valores do Índice de Sobreposição de frequência sonora das 182 combinações de pares de espécies observadas. Primeira barra da esquerda para a direita indica valores <0.1 , segunda barra valores <0.2 e assim por diante.

Tabela 4 – Índice de Sobreposição de frequência sonora entre as espécies. Poucas espécies sobrepueram a frequência de seus sinais acústicos, porém os valores de sobreposição foram altos.

	Sp1	Sp2	Sp3	Sp4	Sp5	Sp6	Sp7	Sp8	Sp9	Sp10	Sp11	Sp12	Sp13	Sp14
Sp1		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.36	0	0	0
Sp2	0		0.07	0	0	0	0	0	0	0.38	0	0	0	0
Sp3	0	0.15		0	0	0	0	0	0	0.50	0	0	0	0
Sp4	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sp5	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sp6	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	0
Sp7	0	0	0	0	0	0		0.44	0	0	0	0	0	0.53
Sp8	0	0	0	0	0	0	0.36		0	0	0	0	0	0.72
Sp9	0	0	0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0
Sp10	0	0.70	0.43	0	0	0	0	0	0		0	0	0	0
Sp11	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0		0	0	0
Sp12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		1	0
Sp13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.32		0
Sp14	0	0	0	0	0	0	0.55	0.89	0	0	0	0	0	

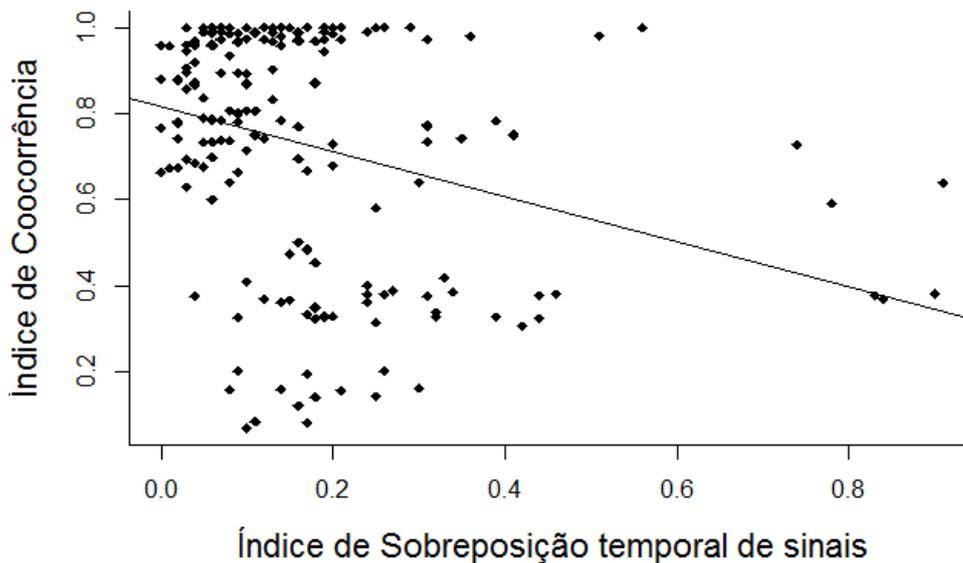


Figura 5 – Correlação negativa entre o Índice de Sobreposição temporal de sinais e o Índice de Coocorrência. Cada ponto representa uma das 182 combinações de espécies. A linha de tendência é somente demonstrativa, pois o teste de Kendall-tau não possui parâmetros que avaliam estatisticamente a significância da mesma.

Verificamos variância no comprimento do segmento significativamente menor do que o esperado entre os valores frequência sonora dominante dos sinais acústicos das espécies ($p = 0,048$; 9515 assembleias aleatorizadas com maior variância no comprimento do segmento do que a assembleia observada). Os valores apresentaram espaçamento regular, nos levando a rejeitar a hipótese nula de aleatoriedade nas diferenças entre as frequências sonoras. Em contrapartida, os parâmetros temporais apresentaram alta variância no comprimento do

segmento, demonstrando padrão aleatório de diferenças entre elas (duração do *chirp*: $p = 0,91$; período entre *chirps*: $p = 0,24$).

DISCUSSÃO

Nicho acústico

Nossos resultados fornecem evidências de que diferentes eixos do nicho acústico de espécies de grilos podem ser particionados por diferentes processos. Divergências espaciais e temporais na atividade acústica de diferentes espécies são influenciadas pela similaridade de seus sons de chamado quanto aos componentes temporais. Somado a isto, diferenças na frequência sonora de seus sons de chamado são favorecidas por pressões seletivas atuando sobre a comunidade, dado o espaçamento regular das diferenças quanto a este parâmetro entre as espécies.

A segregação da atividade acústica entre as espécies observadas no estudo demonstra-se como um processo de partição do nicho acústico realizado. Diferenças no nicho realizado podem surgir a partir de processos ecológicos em que espécies ocupam menor amplitude de recursos do que poderiam devido à competição (CONNEL, 1961; KIELLAND, 1994; MCKANE *et al.*, 2002; PULLIAM, 2000). Na comunidade observada, espécies que poderiam ocupar uma maior faixa de tempo do espaço sonoro restringem sua atividade acústica quando outras espécies com parâmetros temporais semelhantes emitem sinais acústicos.

Em um ambiente onde várias espécies utilizam sinais acústicos, a emissão de frequências sonoras diferentes pode evitar interferência sonora e garantir maior eficiência em sua comunicação (LEROY, 1979; SCHMIDT *et al.*, 2013). As diferenças regularmente espaçadas na frequência sonora que observamos fornecem evidências de pressões seletivas atuando sobre toda a comunidade. No entanto, vários são os processos que podem ser responsáveis por estas diferenças.

A competição pelo espaço sonoro é sugerida como uma das forças seletivas, podendo atuar de duas formas distintas. Uma delas é o deslocamento competitivo, no qual há um processo evolutivo de diferenciação entre as espécies quanto a características relacionadas a utilização de um dado recurso, diminuindo a competição interespecífica pelo mesmo (DAYAN & SIMBERLOFF, 2005). No entanto, para que se sugira que a competição seja o

agente causador desta diferenciação, uma série de critérios devem ser observados (CONNEL, 1980; SCHLUTTER & MCPHAIL, 1992).

A competição pode também gerar a exclusão competitiva de espécies que em um primeiro momento presentes no pool regional, não conseguem se estabelecer na comunidade local ao serem potencialmente competitivas com espécies já estabelecidas (WEIHER & KEDDY, 2001). Desta forma, somente espécies que apresentam baixa sobreposição de nicho conseguem permanecer na comunidade, gerando um padrão de segregação na utilização do recurso, evidenciado por diferenças em características morfológicas ou fisiológicas relacionadas ao consumo do mesmo.

O presente estudo carece de aspectos metodológicos que poderiam elucidar qual dos dois processos estariam gerando o padrão segregado de frequências sonoras. Dentre tais aspectos, uma base genética no experimento seria crucial para avaliar o deslocamento competitivo, dado que se trata de um processo evolutivo de diferenciação (CONNEL, 1980). Além disso, a avaliação do pool regional de espécies facilitaria a compreensão do comportamento das espécies em diferentes comunidades (a faixa de frequência sonora que utilizam em diferentes cenários) e da importância da exclusão competitiva na estruturação das mesmas.

Além da competição, adaptação dos sinais acústicos a arquitetura da vegetação pode ser responsável pela diferenciação dos sinais (MARTEN & MARLER, 1977; MORTON, 1975; RÖMER, 1993; WILEY & RICHARDS, 1978). Neste caso, a adaptação dos sinais acústicos das espécies a diferentes estratos da vegetação estaria causando o padrão de segregação de frequências observado. No entanto, para grilos não há evidências de estratificação vertical guiada pela adaptação dos sinais à arquitetura do ambiente (DIWAKAR & BALAKRISHNAN, 2007; JAIN & BALAKRISHNAN, 2012).

Outras formas de segregação podem estar influenciando a sobreposição de nicho acústico entre as espécies. A segregação temporal na atividade acústica pode ocorrer não só em escalas temporais pequenas como na assembleia verificada nesse trabalho, mas também sazonalmente (SUEUR, 2002). Além disso, não avaliamos se há segregação de microhabitats entre as espécies, a qual poderia assegurar um distanciamento suficiente para diminuir a interferência sonora entre espécies com sinais acústicos semelhantes (JAIN *et al.*, 2014; SCHMIDT *et al.*, 2013; SUEUR, 2002).

Parâmetros temporais

Devido à similaridade nos parâmetros temporais, o processo de segregação temporal pode ocorrer de duas formas: i) espécies com maior potencial para sobrepor sinais acústicos possuem atividade acústica em diferentes horários (GOGALA & RIEDE, 1995; HODL, 1977; RIEDE, 1997; SUEUR, 2002) ou ii) machos evitam estridular ao mesmo tempo que espécies com maior potencial para sobreposição de sinais (BRUMM, 2006; JAIN *et al.*, 2014; LITTLEJOHN & MARTIN, 1969; ZELICK & NARINS, 1985). Não encontramos segregação no horário de atividade entre as espécies. Isto nos fornece evidências de que a partição desse eixo do nicho acontece devido à percepção de sinais heteroespecíficos pelos machos, a qual desencadeia a resposta comportamental de evitar estridular ao mesmo tempo que espécies com sinais semelhantes.

