

## MÉTODOS DE AMOSTRAGEM E ANÁLISE EM ESTUDOS SOBRE COMPORTAMENTO DE FORRAGEIO DE AVES

*Andrea Ferrari<sup>1\*</sup>, José Carlos Motta-Junior<sup>1</sup> & José de Oliveira Siqueira<sup>2</sup>*

<sup>1</sup>Universidade de São Paulo (USP), Instituto de Biociências, Departamento de Ecologia, Laboratório Ecologia de Aves. Rua do Matão, Travessa 14, nº 321, Cidade Universitária, São Paulo, SP, Brasil. CEP: 05508-090

<sup>2</sup>Universidade de São Paulo(USP), Instituto de Psicologia, Departamento de Psicologia Experimental. Av. Prof. Mello Moraes, nº 1721, Bloco A, sala E3, Cidade Universitária, São Paulo, SP, Brasil. CEP: 05508-030  
E-mails: ferrari.deia@gmail.com, mottajr@ib.usp.br, siqueira@usp.br

### RESUMO

Os métodos de observação direta do comportamento animal podem ser classificados em métodos de único ponto ou sequencial. Aqui discutimos as vantagens e desvantagens da utilização desses métodos em estudos sobre o comportamento de forrageamento das aves e sugerimos ferramentas estatísticas apropriadas para a análise de dados dependentes, como aqueles oriundos de observações sequenciais. O método de único ponto é apropriado para estudos com aves que sejam facilmente encontradas em campo e possui o benefício de evitar a dependência entre as amostras. O método de observações sequenciais é recomendado para estudos feitos com espécies raras, difíceis de serem visualizadas entre a vegetação ou quando taxas e transições de comportamentos são importantes para a pesquisa, além de possibilitar amostras comportamentais mais completas. Entretanto, a escolha de observações sequenciais implica em problemas com a dependência entre os registros, pois estes possuem erros correlacionados que promovem uma estimativa subestimada da variância da amostra. Ferramentas estatísticas que permitam ajustes para autocorrelação entre as amostras devem ser utilizadas nestes casos. As cadeias de Markov são apropriadas para estudos sobre transições de comportamentos e reconhecem a interdependência entre as amostras sequenciais. A Análise de Variância para medidas repetidas e a Análise de Variância Multivariada podem ser utilizadas nas análises de dados dependentes, mas é preciso ter atenção aos pressupostos dos testes. Os modelos lineares generalizados mistos contribuem com as análises de registros sequenciais (dependentes) por modelar a parte aleatória com a inclusão de uma matriz de variâncias-covariâncias. A escolha do método de observação direta deve ser feita com considerações sobre o contexto que envolve a pesquisa e atenção deve ser dada aos pressupostos das ferramentas estatísticas que serão aplicadas.

**Palavras-chave:** amostragem sequencial; observações de único ponto; observação direta.

### ABSTRACT – METHODS OF DIRECT OBSERVATION IN STUDIES ON FORAGING BEHAVIOR OF BIRDS

The methods of direct observation of animal behavior can be classified into single-point or sequential methods. We intend to discuss the advantages and disadvantages of using each of these methods in studies on the foraging behavior of birds and to suggest appropriate statistical tools for the analysis of dependent data, such as those derived from sequential observations. Single-point methods are appropriate for studies with birds that are easily found in the field and have the benefit of avoiding dependence between samples. The sequential observation are suitable for surveys of rare species and those difficult to see among vegetation or when rates and transitions are important for research, in addition to enabling more complete behavioral samples. However, the selection of sequential observations denotes problems related to the dependency between records, since these have correlated errors that promote an underestimated value of the sample variance. Statistical tools that allow statistical adjustment for auto-correlation should be used in these cases. Markov chains are appropriate for behavioral transitions studies and recognize the interdependence between sequential samples. Repeated-measure Analysis of Variance and Multivariate Analysis of Variance can be used for dependent data analyzes, but attention must be paid to the assumptions of the tests. The generalized linear mixed models can contribute to the analysis of continuous records by modeling the random part including a variance-covariance matrix. The choice of the method of direct observation should be made with considerations about the context that involves the research and attention must be given to the assumptions of the statistical tools that will be applied.

**Keywords:** direct observation; sequential sampling; single-point observations.

## INTRODUÇÃO

Estudos sobre o comportamento de forrageamento das aves contribuem com informações relevantes para a compreensão sobre processos ecológicos como partição de recursos, interações intra e interespecíficas, além de auxiliar pesquisas sobre o padrão de composição de comunidades (Fitzpatrick 1980, 1981, Miles 1990, Recher 1990, Volpato & Mendonça-Lima 2002, Botero-Delgadillo 2011). Existem diferentes abordagens utilizadas nos estudos sobre forrageamento e diversos métodos podem ser utilizados e/ou combinados para melhor auxiliar na resolução de questões específicas. Nos últimos anos a rádio-telemetria e os geolocalizadores têm sido ferramentas bastante úteis, especialmente para estudos cujo objetivo é compreender o uso do espaço durante o forrageio (Pettex *et al.* 2012, Caron-Beaudoin *et al.* 2013, Cestari & Pizo 2013, Navarro *et al.* 2013). Porém, muitas questões sobre substrato de forrageamento e técnicas de captura de presas requerem consideráveis horas de observação direta do animal (Altmann 1974, Troy & Baccus 2009, Davison & Fitzpatrick 2010, Wright & Radford 2010).

Quando as informações sobre o comportamento de forrageamento são coletadas por meio de observação direta, especial atenção deve ser dada aos critérios utilizados para a obtenção destes registros comportamentais. Destacamos que podemos coletar as informações com métodos de observação por um único ponto ou por observações sequenciais (Recher & GebSKI 1990). O método de observação de um único ponto considera somente um registro comportamental para cada indivíduo amostrado. Tal registro geralmente é obtido no primeiro momento em que a ave é avistada ou na primeira vez em que ela executa o comportamento que será estudado (Hartley 1953, Morse 1970, Recher & GebSKI 1990). O pesquisador pode estabelecer um curto intervalo de tempo entre o primeiro encontro da ave e o primeiro registro do comportamento. Já as observações sequenciais acontecem quando o indivíduo é seguido e os dados comportamentais são registrados continuamente ou em curtos intervalos pré-definidos (Hertz *et al.* 1976, Morrison 1984, Recher & GebSKI 1990). Para tanto, podem ser utilizados os métodos de amostragem animal

focal e/ou *ad libitum* (Altmann 1974). Quando as medidas comportamentais são feitas repetidamente para um indivíduo ao longo do tempo, como nas observações sequenciais, podemos dizer que há um estudo longitudinal (Faraway 2006).

A opção por observações sequenciais ocasionalmente implica em problemas com a dependência entre os registros. Estes possuem erros correlacionados que promovem uma estimativa subestimada da variância da amostra, o que torna os dados inadequados para algumas ferramentas estatísticas multivariadas. Desta forma, é preciso ter atenção com o tratamento estatístico que será utilizado (Wagner 1981, Morrison 1984, Setz & Hoyos 1985, Sallie *et al.* 1990). De acordo com Costa (2003), quando um indivíduo amostrado é observado ao longo do tempo (longitudinal), espera-se que haja uma correlação entre estas unidades, o que acarreta em violação da suposição de independência. Delineamentos de único ponto podem evitar a dependência entre as amostras. Contudo, podem superestimar comportamentos e locais de forrageamento conspícuos (Morrison 1984, Recher & GebSKI 1990).

As escolhas do método de coleta de dados e posteriormente das ferramentas estatísticas que serão utilizadas nas análises devem ser feitas de forma cautelosa para garantir que as questões propostas sejam elucidadas de maneira inequívoca. Assim, para escolher entre o método de único ponto ou sequencial nos estudos sobre forrageamento de aves, o pesquisador deve considerar fatores relacionados com a história natural e comportamento da espécie a ser estudada, como sua vocalização, se participa ou não de bandos mistos, a facilidade de encontrar a ave em seu habitat, se a espécie é rara ou não, seu grau de mobilidade, e, principalmente, qual hipótese será testada, pois os diferentes métodos podem ser mais ou menos adequados de acordo com variações nestes fatores, conforme discutiremos adiante. Com estas considerações, pretendemos abordar as vantagens e desvantagens de cada método de observação direta para os estudos de forrageamento das aves. Faremos isso a partir de uma breve revisão sobre estudos que testaram comparativamente os métodos de único ponto e de observações sequenciais, e iremos sugerir alternativas estatísticas para protocolos deste último.