A ausência de segregação de horários entre a atividade acústica das espécies pode ocorrer devido aos benefícios de se emitir sinais acústicos ao longo da faixa de horários observada (fim da tarde e começo da noite). Durante a manhã e a tarde, o calor do sol cria um gradiente de temperatura do ar no interior da mata, o qual gera zonas de reflexão e refração das ondas sonoras que afetam negativamente a propagação de sinais acústicos (RICHARDS & WILEY, 1980; STAADEN & ROMER, 1997; WILEY & RICHARDS, 1978). Somado a isso, a diminuição na quantidade de luz ao por do sol pode diminuir a eficácia de predadores orientados visualmente, como proposto por Riede (1996). O mecanismo de segregação apresentado neste trabalho diminui a interferência sonora entre as espécies, sem restringir o horário de atividade no qual benefícios relacionados à propagação sonora e à pressão de predação acontecem.

O Índice de Sobreposição temporal de sinais calcula a potencial sobreposição de sinais entre as espécies, caso estas estridulem indiscriminadamente sem sofrer qualquer influência externa. Desta forma, a sobreposição de sinais pode ser diminuída mais ainda caso a percepção mútua entre machos de espécies diferentes promova eventos de assincronia entre eles na emissão de sinais (BRUMM, 2006; ver LEROY, 1979; LITTLEJOHN & MARTIN, 1969; ZELICK & NARINS, 1985). Em pares de espécies onde o Índice de sobreposição temporal de sinais é alto, provavelmente há maior dificuldade em se estabelecer assincronia entre seus sinais, o que reforçaria a importância da segregação da atividade acústica entre elas.

Frequência sonora

Em algumas espécies de grilos, foi demonstrado que o aparato neuronal de recepção sonora das fêmeas está sintonizado com a frequência sonora emitida por machos coespecíficos permitindo que elas filtrem sinais acústicos heteroespecíficos fora da variação de frequência audível (POLLACK, 1998; SCHMIDT *et al.*, 2011). Desta forma, a segregação de frequências sonoras entre as espécies observadas nesta assembleia pode aumentar a eficácia das fêmeas em reconhecer sinais coespecíficos, ao restringir a audição de sinais fora da variação de frequência emitida pelos machos da sua espécie.

Este mecanismo pode ser ainda mais pronunciado em florestas tropicais. Em ambientes temperados onde poucas espécies emitem sinais acústicos ao mesmo tempo, a correspondência entre os sinais acústicos e a sensibilidade ao aparato de recepção sonora pode ser menor sem que isto comprometa a comunicação intraespecífica (SCHMIDT *et al.*, 2011). Por outro lado, em ambientes tropicais, como o avaliado neste trabalho, uma baixa correspondência entre os aparatos produtores e receptores de uma espécie pode levar a maiores taxas de interferência sonora, devido ao alto número de espécies emitindo sinais (SCHMIDT *et al.*, 2011). Portanto, devido ao alto número de espécies que se comunicam por sinais acústicos ao mesmo tempo na assembleia estudada, o padrão de segregação de frequências observado provavelmente representa um importante mecanismo de diminuição da interferência sonora.

Não encontramos evidências de que a similaridade na frequência sonora influencia a coocorrência entre as espécies. Resultados semelhantes foram encontrados por Jain *et al.* (2014) em uma assembleia de Ensifera de floresta tropical na Índia. Provavelmente a similaridade verificada entre as frequências sonoras é insuficiente para que processos ecológicos de segregação da atividade acústica entre as espécies sejam necessários. Não descartamos a possibilidade de que entre as poucas espécies que apresentam frequências sonoras similares, a segregação entre elas possa estar ocorrendo. No entanto, seria necessário avaliar a relação entre essas espécies separadamente, dado que o padrão de segregação entre frequências da assembleia como um todo pode mascarar processos ocorrendo de forma pontual entre essas espécies.

CONCLUSÕES

O nicho acústico dos grilos é particionado por dois processos: segregação da atividade acústica entre as espécies e segregação de frequências sonoras. O primeiro é influenciado pela semelhança nos componentes temporais do som de chamado, onde as espécies tendem a estridular em diferentes momentos, evitando a sobreposição entre seus sinais acústicos. No entanto, como as espécies emitiram sinais acústicos ao longo de todo o horário observado, descartamos que tal segregação ocorra devido a diferenciação do horário de atividade acústica entre as espécies. Uma explicação mais plausível é que ocorre a percepção de sinais heteroespecíficos pelos machos, a qual desencadeia a resposta comportamental de evitar estridular ao mesmo tempo que espécies com sinais semelhantes.

Os componentes de frequência sonora apresentaram-se segregados entre as espécies da comunidade. O padrão regular de espaçamento entre a frequência sonora de seus sons de chamado nos fornece evidências de que tais diferenças não ocorreram ao acaso, mas sim devido a pressões seletivas que atuam sobre toda a comunidade. Tais pressões seletivas podem ser guiadas pela competição através de deslocamento competitivo ou exclusão competitiva, ou ainda por processos de adaptação dos sinais ao ambiente. Novos estudos são necessários para avaliar quais destes processos seria responsável pela segregação de frequências sonoras na comunidade observada.

REFERÊNCIAS

- ALEXANDER, R. D. 1957. Sound production in associated behavior in insects. **Ohio Journal of Science**. v.57, n.2, p.101-13.
- BAILEY, W. J., RENTZ, D. C. F. 1990. The Tettigonidae: Biology, Systematics and Evolution.
- BAILEY, W. J. 1991. **Acoustic Behaviour of Insects: An evolutionary perspective**. 1ed. New York: Chapman and Hall. 225p.
- BENNET-CLARK, H. C. 1999. Resonators in insect sound production: how insects produce loud pure-tone songs. **The Journal of Experimental Biology**. v.202, p. 3347-3357.
- BRUMM, H. 2006. Signalling through acoustic windows: nightingales avoid interspecific competition by short-term adjustment of song timing. **Journal of Comparative Physiology A**. v.192, p.1279-1285.

CHASE, J.M.; LEIBOLD, M. A. 2003. **Ecological niches: Linking Classical and Contemporary Approaches**. 1.ed. Chicago: The University of Chicago Press. 212p.

CHEK, A. A.; BOGART, J. P.; LOUGHEED, S. C. 2003. Mating signal partitioning in multi-species assemblages: a null model test using frogs. **Ecology Letters**. v.6, p.235-247.

CLARIDGE, M. F. 1985. Acoustic signals in the Homoptera: Behaviour, Taxonomy, and Evolution. **Annual Review of Entomology**. v.30, p. 297-317.

CLARIDGE, M. F. 2006. **Insect sounds and communication – An Introduction**. In: DROSOPOULOS, S.; CLARIDGE, M. F. eds. *Insect sounds and communication: Physiology, Behaviour, Ecology and Evolution*. 1ed. Boca Raton: Taylor & Francis Group. p. 3-10.

CONNEL, J. H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chtalamus stellatus*. **Ecology**, v.42, p.710-723.

CONNEL, J. H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. **Oikos**. v.35, p.131-138.

DAYAN, T.; SIMBERLOFF, D. 2005. Ecological and community-wide character displacement: the next generation. **Ecology Letters**. v.8, p.875-894.

DIWAKAR, S.; BALAKRISHNAN, R. 2007. Vertical stratification in an acoustically communicating ensiferan assemblage of a tropical evergreen forest in southern India. **Journal of Tropical Ecology**. v.23, p.479-486.

ERWIN, T. L. 1983. Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. **The Coleopterists Bulletin**. v.36, p.74-75.

FORREST, T. G. 1994. From sender to receiver: Propagation and environmental effects on acoustic signals. **American Zoologist**. v.34, p.644-654.

FORTI, L. R. 2013. **Organização acústica e microespacial de agregações reprodutivas de anfíbios anuros da Mata Atlântica: competição ou confusão?** 106p. (Doutorado em Ecologia Aplicada) – Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2013.

GAUSE, G.F. 1934. **The struggle for existence**. Williams and Wilkins Co. Disponível em: <http://www.ggause.com/Contgau.htm>. Acessado em: 03.12.2013.

GEHARDT, H. C.; HUBER, F. 2002. **Acoustic communication in insects and anurans: common problems and diverse solutions**. Chicago: The University of Chicago Press. 542p.

GOGALA, M.; RIEDE, K. 1995. Time sharing of song activity by cicadas in Temengor Forest Reserve, Hulu Perak, and in Sabah, Malaysia. **Malayan Nature Journal**. v.48, p.297-305.

GOTELLI, N. J., ENTSMINGER, G. L. 2004. **EcoSim: null models software for ecology**. Jericho (VT): Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. Disponível em: <http://garyentsminger.com/ecosim/index.htm>. Acesso em: 10.11.2013.

GOTELLI, N. J.; GRAVES, G. R. 1996. **Null models in Ecology**. Washington e London: Smithsonian Institution Press. 368p.

GREENFIELD, M. D. 1983. Reproductive isolation in clearwing moths (Lepidoptera: Sesiidae): a tropical-temperate comparison. **Ecology**. v.64, p.362–375.

HARDIN, G. 1960. The competitive exclusion principle. **Science**. v.131,p.1292-1297.

HÖDL, W. 1977. Call differences and calling song segregation in Anuran species of central Amazonian floating meadows. **Oecologia**. v.28, p.351-363.