## COMPARAÇÕES ENTRE MÉTODOS PONTUAIS E SEQUENCIAIS

Alguns autores nas décadas de 80 e 90 fizeram comparações entre os métodos de observação direta para melhor analisar as informações de seus estudos sobre comportamento de forrageamento de aves (Wagner 1981, Franzreb 1984, Morrison 1984, Sallie *et al.* 1990). Os resultados demonstraram que o contexto que envolve a pesquisa é determinante para que um ou outro método seja recomendado. Por exemplo, para alguns estudos etológicos e ecológicos é importante estimar as taxas de ataque e de movimentação de um substrato para outro, além da criação de etogramas com as sequências de atividades exercidas por um indivíduo (Robinson & Holmes 1982, Setz & Hoyos 1985, Hutto 1990, Porto & Piratelli 2005, Davison & Fitzpatrick 2010, Bonter *et al.* 2013). Para estes modelos experimentais, cujo tempo é um fator intrínseco, métodos sequenciais são os mais apropriados por permitirem um conjunto mais completo de informações comportamentais (Setz & Hoyos 1985, Salie *et al.* 1990).

Apesar da relevância do método sequencial para alguns estudos, Sallie *et al.* (1990) concluíram que este é inoportuno para estimar proporções de locais de forrageamento, a menos que uma análise estatística apropriada seja utilizada para lidar com a forte autocorrelação entre as observações. É possível evitar a autocorrelação ao utilizar apenas a observação do primeiro comportamento exibido pela ave (método de único ponto). Porém, apesar de adequado para avaliar locais comuns de forrageamento, este método pode não ser adequado para estimar os locais não habituais (Morrison 1984, Sallie *et al.* 1990). As observações pontuais podem ter um viés de visibilidade, ou seja, superestimar locais comuns e de fácil visualização de forrageamento, pois o comportamento será registrado logo que o observador encontrar a ave (Morrison 1984, Recher & Gebiski 1990). Contudo, os registros contínuos (sequenciais) também podem introduzir viés. Wagner (1981) observou em um estudo com diversas espécies de aves insetívoras que os resultados obtidos a partir de métodos sequenciais supervalorizaram o substrato mais comum de forrageamento, neste caso, árvores decíduas. A sequência de observação durava

mais quando as aves forrageavam em vegetação decídua ao passo que esta facilitava a visualização dos indivíduos. Assim, o método sequencial aumentava o viés quando comparado ao método de único ponto para locais de forrageamento. Porém, em suas análises sobre o tamanho dos poleiros utilizados, encontrou uma supervalorização de poleiros com menos de um centímetro quando utilizou o método de observação de único ponto. Estes poleiros são comuns na porção exterior da vegetação e este viés foi corrigido quando observações sequenciais foram feitas. Desta forma, o método escolhido terá um efeito sobre os resultados, mas nem sempre a utilização de observação de um único ponto promoverá viés para os locais mais fáceis de encontrar a ave (Wagner 1981).

Considerações acerca do habitat em que a ave será estudada também podem direcionar o tipo de método a ser escolhido. De acordo com Hertz *et al.* (1976), o método de único ponto pode ser adequado quando trabalhamos com aves que forrageiam em áreas abertas, devido a maior facilidade de encontrar outros indivíduos da espécie após abandonar a primeira ave observada; entretanto, pode não ser o melhor para estudos com aves forrageadoras de vegetações densas, onde as aves ficam mais escondidas. Raphael (1990) enfatiza que pode ser difícil encontrar algumas espécies de aves, e recomenda que seguir uma ave pode ser mais eficiente em um trabalho de campo do que abandoná-la após uma ou duas observações e sair à procura de outra ave. Este argumento é muito importante quando tratamos de espécies raras em que o encontro não é trivial. Ressaltamos que aves muitas vezes são inconspícuas mesmo em áreas campestres (abertas), pois podem forragear no estrato baixo de vegetação herbácea, não ter coloração chamativa e vocalizar pouco, o que dificulta sua detecção (observação pessoal). Entre as florestas fechadas também há variedade entre a estrutura da vegetação; quando consideramos uma floresta estacional decídua, floresta caducifólia ou uma mata de galeria, por exemplo, existe diversidade quanto à densidade da vegetação e/ou abertura do dossel (Rizzini 1976, Felfili 1995). Portanto, nem sempre podemos dizer que aves de áreas abertas podem ser encontradas facilmente, assim como nem todas as espécies de áreas florestais são difíceis de serem encontradas ou acompanhadas.