HOLT, R.D.; GAINES, M.S. 1992. Analysis of adaptation in heterogeneous landscapes: implications for the evolution of fundamental niches. **Evolutionary Ecology**. v.6, p.433-447.

HUTCHINSON, G. E. 1957. Concluding remarks. Cold Springs Harbor Symposium. **Quantitative Biology**, v.22, p.415-427.

JAIN, M.; BALAKRISHNAN, R. 2012. Does acoustic adaptation drive vertical stratification? A test in a tropical cricket assemblage. **Behavioral Ecology**. v.23, p.343-354.

JAIN, M. et al. 2014. A rain forest dusk chorus: cacophony or sounds of silence? **Evolutionary Ecology**. v.28, p.1-22.

JESUS, R. M.; ROLIM, S. G. 2005. Fitossociologia da Mata Atlântica de tabuleiro. **Boletim Técnico SIF**. v.1, p.1-149.

KIELLAND, K. 1994. Amino acid absorption by arctic plants: implications for plant nutrition and nitrogen cycling. **Ecology**. v.75, p.2373-2383.

KROODSMA, O. 1983. **Acoustic communication in Birds: Production, Perception & Design Features of Sound**. New York: Academic Press. 392p.

LANG, A. et al. 2005. **Predation and noise in communication networks of neotropical katydids**. In: MCGREGOR, P., ed. Animal communication networks. Cambridge: Cambridge University Press. p. 152–169.

LANGEMANN, U.; KLUMP, G. M. 2005. **Perception and acoustic communication networks**. In: MCGREGOR P. K. , ed. Animal communication networks. Cambridge: Cambridge University Press. p. 451–480.

LEROY, Y. 1979. **L'univers sonore animal. Rôles Et Évolution De La Communication Acoustique**. 1.ed. Paris: Gauthier-Villars. 350p.

LITTLEJOHN, M. J.; MARTIN, A. A. 1969. Acoustic interaction between two species of leptodactylid frogs. **Animal Behaviour**. v.17, p.785-791.

MARTEN, K.; MARLER, P. 1977. Sound transmission and its significance for animal vocalization. I. Temperate Habitats. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. v.2, p.271- 290.

MCKANE, R. B. et al. 2002. Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra. **Nature**. v.415, p.68-71.

MORTON, E. S. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. **American Naturalist**. v.109, n.965, p.17-34.

POLLACK, R. **Neural processing of acoustic signals**. 1998. In: HOY, R.R; POPPER, A.N.; FAY, R.R., eds. Comparative hearing: Insects. New York: Springer Handbook of auditory research. p.139-196.

PULLIAM, H. R. 2000. On the relationship between niche and distribution. **Ecology Letters**. v.3, p.349-361.

R CORE TEAM. 2013. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>.

RICHARDS, D. G.; WILEY, R. H. 1980. Reverberations and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest: implications for animal communication. **American Naturalist**. v.115, p.381-399.

RIEDE, K. 1993. Monitoring biodiversity: Analysis of Amazonian rainforest sounds. **Ambio**. v.22, n.8, p.546-548.

RIEDE, K. 1996. **Diversity of sound-producing insects in a Bornean lowland rain forest**. In: D.S. Edwards et al W.E. Booth & S.C. Choy (Hrsg.): Tropical Rainforest Research - Current Issues. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands. pp. 77-84.

RIEDE, K. Bioacoustic diversity and resource partitioning in tropical calling communities. 1997. In: Ulrich, H. **Tropical biodiversity and systematics**. Bonn: Proceedings of the International Symposium on Biodiversity and Systematics in Tropical Ecosystems. p.275-280.
RICKLEFS 1980

ROBILLARD, T.; DESUTTER-GRANDCOLLAS, L. 2004. High-frequency calling in Eneopterinae crickets (Orthoptera, Grylloidea, Eneopteridae): adaptive radiation revealed by phylogenetic analysis. **Biological Journal of the Linnean Society**. v.83, p.577-584.

RÖMER, H. 1993. Environmental and biological constraints for the evolution of long-range signalling and hearing in acoustic insects. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**. v.340, p.179-185.

RÖMER, H. 1998. **The sensory ecology of acoustic communication in insects**. In: HOY, R.R; POPPER, A. N.; FAY, R. R, eds. Comparative hearing: Insects. New York: Springer Handbook of auditory research. p.63-96.

SCHULUTER, D.; MCPHAIL, J. D. 1992. Ecological character displacement and speciation in sticklebacks. **American Naturalist**. v.140, p.85-108.

SCHMIDT, A. K. D.; RIEDE, K. 2013; RÖMER, H. 2011. High background noise shapes selective auditory filters in a tropical cricket. **The Journal of Experimental Biology**. v.214, p.1754-1762.

SCHMIDT, A. K. D.; RÖMER, H.; RIEDE, K. 2013. Spectral niche segregation and community organization in a tropical cricket assemblage. **Behavioral Ecology**. v.24, n.2, p.470-480.

SCHNEIDER, C. et al. 2008. Acoustic Niches of Siberut Primates. **International Journal of Primatology**. v.29, p.601–613.

SEARCY, W. A.; ANDERSSON, M. 1986. Sexual selection and the evolution of song. **Annual Review of Ecology and Systematics**. v.17, p.507-533.

STAADEN, M. V.; ROMER, H. 1997. Sexual signalling in bladder grasshoppers: tactical design for maximizing calling range. **The Journal of Experimental Biology**. v.200, p.2597-2608.

SUEUR, J. 2002. Cicada acoustic communication: potential sound partitioning in a multispecies community from Mexico (Hemiptera: Cicadomorpha: Cicadidae). **Biological Journal of the Linnean Society**. v.75, p.379-394.

TILMAN, D. 1982. **Resource Competition and Community Structure**. Princeton: Princeton University Press. 296p.

WALKER, T. J. 1962. Factors responsible for intraspecific variation in the calling song of crickets. **Evolution**. v.16, n.4, p.407-428.

WEIHER, E. KEDDY, P. 2001. **Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats**. Cambridge: Cambridge University Press.

WILEY, R. H.; RICHARDS, D. G. 1978. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. v.3, p.69-94.

WOLLERMAN, L.; WILEY, R. 2002. Background noise from a natural chorus alters female discrimination of male calls in a Neotropical frog. **Animal Behaviour**. v.62, p.15-22.

ZELICK, R.; NARINS, P. M. 1985. Characterization of the advertisement call oscillator in the frog *Eleutherodactylus coqui*. **Journal of Comparative Physiology A**. v.156, n.2, p.223-229.

CAPÍTULO 2

COMPORTAMENTO DE ESTRIDULAÇÃO, INTERAÇÕES AGONÍSTICAS E SEGREGAÇÃO DE SÍTIOS DE CHAMADO ENTRE DUAS ESPÉCIES SIMPÁTRICAS DE GRILOS COM SINAIS ACÚSTICOS SEMELHANTES

G.L. DE OLIVEIRA ^{1,2}, C.F. SPERBER ², L.P. MARTINS ³ e E. ZEFA ⁴,

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Viçosa, Campus Universitário, Av. PH Rolfs s/n, Viçosa, Brazil

² Laboratório de Orthoptera, Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Viçosa, Campus Universitário, Av. PH Rolfs, s/n, Viçosa, Brazil

³ Coordenação de Biodiversidade, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Av. André Araújo, 2936, Manaus, Brazil

⁴ Departamento de Zoologia e Genética, Universidade Federal de Pelotas, Campus Universitário Capão do Leão s/n, Capão do Leão, Brazil

Resumo *Phylloscirtus amoenus* e *Cranistus colliurides* são duas espécies simpátricas de grilos que estridulam no mesmo horário, nos mesmos microhabitats, e com frequência sonora dos seus sons de chamado similares. Embora estas espécies apresentem diferenças nos parâmetros temporais dos sinais acústicos, acreditamos que estas diferenças não sejam suficientes para evitar competição acústica entre elas. Neste trabalho, descrevemos seu comportamento de estridulação e avaliamos se há diferenças no uso de sítios de chamado entre as espécies. Ambas as espécies apresentaram comportamento de estridulação similar, usando a superfície de folhas como defletores acústicos e estridulando para várias direções. As duas espécies utilizaram como sítio de chamado, folhas semelhantes quanto ao comprimento e à largura. No entanto, as espécies apresentaram diferenças na altura dos sítios de chamado. Além disso, ambas apresentaram comportamento agonístico interespecífico quando presentes no mesmo sítio de chamado. Interpretamos nossos resultados como evidências de partição espacial de sítios de chamado e competição por interferência. Embora fêmeas das duas espécies possam ser capazes de distinguir o som de chamado através de diferenças nos parâmetros temporais, similaridades na frequência sonora podem levar a interferência sonora entre as espécies. Acreditamos que as similaridades nas dimensões das folhas utilizadas como sítios de chamado são consequência da semelhança na frequência sonora entre as espécies, pois sinais semelhantes quanto à frequência propagam-se melhor em locais onde os obstáculos possuem tamanhos similares. As diferenças observadas quanto à altura do sítio de chamado em relação ao solo podem reduzir a interferência sonora, e também surgir como resultado de interações competitivas por melhores sítios de chamado.

Palavras-chave: Comunicação acústica, comportamento de agressividade, competição, Gryllidae, seleção de poleiros, segregação vertical, interferência sonora.