Assim, durante a escolha do método de observação é importante considerar a facilidade de detecção, fenótipo e a história natural da espécie a ser observada.

Quando a detecção de comportamentos ou substratos de forrageio incomuns são fatores relevantes para o protocolo de pesquisa é preciso considerar que diferentes resultados podem ser obtidos de acordo com o método que for utilizado. O método de observações sequenciais costuma englobar os comportamentos não comuns, como forrageamento na folhagem executado por uma ave especialista em forrageamento aéreo, por exemplo, algo relevante quando temos interesse em saber sobre quão plástico é seu repertório comportamental. Morrison (1984) e Oliver (2000) observaram que alguns comportamentos apresentam-se com baixa frequência e alguns substratos utilizados pelas aves e comportamentos de curta duração não são registrados quando o método utilizado é o de único ponto. Recher & Gebski (1990) fizeram um estudo com aves habitantes de florestas de eucaliptos (*Eucalyptus crebra*) e constataram que a primeira observação pode supervalorizar ataques mais ativos (*hawking*) e também alguns substratos comuns de forrageamento, como a folhagem. Portanto, Recher & Gebski (1990) recomendam que para evitar os problemas de viés obtidos com os métodos de observação de único ponto, pesquisadores podem descartar a primeira observação ou estabelecer um período de espera antes de anotar o comportamento, desde que estudem aves fáceis de serem encontradas. Para aves raras ou de difícil visualização, o ideal é aproveitar a maior quantidade de tempo possível com a ave utilizando o método sequencial, pois este permite um maior aproveitamento do tempo em campo (Wagner 1981).

### **O PROBLEMA DA DEPENDÊNCIA ENTRE AS OBSERVAÇÕES SEQUENCIAIS**

A escolha do método sequencial implica em buscar métodos de análises estatísticas que sejam adequadas para dados que não atendam ao pressuposto de independência exigido por algumas ferramentas de análises de dados paramétricas (Sallie *et al.* 1990). Diversos pesquisadores evitaram o problema da dependência utilizando métodos de observação de

único ponto quando estes foram adequados para seus propósitos (Conner 1981, Sakai & Noon 1990, Sallie & Verner 1990, Ragusa-Neto 1997), enquanto outros utilizaram métodos sequenciais com intervalos de tempo entre as observações (Miles 1990, Manhães 2003, Lopes 2005, Faria *et al.* 2007, Chouteau 2009, Jahn *et al.* 2010, Screnci-Ribeiro & Duca 2010, Couchoux & Cresswell 2011). Os intervalos costumam variar entre segundos até uma hora, mas poucos são os estudos que fazem testes de correlação para estabelecer intervalos que realmente garantam a independência (Porter *et al.* 1985, Setz & Hoyos 1985, Sallie *et al.* 1990). Em uma pesquisa realizada por Setz & Hoyos (1985), testes de correlações seriadas feitas com observações sobre o comportamento de bugios *Alouatta fusca* demonstraram que intervalos menores que 20 min não foram suficientes para garantir a independência entre os registros dos comportamentos daqueles primatas. De acordo com testes feitos por Sallie *et al.* (1990), houve forte dependência entre as observações sequenciais, mesmo entre o primeiro e o quinto registro, sobre sítios e substratos de forrageamento utilizados por cinco espécies de aves passeriformes. No entanto, Porter *et al.* (1985) concluiu que 10 min de intervalo garantiram a independência das observações para *Picoides borealis*, um pica-pau estudado por ele. Para atribuir um intervalo adequado, que permita a independência entre as amostras, deve-se considerar o grau de mobilidade da espécie, que pode variar entre classes de idade e sexo; quanto maior for a movimentação da ave entre os substratos menor poderá ser o intervalo entre as observações (Sallie *et al.* 1990). Contudo, é aconselhável que testes de autocorrelação sejam feitos antes que se estabeleça o intervalo que será utilizado entre as observações (Setz & Hoyos 1985, Sallie *et al.* 1990).