Abstract *Phylloscirtus amoenus* and *Cranistus colliurides* are two sympatric cricket species that stridulate at the same time, during day and night, on the same kind of substrate, with similar dominant frequency of calling song. Although these species present differences in the acoustic signal temporal parameters, we do not believe these differences would be enough for them to avoid competition for calling sites and to partition their acoustic niche. Here we described their stridulating behaviour and evaluated if there were differences in calling site used. Both species presented similar stridulating behaviour, using leaves as acoustic baffles, and stridulating towards multiple directions. Leaf length and width used as calling sites were similar between the two species. However both species presented differences in the height of calling sites, and reciprocal agonistic behaviour when two males met on the same calling site leaf. We interpreted our results as evidence for spatial partitioning of calling site and interference competition. Although females may be able recognize mates using the differences in acoustic temporal parameters, the similarities in spectral acoustic parameters might lead to sound masking among males. We interpret the similarities in calling site leaf dimensions as consequence of their similar acoustic spectral parameters, as similar spectral parameters should propagate optimally in environments with obstacles of

the same size. The observed differences in calling site height might reduce sound masking, and might result from competitive interactions for the best calling sites.

Keywords: Acoustic communication, aggressive behaviour, competition, Gryllidae, perch selection, vertical segregation, sound masking.

INTRODUÇÃO

O comportamento reprodutivo dos grilos está associado a um repertório acústico diversificado, geralmente incluindo os sons de chamado, corte e agressividade (ALEXANDER, 1957, 1962). O som de chamado é emitido pelos machos para atrair as fêmeas para o acasalamento, atuando como um mecanismo de isolamento pré-reprodutivo (ALEXANDER, 1961, 1962; OTTE 1992). Devido à forte relação entre o som de chamado e o sucesso reprodutivo dos machos, estratégias comportamentais que melhoram a emissão e aumentam a propagação dos sinais acústicos foram selecionadas (FORREST, 1982; ver HUBBER, *et al.* 1989).

Muitas espécies de grilos desenvolveram estratégias comportamentais relacionadas ao comportamento de estridulação e ao melhor posicionamento no sítio de chamado, aumentando seu sucesso em atrair parceiros sexuais. Paquinhas (Gryllotalpidae) produzem *trills* curtos enquanto constroem a entrada de sua toca, até que esta apresente características físicas que aumentem a amplitude dos sinais acústicos (BENNET-CLARK, 1987). Grilos Oecanthinae usam o limbo foliar como defletor acústico ao inclinar suas tégminas sobre a folha, prevenindo interferência entre ondas sonoras fora de fase ao longo da borda das tégminas (FORREST, 1991). Esta estratégia promove um aumento significativo na intensidade dos sinais acústicos ampliando a propagação do som de chamado (PROZESKY-SHULZE, *et al.* 1975).

Estratégias comportamentais podem também estar relacionadas com a direção em que os sinais acústicos se propagam. Os sinais acústicos dos grilos são altamente direcionais, com maiores intensidades sendo emitidas a partir das regiões anterior e posterior do seu corpo (FORREST, 1982, 1991). Desse modo, machos de algumas espécies aumentam a direção de alcance de seus sinais ao mudar de posição no sítio de chamado, irradiando o som para múltiplas direções (TOMS, 1984).

A distância que os sinais acústicos alcançam é também determinada pela atenuação, difração e reflexão dos sinais pelo ambiente circundante. Sinais acústicos são atenuados pelo solo, pedras, vegetação e por gradientes microclimáticos de temperatura, assim como por

turbulências aéreas (FORREST, 1994; RICHARDS; WILEY 1980; ver RÖMER, 1998; WILEY; RICHARDS, 1978). Esta atenuação é diminuída quando grilos estridulam em sítios de chamado onde estes efeitos são minimizados, como locais mais altos ou com menor vegetação em volta (ARAK; EIRIKSSON, 1992; MARTEN; MARLER, 1977; PAUL; WALKER, 1979). Melhor ocupação de sítios de chamado pode também estar relacionada com evitar a interferência sonora entre espécies com sons de chamado similares, ao utilizar diferentes estratos da vegetação ou segregando-se em diferentes micro-habitats (LATIMER, 1981; SUEUR, 2002).

A ocupação de sítios de chamado pode ser influenciada pela competição, pois sítios de chamado com melhores características propagativas são um recurso finito (ARAK; EIRIKSSON, 1992). Desta forma, machos de algumas espécies disputam sítios de chamado em interações agonísticas intraespecíficas (ARAK; EIRIKSSON, 1992). Machos de espécies simpátricas com parâmetros acústicos semelhantes podem envolver-se em interações agonísticas interespecíficas, o que pode levar à segregação espacial de sítios de chamado entre as espécies (LATIMER, 1981).

Populações de *Phylloscyrtus amoenus* (Burmeister, 1880) e *Cranistus colliurides* Stål, 1860 ocorrem em simpatria, ambos estridulando ao mesmo tempo durante o mesmo horário de atividade e compartilhando os mesmos microhábitats ao ocupar a vegetação rasteira e arbustiva (MARTINS *et al.*, 2012). As duas espécies apresentam frequência sonora semelhante em seu som de chamado, apesar de haver diferenças nos seus parâmetros temporais (ZEFA *et al.*, 2013).

As similaridades na frequência sonora refletem preferências similares quanto ao sítio de chamado? Há segregação vertical entre elas como forma de evitar a interferência sonora? Preferências similares levam a interações agonísticas entre elas por melhores sítios de chamado? Neste trabalho, caracterizamos o comportamento de estridulação destas espécies e lançamos as seguintes hipóteses para estas perguntas: (i) devido às características propagativas, ambas as espécies utilizam folhas similares como sítios de chamado; (ii) as espécies apresentam segregação espacial quanto ao sítio de chamado, utilizando alturas em relação ao solo distintas; (iii) quando encontram-se em um mesmo sítio de chamado, machos apresentam interações agonísticas interespecíficas. A alta densidade populacional destas espécies em combinação com seu comportamento reprodutivo diurno nos permitiu estudar interações intra e interespecíficas além da ocupação de sítios de chamado pelas mesmas.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado na cidade de Capão do Leão (31°48'05"S, 52°25'08"O), sul da Planície Costeira, estado do Rio Grande do Sul, de Janeiro a Março de 2011. Observamos os indivíduos em uma área de 60 x 50 m composta por *Eucalyptus* entremeada com densa vegetação secundária herbácea, arbustiva e árvores nativas de 5m (Fig. 1). A facilidade de acesso à área para observação do comportamento dos espécimes, associado à alta densidade populacional dessas espécies no local, determinou a nossa escolha por essa área de estudo.



Figura 1 – Área de estudo. Árvores de *Eucalyptus* com espécies nativas de gramíneas, arbustos e árvores compondo o sub-bosque.

A área de estudo se encontra no bioma Pampa, onde florestas são incomuns e geralmente associadas a regiões úmidas (IBGE, 1986). A sazonalidade é pronunciada pela variação na temperatura de 12,3°C em Julho a 23,2°C em Janeiro; a umidade relativa do ar varia pouco entre as estações, com valores médios de 80.7% e a precipitação anual de 1366 mm é distribuída regularmente ao longo do ano (EMBRAPA; UFPEL, 2012).

Amostragem

Localizamos machos de *Phylloscirtus amoenus* e *Cranistus colliurides* pelo seu som de chamado e então observamos cada indivíduo de 5 a 10 minutos. Quando o macho estava próximo de machos coespecíficos ou heteroespecíficos, aumentamos o tempo de observação a fim de verificar possíveis interações agonísticas. As observações foram registradas com câmera Sony DCR-SR68[®], incluindo registros verbais de eventos não registrados pela filmagem.

Para avaliar as características dos sítios de chamado, medimos o comprimento e a largura das folhas usadas como sítio de chamado (n. obs. = 55). Não medimos dimensões de galhos ou folhas secas utilizadas como sítio de chamado, devido a dificuldades em tomar medidas dessas estruturas do mesmo modo feito em folhas verdes. Para avaliar a segregação de sítios de chamado entre as espécies, medimos a altura em relação ao solo dos sítios de chamado (n = 65).

Análises estatísticas

Para comparar características do sítio de chamado entre as espécies, executamos uma análise de variância (ANOVA) de três vias, ajustando modelos lineares mistos com intercepto aleatório. Consideramos os valores da medida da folha (cada folha apresentou duas medidas, uma do comprimento outra da largura) como variável resposta e como variáveis explicativas: “espécie de grilo”, “morfoespécie de planta” e “dimensão da medida” (comprimento ou largura), além das interações entre “dimensão da medida” com “espécie de grilo” e com “espécie de planta”. Para contabilizar as duas dimensões da folha (comprimento e largura) em cada observação, ajustamos as observações de cada macho estridulando como efeito aleatório.

Uma interação significativa de “dimensão da medida” com “morfoespécie de planta” significa que há diferença no formato das folhas (algumas folhas mais largas que longas, outras são mais longas que largas) entre espécies de planta; uma interação significativa entre “dimensão medida” e “espécie de grilo” demonstra que diferentes espécies de grilos utilizam folhas com formatos diferentes. A variável explicativa “dimensão medida” é um indicador de forma do limbo foliar. Esperamos que a dimensão da folha seja significativa se algumas folhas forem predominantemente mais longas do que mais largas e vice-versa. A variável explicativa “morfoespécie de planta” é significativa caso algumas plantas apresentassem folhas maiores

do que outras. A variável “espécie de grilo” é significativa caso as espécies apresentem diferenças quanto ao tamanho das folhas utilizadas como sítio de chamado. Para avaliar a significância dos termos explicativos, realizamos um teste de razão de verossimilhança (*likelihood ratio test*) com máxima verossimilhança (ML), avaliando o efeito da retirada dos termos explicativos no desvio explicado pelo modelo (procedimento drop1 no pacote lme4).