Quando utilizamos o método sequencial, mas inserimos intervalos entre as observações para garantir a independência das amostras, podemos ainda ter problemas quando a ave é difícil de ser encontrada ou pode ser perdida de vista com facilidade entre a vegetação, faz longos deslocamentos, pertence a pequenas populações ou quando as taxas de comportamentos são importantes no desenho experimental (Hertz *et al.* 1976, Airola & Barret 1985).

Nestes casos, o método sequencial sem intervalos pode garantir que um maior aproveitamento seja feito no momento do encontro com a ave. De acordo com Hertz *et al.* (1976) e Oliver (2000), ao seguirmos indivíduos durante longas rotinas de forrageamento, conseguiremos um mais completo documento do padrão de forrageamento para cada espécie. Desta forma, a utilização de ferramentas estatísticas adequadas para análises de dados dependentes oriundos das amostras sequenciais é um passo importante para alguns estudos do comportamento alimentar.

### **FERRAMENTAS ESTATÍSTICAS APROPRIADAS PARA OBSERVAÇÕES SEQUENCIAIS**

Ao considerarmos a evolução das ferramentas estatísticas utilizadas em estudos sobre comportamento de forrageamento, percebemos que durante a década de 80 poucas eram as opções para evitar os problemas de dependência quando se optava por dados sequenciais (Wagner 1981, Morrison 1984). Morrison (1984) naquela ocasião recomendava o uso de uma grande amostra, com no mínimo 30 indivíduos e cerca de 150 observações sequenciais, para amenizar estes problemas de dependência entre os dados. Brennan & Morrison (1990) trataram cada série com até nove registros comportamentais como uma única amostra (N=1). Segundo esses autores, a incorporação de registros sequenciais do comportamento de forrageamento em uma única amostra permite evitar problemas de dependência que surgem quando cada registro sequencial é tratado como uma amostra individual. Airola & Barret (1985), Engilis Jr & Kelt (2009), Troy & Baccus (2009) e Davison & Fitzpatrick (2010) também optaram por tratar os registros sequenciais de uma única ave focal como uma única unidade amostral para evitar as pseudo-réplicas de observações sequenciais de uma mesma ave.

Alguns autores, especialmente na década de 90, analisaram seus dados sequenciais com as cadeias de Markov (Setz & Hoyos 1985, Sallie *et al.* 1990, Raphael 1990, Riley & Smith 1992). Quando consideramos as transições entre comportamentos, como forragear em um galho e depois em outro, por exemplo, e observamos as correlações entre um estado

comportamental do presente e o estado futuro ao longo do tempo, podemos dizer que temos uma cadeia com características markovianas (Keller 1978). Para as análises são construídas matrizes com probabilidades de transição de um estado para outro, como frequências de aves que transitam da árvore A para a árvore B; estas matrizes contêm as proporções das transições entre os estados para determinados intervalos de tempo e os comportamentos menos frequentes são desconsiderados (Raphael 1990). Entretanto, as cadeias de Markov são caracterizadas por considerarem que as distribuições de probabilidades para passos futuros do processo comportamental em análise dependem somente do estado presente, independente dos estados anteriores (cadeia de primeira ordem), ou seja, ao considerarmos o estado presente, passado e futuro são independentes entre si (Setz & Hoyos 1985, Raphael 1990). É importante lembrar que para que haja uma cadeia markoviana a probabilidade de transição deve ser constante, estacionária, ou seja, que a possibilidade de transição a partir de uma posição para a próxima deve permanecer a mesma independente do momento em que foi coletado. De acordo com Raphael (1990), as cadeias de Markov são adequadas para analisar dados sequenciais, pois reconhecem a interdependência destas observações. Podemos dizer que são apropriadas para estudos com transições de comportamentos, mas não contemplam muitos aspectos importantes em estudos sobre forrageamento, como questões referentes ao tempo em cada unidade de habitat, tempo de procura por presas, distâncias percorridas ou altura de poleiro (Riley & Smith 1992).

Entre as ferramentas estatísticas mais recentes utilizadas em estudos ecológicos e etológicos, nós podemos citar os casos especiais de modelos lineares generalizados (GLM), como Análise de Variância (ANOVA), Análise de Variância Multivariada (MANOVA), entre outros (Gotelli & Ellison 2011). Entretanto, ao utilizar tais métodos estatísticos, precisamos ter atenção aos pressupostos requeridos pelos testes. A ANOVA pode ser compreendida como uma classe de delineamentos amostrais ou experimentais, na qual a variável preditora é categórica e a variável resposta é contínua (Gotelli & Ellison 2011). Para que este teste possa ser utilizado é preciso atender

os pressupostos de amostras independentes, variâncias homogêneas entre grupos e resíduos com distribuição normal (Zar 1999, Gotelli & Ellison 2011). Porém, esta ferramenta apresenta delineamentos que são adequados para medir dados oriundos de um mesmo indivíduo em uma sequência temporal, quando sabemos que há correlação entre os dados (dependência). Neste caso, a ANOVA para medidas repetidas pode ser uma alternativa útil (Zar 1999, Wright & Radford 2010, Gotelli & Ellison 2011), desde que os dados obedçam aos critérios exigidos. Outra possibilidade é a ANOVA aninhada, pois organiza os dados hierarquicamente ao aninhar as variáveis correlacionadas de um mesmo indivíduo, por exemplo. Porém, quando usamos a ANOVA para dados sequenciais, é preciso que existam correlações similares entre todas as condições intraparticipantes (medidas repetidas), ou seja, a variância da diferença entre as médias estimadas para um par de grupos (primeira e segunda observações) deve ser a mesma de qualquer outro par (segunda e terceira observações) e assim atender à suposição de esfericidade. Esta suposição só faz sentido com medidas repetidas, mas é difícil de ser atendida e isto deve ficar explícito no teste para que exista algum ajuste no grau de liberdade e o teste possa ser mais rigoroso (Zar 1999). O teste não é adequado quando há ausência de dados para alguns indivíduos da pesquisa.

Diversos estudos lidam com dados multivariados quando há interesse em saber como múltiplas variáveis respostas (altura, substrato e movimento de forrageamento, por exemplo) relacionam-se de forma simultânea com uma ou mais variáveis preditoras (Whelan 2001, Barta *et al.* 2004, Whelan & Maina 2005, Chouteau 2009, Troy & Baccus 2009, Davison & Fitzpatrick 2010, García-Navas & Sanz 2010, Bernoit-Bird & Gilly 2012, Borowske *et al.* 2012). Estas variáveis respostas são coletadas da mesma ave e, ainda, quando as observações são sequenciais, podemos utilizar a ANOVA multivariada para medidas repetidas, conhecida como MANOVA para medidas repetidas com teste F multivariado. Em um estudo realizado com *Emberiza citrinella*, o autor utilizou MANOVA para medidas repetidas em suas análises sobre rotinas de forrageamento, pois as aves estudadas em seus experimentos eram as mesmas aves de seu controle (van der Veen 1999). Este teste não requer a suposição

de esfericidade como exige a ANOVA para medidas repetidas, ou seja, não requer um padrão de matriz de variância-covariância, que neste caso é chamada de matriz desestruturada (não devemos confundir esfericidade com a suposição de homocedasticidade – entre grupos independentes) (van der Veen 1999, von Ende 2009). Entretanto, o fato desta MANOVA ser menos restritiva em relação à matriz de variância-covariância faz com que o poder dessa MANOVA seja menor, especialmente quando o número de variáveis dependentes aumenta e o tamanho da amostra diminui, condição que afeta o poder de qualquer teste derivado do GLM (von Ende 2009).

Uma possibilidade bastante atraente para lidar com observações sequenciais e que tem sido utilizada nos últimos anos é uma extensão do GLM que não requer que as observações sejam independentes e possuam variância constante (Davison & Fitzpatrick 2010, Pettex *et al.* 2012, Bonter *et al.* 2013). São métodos baseados em regressão que podem ser chamados de modelos com efeitos aleatórios ou modelos lineares generalizados mistos (GLMM: *Generalized Linear Mixed Models*) (von Ende 2009). Estes modelos incluem efeitos fixos e também efeitos aleatórios, o que permite a utilização de dados dependentes (Bolker *et al.* 2009). Em um estudo em que estejamos interessados em investigar, por exemplo, como a sazonalidade ou a hora do dia influenciam o comportamento de forrageamento de uma ave, devemos tratar as estações do ano e as horas em que os comportamentos foram registrados como fatores fixos. O pesquisador está interessado em avaliar os efeitos dos fatores fixos nas variáveis dependentes, desta forma, algo pode ser ou não considerado um fator fixo dependendo das características do estudo (Norusis 2007). Entretanto, muitas vezes os fatores aleatórios são introduzidos pelo nosso método amostral, embora não seja objetivo principal da pesquisa avaliar seus efeitos (Norusis 2007). Assim, podemos ignorar a identidade dos indivíduos amostrados e a influência desta identidade não ser o objetivo do estudo, mas os comportamentos observados em um mesmo indivíduo não são independentes. É possível que certos indivíduos possam ser mais eficientes em seu modo de forrageio que outros. Assim, a identidade da ave pode ser um fator aleatório desde que o pesquisador queira que seus