Embora não tenhamos quantificado a disponibilidade dos diferentes tipos de folha, consideramos que como as duas espécies compartilham o tipo de habitat e substrato utilizado, diferenças quanto aos sítios de chamado utilizados refletiriam diferenças na preferência das espécies.

Como as duas espécies de grilo aqui estudadas apresentam as mesmas frequências sonoras, nossa hipótese é que não há diferença no formato nem no tamanho de folhas utilizadas como sítio de chamado entre espécies de grilos. Assim, esperamos que tanto a interação de “dimensão da medida” com “espécie de grilo”, quanto a variável “espécie de grilo” não apresentem efeito significativo nos valores mensurados das folhas.

Para avaliar a segregação vertical entre as espécies, comparamos a altura do sítio de chamado das duas espécies através de one-way ANOVA, ajustando um modelo linear generalizado (GLM) com espécie de grilo como variável categórica explanatória e altura do sítio de chamado em relação ao solo como variável resposta. Devido a resíduos enviesados, transformamos os valores da variável resposta em log. Todas as análises estatísticas foram realizadas através do software R (R CORE TEAM, 2013).

RESULTADOS

Comportamento de estridulação

Observamos o comportamento de estridulação de 20 indivíduos de *P. amoenus* e 13 de *C. colliurides*. Ambas as espécies produzem um *trill* contínuo e ininterrupto. Todos os espécimes apresentaram o comportamento de inclinar o corpo lateralmente, para aproximar as tégminas à superfície do limbo foliar durante a estridulação. A maior parte do tempo, os indivíduos se posicionaram na borda do limbo foliar, apontando a superfície ventral das tégminas em direção à concavidade da folha (Fig. 2). Os indivíduos paravam de estridular quando perturbados por outros animais ou por movimentos da vegetação causados pelo vento. Alguns machos (*P. amoenus*: n = 8; *C. colliurides*: n = 2) pararam de estridular por alguns

segundos e mudaram sua posição no sítio de chamado, movendo-se para diferentes partes do limbo foliar ou para diferentes folhas, direcionando seus sinais para diferentes direções (Fig. 3).



Figura 2 – Macho de *Cranistus colliurides* estridulando na borda do limbo foliar, usando-o como um defletor acústico.



Figura 3 – Macho de *Phylloscyrtus amoenus* estridulando em diferentes locais na folha ou diferentes folhas.

Frequentemente observamos machos das duas espécies estridulando em folhas da mesma planta, com fêmeas próximas ou caminhando em folhas adjacentes. Não observamos diferenças no comportamento de estridulação entre as duas espécies de grilos.

Interações agonísticas

Registramos um único encontro agonístico intra-específico entre machos de *P. amoenus*. O macho residente emitiu *trills* de quatro a seis segundos e realizou ataques rápidos contra o macho invasor. Ao fim do encontro, o macho residente estremeceu rapidamente seu corpo antero-posteriormente duas vezes, e o macho invasor deixou o sítio de chamado.

Registramos dois encontros agonísticos inter-específicos. No primeiro evento, o residente era um macho de *C. colliurides*; no segundo evento, o residente era um macho de *P. amoenus*. Em ambos os eventos, o invasor expulsou o residente em disputas com investidas frontais e laterais contra o adversário, coices com as pernas posteriores e emissão de sinais acústicos. Em um dos eventos, o macho invasor ocupou o mesmo local do limbo foliar previamente ocupado pelo macho residente (Fig. 4) Não verificamos diferenças entre o comportamento de agressividade intraespecífico de *P. amoenus* e o comportamento de agressividade interespecífico das duas espécies (APÊNDICE C).



Figura 4. – Machos de *Cranistus colliurides* de *Phylloscirtus amoenus* estridulando no mesmo sítio de chamado antes e depois de encontro agonístico. (A) O sítio de chamado estava previamente ocupado por um macho de *C. colliurides*. (B) Depois do encontro agonístico, o macho de *P. amoenus* utilizou o mesmo local do limbo foliar para estridular.

Seleção de sítios de chamado

As folhas utilizadas como sítio de chamado por *P. amoenus* apresentaram valores de comprimento do limbo foliar variando entre 3,8 e 27,7 cm, e largura entre 1 e 5,2 cm. Machos de *C. colliurides* utilizaram folhas com limbo foliar variando entre 4,2 e 28,5 cm de comprimento e 0,9 a 12 cm de largura. Não houve efeito significativo da identidade dos grilos nas medidas das folhas utilizadas como sítio de chamado, pois tanto a interação “espécie de grilo”: “morfoespécie de planta”, quanto o termo simples “espécie de grilos”, não afetaram significativamente as medidas das folhas utilizadas como sítio de chamado ($\chi \leq 50,7$; $p > 0,99$). Ou seja, não houve diferenças entre as espécies de grilos quanto às dimensões das folhas utilizadas como sítios de chamado – nem quanto à forma do limbo foliar (avaliada pela interação) nem quanto ao tamanho do limbo foliar (avaliado pelo efeito “espécie de grilo”).

A altura em relação ao solo do sítio de chamado de *P. amoenus* variou entre 18 e 159 cm, 25% das observações abaixo de 36 cm, 50% abaixo de 52 cm e 75% abaixo de 86 cm. *C. colliurides* ocupou sítios de chamado com altura entre 5 e 180 cm, mas com uma variação de valores mais restritiva na maioria dos casos, com 25% dos valores abaixo de 15,3cm, 50% abaixo de 28 cm e 75% abaixo de 32 cm (Fig. 5). Machos de *P. amoenus* estridularam em sítios de chamado mais altos do que *C. colliurides* ($F_{1,64} = 35,22$, $p < 0,001$).

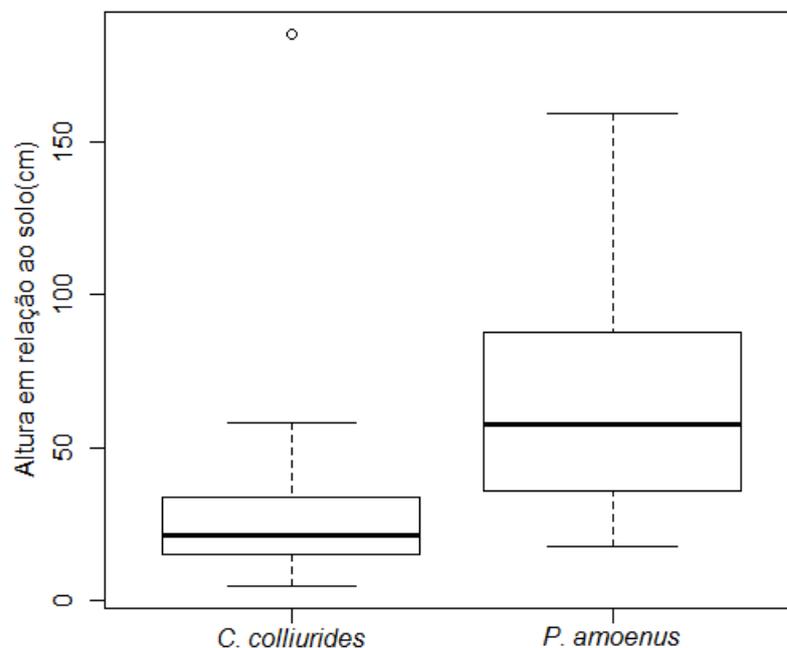


Figura 5 – Altura em relação ao solo dos sítios de chamado de *Cranistus colliurides* e *Phylloscirtus amoenus*. A variação na altura dos sítios foi similar para ambas as espécies, porém a primeira mais frequentemente estridulou em menores alturas.

DISCUSSÃO

Comportamento de estridulação

Desde seu surgimento como insetos emissores de sinais acústicos, os grilos tiveram que lidar com limitações impostas à propagação de sinais acústicos, como o tamanho reduzido das estruturas ressonantes de suas tégminas e a baixa flexibilidade da quitina (BENNET-CLARK, 1998; MICHELSEN; NOCKE, 1974). *Phylloscirtus amoenus* e *C. colliurides* superaram esses problemas usando a superfície de limbo foliar como defletor acústico. Este comportamento está bem difundido em Grylloidea (FORREST, 1982), e ocorre de forma mais sofisticada nos grilos Oecanthinae, os quais produzem com as mandíbulas um orifício no centro da folha no (PROZESKY-SHULZE *et al.*, 1975). Todos os indivíduos observados utilizaram folhas como defletores acústicos, sugerindo que em condições naturais tal comportamento é fixado nessas espécies.

Indivíduos de *P. amoenus* e *C. colliurides* mudam a direção dos seus sinais, alternando sua posição no sítio de chamado durante a estridulação. Isto permite que o som seja irradiado para várias direções, e pode compensar a alta direcionalidade dos seus sinais acústicos. Tal comportamento aumenta as chances do som alcançar fêmeas coespecíficas ao aumentar seu raio de ação (FORREST, 1982). No entanto, emissão de sinais para várias direções pode dificultar a audição direcional de fêmeas aproximando-se do macho (ver MICHELSEN, 1998). Isto pode explicar porque não observamos este comportamento em um maior número de machos em ambas as espécies.

Comportamento agonístico

Os conflitos intraespecíficos entre machos de *P. amoenus* e interespecíficos entre machos das duas espécies provavelmente representam disputa por melhores sítios de chamado. Logo após os encontros agonísticos, os vencedores do conflito estridularam no mesmo local da folha previamente ocupado pelos machos expulsos, sugerindo que tais locais apresentam características que melhoram a propagação do som ou qualquer outra característica que aumenta o sucesso dos machos em atrair fêmeas coespecíficas.

Disputas por sítios de chamado foi associada previamente à ocupação de locais onde a propagação de sinais acústicos é maior (ARAK; EIRIKSSON, 1992), ou à interferência

acústica entre machos de espécies que apresentam frequências sonoras semelhantes (GREENFIELD, 1988; LATIMER, 1981). O comprimento da onda sonora é determinado pela frequência sonora, e afeta a propagação, difração e reflexão dos sinais em relação ao tamanho de obstáculos como folhas, galhos e outros objetos presentes no ambiente (ver LEROY, 1979): quanto maior o comprimento de onda, maiores os obstáculos devem ser para refletirem as ondas sonoras. Como *P. amoenus* e *C. colliurides* apresentam frequências sonoras muito semelhantes (ZEFA *et al.*, 2013), estas espécies compartilham exigências quanto à propagação de seus sinais, o que poderia explicar a agressividade entre elas por locais específicos para estridular.

A similaridade entre o comportamento apresentado pelos machos de *P. amoenus* nas interações intra e interespecíficas, sugere que a emissão de sinais acústicos durante as interações agressivas se trata de sinais relacionados ao comportamento de agressividade. A emissão de sinais de agressividade interespecíficos também foi realizada por *C. colliurides*. Todos os sinais conhecidos do repertório acústico de Grylloidea são associados a interações intraespecíficas (ALEXANDER, 1962), e este novo tipo de sinal acústico levanta novas questões relacionadas ao comportamento interespecífico dos grilos. Novos estudos devem analisar os parâmetros temporais e espectrais desses sinais, em conjunto com experimentos de comportamento, para avaliar se tais sinais se tratam de uma forma de comunicação interespecífica entre grilos.

Seleção de sítios de chamado

Ambas as espécies apresentam uma distribuição vertical na qual estridularam desde folhas próximas ao solo até galhos em maiores alturas. No entanto, observamos uma segregação vertical entre elas, com indivíduos de *P. amoenus* estridulando em locais mais altos que *C. colliurides*. Tal distribuição sugere que estas espécies possam ter selecionado diferentes microhabitats ao reduzir a interferência sonora entre elas (GREENFIELD, 1988; HÖDL, 1977; ZEFA *et. al.*, 2013).

Fatores ecológicos e comportamentais podem também estar atuando sobre a distribuição vertical. Sinais acústicos emitidos em locais mais altos propagam melhor já que a atenuação promovida pelo solo e pela vegetação rasteira é reduzida (ARAK; EIRIKSSON, 1992; PAUL; WALKER, 1979; WILEY; RICHARDS, 1977). No entanto, indivíduos estridulando em locais mais altos e expostos submetem-se a um maior número de interações agonísticas, diminuindo

os benefícios de estridular nestes locais (ARAK; EIRIKSSON, 1992). Alternativamente, estridular em locais mais baixos implica em menor propagação de sinais, porém gasta-se menos energia e tempo lutando por melhores sítios de chamado com outros machos.

A similaridade nas dimensões das folhas usadas como sítios de chamado por *P. amoenus* e *C. colliurides* estão relacionadas às características espectrais dos seus sons de chamado. A semelhança na frequência sonora implica em ondas sonoras de tamanhos semelhantes (cerca de cinco centímetros), de forma que a difração de seus sinais ocorre em obstáculos de mesmo tamanho (ver LEROY, 1979). No entanto, não medimos as folhas de todas as espécies de plantas presentes na área de estudo, e a similaridade nos tamanhos foliares pode existir devido a estes serem similares entre a maior parte das espécies vegetais.

CONCLUSÕES

O comportamento de estridulação de *P. amoenus* e *C. colliurides* é similar, com as mesmas estratégias para aumentar a propagação dos sinais. Diferenças na altura em relação ao solo dos seus sítios de chamado sugerem que estas espécies evitam estridular no mesmo microhabitat, minimizando a interferência sonora entre elas. Por outro lado, ocorreram interações agonísticas entre machos das duas espécies por sítios de chamado específicos. Tais sítios de chamados podem apresentar melhores características para a propagação de sinais acústicos, e novos estudos precisam ser realizados para verificar a ocupação de sítios de chamado por estas espécies, na ausência da outra espécie. Similaridades nas dimensões das folhas utilizadas como sítio de estridulação, mesmo que as espécies estridulam em diferentes estratos na vegetação, nos fornece evidências de que as duas espécies apresentam as mesmas restrições quanto à propagação de seus sinais, o que faz com que utilizem folhas de tamanhos similares como sítio de chamado.

REFERÊNCIAS

- ALEXANDER, R. D. 1957. Sound production in associated behaviour in insects. **Ohio Journal of Science**. v.57, n.2, p.101-113.
- ALEXANDER, R.D. 1961. Aggressiveness, territoriality and sexual behaviour in field crickets (Orthoptera: Gryllidae). **Behaviour**. v.17, p.128–222.
- ALEXANDER R.D. 1962. Evolutionary change in cricket acoustical communication. **Evolution**. v.16, p. 443–467.

- ARAK, A.; EIRIKSSON, T. 1992. Choice of singing sites by male bushcrickets *Tettigonia viridissima*) in relation to signal propagation. **Behavioural Ecology and Sociobiology**. v.30, p.365-372.
- BENNET-CLARK, H. C. 1987. The tuned singing burrow of mole crickets. **Journal of Experimental Biology**. v.128, p.383–409.
- EMBRAPA; UFPEL. 2012. Estação agroclimatológica de Pelotas. (Disponível em: <http://www.cpact.embrapa.br/agromet/estacao/normais.html>).
- FORREST, T. G. 1982. Acoustic communication and baffling behaviour of crickets. **Florida Entomologist**. v.65, n.1, p.33–44.
- FORREST, T.G. 1991. Power output and efficiency of sound production by crickets. **Behavioural Ecology**. v.2, n.4, p.327-338.
- FORREST, T. G. 1994. From sender to receiver: Propagation and environmental effects on acoustic signals. **American Zoologist**. v.34, p.644-654.
- GREENFIELD, M.D. 1988. Interspecific acoustic interactions among katydids *Neoconocephalus*: inhibition-induced shifts in diel periodicity. **Animal Behaviour**. v.36, p.684-695.
- HÖDL, W. 1977. Call differences and calling song segregation in Anuran species of central Amazonian floating meadows. **Oecologia**. v.28, p.351-363.
- HUBER, F.; MOORE, T.E; LOHER, W. 1989. **Cricket behaviour and Neurobiology**. Ithaca: Cornell University. 536p.
- IBGE. 1986. **Folha SH.22 Porto Alegre e parte das folhas SH.21 Uruguaiana e SI.22 Lagoa Mirim: geologia, geomorfologia**. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Levantamento de Recursos Naturais.
- LATIMER, W. 1981. Acoustic competition in bush crickets. **Ecological Entomology**. v.6, p.35-45.
- LEROY, Y. 1979. **L'univers sonore animal: Rôles et evolution de la communication acoustique**. Paris: Gauthier-Villars. 350p.
- MARTEN, K.; MARLER, P. 1977. Sound transmission and its significance for animal vocalization. I. Temperate Habitats. **Behavioural Ecology and Sociobiology**. v.2, p.271- 290.
- MARTINS, L.P. et al. 2012. Recognition characters and new records of two species of Phylloscyrtini (Orthoptera, Gryllidae, Trigonidiinae) from southern Brazil. **Iheringia. Série Zoologia**. v.102, p.95-98.
- MICHELSSEN, A. 1998. **Biophysics of Sound Localization in Insects**. In: HOY, R.R., POPPER, A.N. & FAY, R.R., Eds. Comparative Hearing: Insects. New York: Springer-Verlag. pp. 18-62.

MICHELTSEN, A.; NOCKE, H. 1974. Biophysical aspects of sound communication in insects. **Advances in Insect Physiology**. v.10, p.247-296.

OTTE, D. 1992. Evolution of cricket song. **Journal of Orthoptera Research**. v.125-49.
 PAUL, R. C.; WALKER T. J. 1979. Arboreal singing in a burrowing cricket, *Anurogryllus arboreus*. **Journal of Comparative Physiology**. v.132, p.217-223.

PROZESKY-SHULZE, L. et al. 1975. Use of a self-made sound baffle by a tree cricket. **Nature**. v.255, p.142-143.

R CORE TEAM. 2013. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>.

RICHARDS, D. G.; WILEY, R.H. 1980. Reverberations and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest: implications for animal communications. **The American Naturalist**. v.115, n.3, p.381-399.

RÖMER, H. 1998. **The Sensory Ecology of Acoustic Communication in Insects**, pp. 63-96. In: HOY, R.R., POPPER, A.N. & FAY, R.R., Eds. Comparative Hearing: Insects. *New York: Springer-Verlag*.

ROMER, H.; BAILEY, W.; DADOUR, I. 1989. Insect hearing in the field. III Masking by noise. **Journal of Comparative Physiology A**. v.164, p.609-620.

SUEUR, J. 2002. Cicada acoustic communication: potential sound partitioning in a multispecies community from Mexico (Hemiptera: Cicadomorpha: Cicadidae). **Biological Journal of the Linnean Society**. v.75, p.379-394.

TOMS, R.B. 1984. Directional calls and effects of turning behaviour in crickets. **Journal of the Entomological Society of Southern Africa**. v.47, n.2, p.309-312.

WILEY, R.H.; RICHARDS, D.G. 1978. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations. **Behavioural Ecology and Sociobiology**. v.3, p. 69-94.

ZEFA, E. et al. 2013. Calling song of two sympatric species of cricket Phylloscyrtini (Orthoptera Gryllidae Trigonidiinae). **Ethology Ecology and Evolution**. v.25, p.21-27.

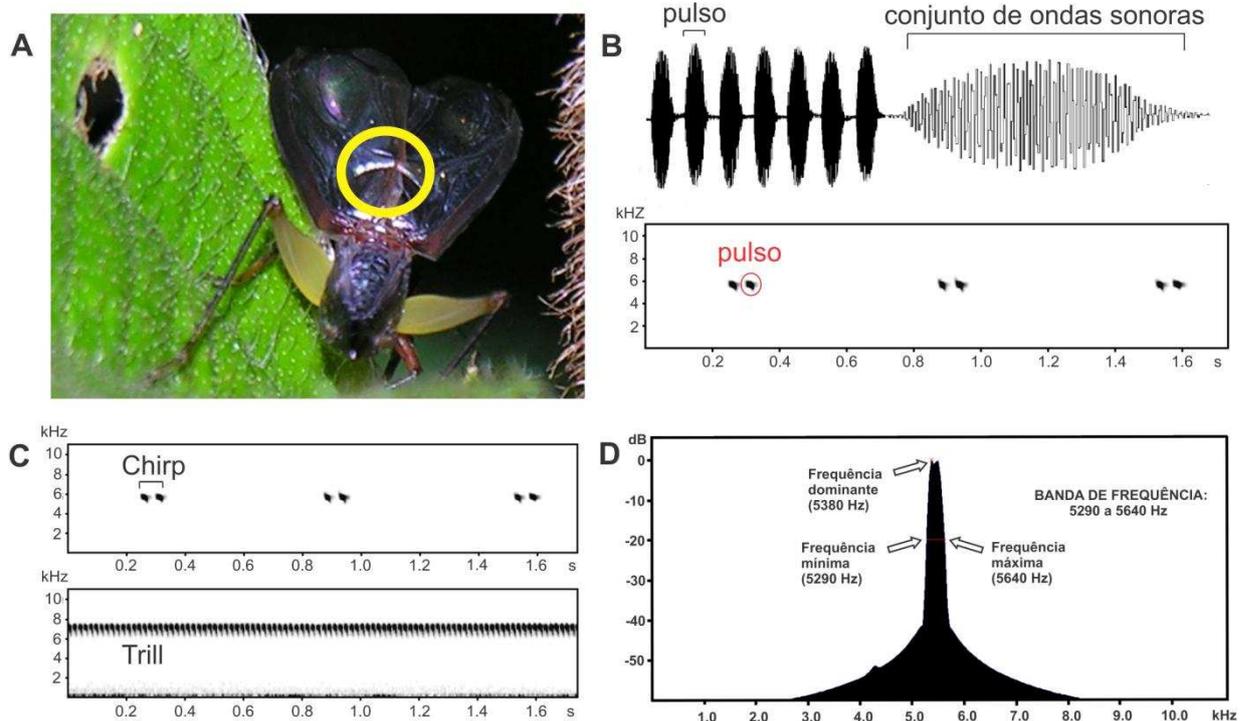
CONCLUSÕES GERAIS

Os resultados deste trabalho demonstram processos de diminuição da interferência sonora entre espécies, além de estratégias que potencializam sua emissão sonora e a propagação de seus sinais. A partição do nicho acústico dos grilos é direcionada pela segregação da atividade acústica entre espécies com componentes temporais do som de chamado semelhantes, e pela segregação da frequência sonora de seus sinais acústicos causada por pressões seletivas que determinam o padrão regular nas diferenças entre as espécies. Estes processos em conjunto diminuem a interferência sonora e aumentam as chances de atração de parceiros sexuais.

O comportamento de estridulação dos machos de *Cranistus colliurides* e *Phylloscyrtus amoenus* é semelhante, com as mesmas estratégias utilizadas para aprimorar sua emissão sonora. O comportamento agonístico observado entre as espécies provavelmente ocorre devido à disputa por sítios de chamado com melhores características propagativas. A utilização de folhas com dimensões similares pelas duas espécies provavelmente está relacionada à similaridade entre seus sinais acústicos, a qual leva à semelhança na forma como tais sinais se propagam. Sugerimos que a segregação vertical observada entre as espécies é relacionada à diminuição na interferência entre seus sinais acústicos.

APÊNDICE A – Glossário

- *Estridulação*: produção de sinais acústicos pelo atrito de estruturas especializadas das tégminas (Fig. A) (ALEXANDER, 1957);
- *Onda sonora*: som produzido pelo estímulo de um dente da fileira estridulatória (BENNET-CLARK, 1989; WALKER & CARLYSLE, 1975)
- *Pulso*: conjunto de ondas sonoras (Fig. B) produzidas durante o fechamento das tégminas, pelo atrito do plectrum da tégmina esquerda sobre a fileira estridulatória da tégmina direita (Fig. A) (JANG & GERHARDT, 2006; OTTE & CADE, 1984; SIMMONS, 1988; WALKER & CARLYSLE, 1975);
- *Componentes temporais do som de chamado*: variáveis do som de chamado relacionadas à composição temporal da emissão sonora, ou seja, variáveis que expressam como os grupos de pulsos são emitidos ao longo do tempo (*e.g.* taxa de pulso, duração do *chirp*, intervalo entre *chirps* (ver abaixo));
- *Taxa de pulso*: número de pulsos produzidos durante um segundo (CADE & OTTE, 2000; OTTE & CADE, 1984; WALKER, 1962; WEISSMAN et al., 1980);
- *Chirp*: grupos de pulsos emitidos em intervalos regulares ou irregulares (Fig. C) (DESUTTER-GRANDCOLAS, 1998; JANG & GERHARDT, 2006; OTTE, 1992; OTTE & CADE, 1984; SIMMONS, 1988);
- *Duração do chirp*: tempo obtido a partir do início do primeiro pulso até o final do último pulso de um *chirp*, quantificado em milissegundos (OTTE *et al.*, 1988);
- *Intervalo entre chirps*: tempo entre a emissão de um chirp e a emissão do chirp subsequente (DOHERTY & STORZ, 1992);
- *Trill*: comportamento de emissão ininterrupta de pulsos ao longo de vários segundos (Fig. C);
- *Frequência sonora*: número de ondas sonoras produzidas por segundo, medida em Hz;
- *Frequência dominante*: frequência sonora com a maior intensidade sonora (dB) da banda de frequência de um sinal acústico (Fig. D) (BENNET-CARK, 1989; DOHERTY, 1985; JANG & GERHARDT, 2006; SIMMONS & RITCHIE, 1996);
- *Banda de frequência*: intervalo entre a frequência máxima e a frequência mínima a -20 dB abaixo da frequência dominante (Fig. D) (JAIN *et al.*, 2014).



Terminologia utilizada no trabalho. A) Exemplar de *Cranistus colliurides* estridulando: a região circutada mostra o *plectrum* da tégmina esquerda impactando os dentes da fileira estridulatória da tégmina direita. B) Pulsos sonoros representados em um oscilograma (acima) e em um espectrograma (abaixo). O pulso é formado por um conjunto de ondas sonoras. C) Padrões de emissão de sinais em *chirp* (acima) e em *trill* (abaixo). D) Espectro de potência do sinal acústico de grilos. A frequência dominante é o valor de frequência sonora que apresenta maior intensidade. A banda de frequência é o intervalo de valores de frequência a -20 dB a partir da frequência dominante.

REFERÊNCIAS

- ALEXANDER, R. D. 1957. Sound production in associated behavior in insects. **Ohio Journal of Science**. v.57, n.2, p.101-13.
- BENNET-CLARK, H. C. 1989. Songs and the physics of sound production. In: HUBER, F.; MOORE, T. E.; LOHER, W. **Cricket behavior and neurobiology**. United States of America: Cornell University Press., p.227-261.
- CADE, W. H.; OTTE, D. 2000. *Gryllus texensis* n. sp.: a widely studied field cricket (Orthoptera; Gryllidae) from the southern United States. **Transactions of the American Entomological Society**. v.126, p.117-123.
- DESUTTER-GRANDCOLAS, L. 1998. Pulse duration and the effectiveness of acoustic communication in crickets (Orthoptera: Grylloidea): the case of *Paragryllodes campanella*, sp. n. (Phalangopsidae). **Société Entomologique de France**. v.34, n.4, p.407-418.
- DOHERTY, J. A. 1985. Temperature coupling and “trade-off” phenomena in the acoustic communication system of the cricket, *Gryllus bimaculatus* De Geer (Gryllidae). **The Journal of Experimental Biology**. v.114, p.17-35.

- DOHERTY, J. A.; STORZ, M. M. 1992. Calling song and selective phonotaxis in the field crickets, *Gryllus firmus* and *G. pennsylvanicus* (Orthoptera: Gryllidae). **Journal of Insect Behavior**.
- JANG, Y.; GERHARDT, H. C. 2006. Divergence in the calling songs between sympatric and allopatric populations of the southern wood cricket *Gryllus fultoni* (Orthoptera: Gryllidae). **Journal of Evolutionary Biology**. v.19, p.459-472.
- OTTE, D. 1992. Evolution of Cricket Songs. **Journal of Orthoptera Research**. v.1, p.25-49.
- OTTE, D.; CADE, W. 1984. African Crickets (Gryllidae) 6. The Genus *Gryllus* and Some Related Genera (Gryllinae, Gryllini). **Proceedings of the Natural Academy of Sciences**. v.136, p.98-122.
- OTTE, D.; TOMS, R. B.; CADE, W. 1988. New species and records of east and southern African crickets (Orthoptera: Gryllidae: Gryllinae). **Annals of the Transvaal Museum**. v.34, n.19, p.405-468.
- SIMMONS, L. W. 1988. The calling song of the field cricket, *Gryllus bimaculatus* (De Geer): constraints on transmission and its role in intermale competition and female choice. **Animal Behaviour**. v.36, n.2, p.380-394.
- SIMMONS, L. W.; RITCHIE, M. G. 1996. Symmetry in the songs of crickets. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v.236, p.305-311.
- WALKER, T. J. 1962. Factors responsible for intraspecific variation in the calling song of crickets. **Evolution**. v.16, n.4, p.407-428.
- WALKER, T. J.; CARLYSLE, T. C. 1975. Stridulatory file teeth in crickets: taxonomic and acoustic implications (Orthoptera: Gryllidae). **International Journal of Insect Morphology & Embriology**. v.4, n.2, p.151-158.
- WEISSMAN, D. B. et al. 1980. Field crickets (*Gryllus* and *Acheta*) of California and Baja California, Mexico (Orthoptera: Gryllidae: Gryllinae). **Transactions of the American Entomological Society**. v.106, p.327-356.

APÊNDICE B – Tabela de ocorrência das espécies nos arquivos sonoros. Os pontos amostrais são definidos pelos gravadores (g1-g4) nos diferentes horários (18:00 às 23:30) em dois dias de amostragem (d23 e d24).

Ponto amostral	sp1	sp2	sp3	sp4	sp5	sp6	sp7	sp8	sp9	sp10	sp11	sp12	sp13	sp14
g1 - 1800 d23	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0
g1 - 1830 d23	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
g1 - 1900 d23	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0
g1 - 1930 d23	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0
g1 - 2000 d23	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0
g1 - 2030 d23	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
g1 - 2100 d23	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0
g1 - 2130 d23	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0
g1 - 2200 d23	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0
g1 - 2230 d23	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0
g1 - 2300 d23	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0
g1 - 2330 d23	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0
g1 - 1800 d24	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0
g1 - 1830 d24	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0
g1 - 1900 d24	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0
g1 - 1930 d24	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0
g1 - 2000 d24	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0
g1 - 2030 d24	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0
g1 - 2100 d24	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0
g1 - 2130 d24	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0
g1 - 2200 d24	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0
g1 - 2230 d24	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0
g1 - 2300 d24	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0
g1 - 2330 d24	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0
g2 - 1800 d23	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
g2 - 1830 d23	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1
g2 - 1900 d23	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1
g2 - 1930 d23	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
g2 - 2000 d23	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
g2 - 2030 d23	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
g2 - 2100 d23	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1
g2 - 2130 d23	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1
g2 - 2200 d23	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1
g2 - 2230 d23	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1
g2 - 2300 d23	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1
g2 - 2330 d23	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1
g2 - 1800 d24	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1
g2 - 1830 d24	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1
g2 - 1900 d24	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
g2 - 1930 d24	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1

Continua...

APÊNDICE B, Continuação

Ponto amostral	sp1	sp2	sp3	sp4	sp5	sp6	sp7	sp8	sp9	sp10	sp11	sp12	sp13	sp14
g2 - 2000 d24	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1
g2 - 2030 d24	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1
g2 - 2100 d24	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1
g2 - 2130 d24	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1
g2 - 2200 d24	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1
g2 - 2230 d24	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0
g2 - 2300 d24	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0
g2 - 2330 d24	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0
g3 - 1800 d23	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1
g3 - 1830 d23	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1
g3 - 1900 d23	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1
g3 - 1930 d23	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
g3 - 2000 d23	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
g3 - 2030 d23	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1
g3 - 2100 d23	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1
g3 - 2130 d23	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1
g3 - 2200 d23	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1
g3 - 2230 d23	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0
g3 - 2300 d23	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
g3 - 2330 d23	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0
g3 - 1800 d24	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
g3 - 1830 d24	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1
g3 - 1900 d24	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1
g3 - 1930 d24	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
g3 - 2000 d24	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
g3 - 2030 d24	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0
g3 - 2100 d24	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
g3 - 2130 d24	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0
g3 - 2200 d24	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0
g3 - 2230 d24	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0
g3 - 2300 d24	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0
g3 - 2330 d24	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0
g4 - 1800 d23	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0
g4 - 1830 d23	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0
g4 - 1900 d23	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0
g4 - 1930 d23	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0
g4 - 2000 d23	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0
g4 - 2030 d23	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0
g4 - 2100 d23	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0
g4 - 2130 d23	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0
g4 - 2200 d23	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0
g4 - 2230 d23	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0
g4 - 2300 d23	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0
g4 - 2330 d23	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0
g4 - 1800 d24	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0

Continua...

APÊNDICE B, Continuação

Ponto amostral	sp1	sp2	sp3	sp4	sp5	sp6	sp7	sp8	sp9	sp10	sp11	sp12	sp13	sp14
g4 - 1830 d24	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0
g4 - 1900 d24	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0
g4 - 1930 d24	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0
g4 - 2000 d24	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0
g4 - 2030 d24	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0
g4 - 2100 d24	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0
g4 - 2130 d24	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0
g4 - 2200 d24	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0
g4 - 2230 d24	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0
g4 - 2300 d24	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0
g4 - 2330 d24	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0
Total de ocorrências	36	92	70	95	95	64	15	93	96	86	75	95	31	36

APÊNDICE C – Descrição detalhada das interações agonísticas entre *Phylloscirtus amoenus* e *Cranistus colliurides*

Observamos dois eventos agonísticos entre as espécies, entre dois pares de machos diferentes. No primeiro, o conflito começou após a aproximação de um macho de *Phylloscirtus amoenus* no sítio de chamado de um macho de *Cranistus colliurides*. Ambos os machos caminharam ao redor um do outro, eventualmente promovendo coices com a perna posterior e executando ataques frontais rápidos, seguidos de recuos rápidos do oponente. Um dos chutes do *C. colliurides* residente jogou o *P. amoenus* invasor para fora do limbo foliar. O vencedor provisório começou a estridular um *trill* contínuo com duração de 48 segundos, no centro do limbo foliar. Após isso, o *P. amoenus* invasor reapareceu e começou a estridular; o residente *C. colliurides* promoveu coices contra o oponente duas vezes. O macho de *P. amoenus* levantou suas tégminas e começou a estridular novamente, concomitantemente estremecendo seu corpo anteroposteriormente, de forma similar ao comportamento agonístico observado para esta espécie. Após isto, o *C. colliurides* residente saiu da folha. O *P. amoenus* vencedor estridulou no mesmo local da folha previamente ocupado pelo macho de *C. colliurides* (Fig. 4, Capítulo 2).

No segundo evento, um macho de *P. amoenus* estava estridulando na borda de uma folha, quando um macho de *C. colliurides* se aproximou. Logo após ocorrer o toque entre os dois machos, o macho de *P. amoenus* parou de estridular e foi para o centro da folha, onde começou a estridular um curto *trill*. Ambos os machos caminharam um ao redor do outro. Após um toque de antenas, o *C. colliurides* invasor começou a emitir curtos *trills*. Eventualmente, *P. amoenus* residente retornou ao local original onde estava estridulando previamente, começou a estridular, seguido pelo macho de *C. colliurides* o qual também começou a estridular. Ambos os machos estridularam na mesma folha ao longo de 35 segundos. O *P. amoenus* residente parou de estridular, caminhou em direção ao *C. colliurides* invasor, o qual parou de estridular e começou a efetuar coices com suas pernas posteriores contra o macho de *P. amoenus*. Após o *C. colliurides* invasor voltar a estridular novamente, o macho de *P. amoenus* saiu da folha, ocupando outra em local mais alto e voltou a estridular. O macho de *C. colliurides* começou a andar em direção ao macho de *P. amoenus* diversas vezes, das quais sempre que havia toque de antenas entre elas, o macho de *P. amoenus* parava de estridular e ia para outra folha mais distante. A perseguição levou o macho de *P. amoenus* a ocupar um local mais baixo cerca de 30 cm da folha onde este evento agonístico começou. O

comportamento agonístico intraespecífico de *P. amoenus* apresentou várias semelhanças com o comportamento interespecífico apresentado pela mesma espécie. Ambos apresentaram emissão de *trills* curtos, coices com as pernas posteriores e rápidos tremores antero-posteriores do corpo.