resultados sejam aplicados em um limite amplo da população além daqueles sujeitos do estudo (Norusis 2007). Quando considerarmos a identidade da ave como um fator aleatório em um modelo estatístico, estamos inserindo a informação sobre as observações sequenciais em uma mesma ave serem correlacionadas (Pinheiro & Bates 2000, Costa 2003, Faraway 2006, Fausto *et al.* 2008, Bolker *et al.* 2009).

As análises feitas com dados sequenciais sobre eficiência de forrageamento em um estudo com *Aphelocoma coerulescens* foram realizadas com GLMM, quando os autores consideraram o contexto de habitat como fator fixo (a diferença entre os contextos foi o objetivo da pesquisa) e hora do dia e identidade da ave como fatores aleatórios (Davison & Fitzpatrick 2010). A incorporação dos efeitos aleatórios na análise permite que os efeitos das unidades amostrais sejam tratados como variações aleatórias em torno da média da população e possibilita quantificar a variação entre as unidades. Desta forma, incluem a dependência dos dados e a estrutura de correlação dos erros (Pinheiro & Bates 2000, Costa 2003, Faraway 2006, Fausto *et al.* 2008, Bolker *et al.* 2009). De acordo com von Ende (2009) a maior vantagem do método do GLMM é o fato de ele disponibilizar uma variedade de matrizes de covariância cuja estrutura é intermediária entre a abordagem multivariada irrestrita (MANOVA) e a abordagem univariada restritiva (ANOVA), além de permitir sujeitos com dados ausentes ou observações repetidas desigualmente espaçadas.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

A utilização de métodos de único ponto de observação é adequada para estudos comportamentais em populações grandes e para aves que podem ser facilmente localizadas na vegetação, pois pode garantir que problemas com a dependência entre as amostras sejam evitados. Quando o estudo em questão irá abordar o comportamento de forrageamento de espécies raras, aves difíceis de serem visualizadas entre a vegetação e quando questões temporais (taxas e sequências de comportamentos) são importantes no desenho experimental, sugere-se que métodos sequenciais sejam utilizados. Entretanto, alternativas

para evitar os problemas de dependência não podem ser esquecidas.

Pesquisadores tentam evitar a dependência entre os registros e aproveitar um maior número de dados de uma mesma ave ao utilizar dados sequenciais com intervalos que garantam a independência. A variabilidade entre o comportamento das espécies, seu grau de mobilidade e até variação intra e interespecífica são fatores importantes para o estabelecimento do tempo de intervalo. Entretanto, uma crítica que fazemos ao uso de intervalos entre as observações é que informações relevantes para o estudo podem ser perdidas durante o intervalo em que as observações são descartadas. Quando sabemos pouco sobre o comportamento de uma espécie é importante que aproveitemos o maior número de informações possível nos momentos em que temos a oportunidade de acompanhar o forrageio da ave. O método de observação deve ser adequado para garantir que informações biológicas não sejam perdidas e ser adequado à realidade do trabalho de campo.

Assim, o método sequencial sem intervalos permite que um maior número de informações possa ser obtido e um maior aproveitamento do tempo em campo. Para que o método seja apropriado e nenhuma violação aos pressupostos estatísticos aconteça é importante que o pesquisador esteja atento aos procedimentos estatísticos que podem ser aplicados aos registros coletados continuamente. Os GLMM podem ser uma alternativa viável para estudos com observações dependentes por incluir os fatores aleatórios nas análises de dados.

## AGRADECIMENTOS

Agradecemos aos revisores anônimos do manuscrito. Este trabalho teve apoio financeiro da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) por meio de bolsa concedida para Doutorado DS a AF (2011).

## REFERÊNCIAS

- Airola, D. A., & Barret, R. H. 1985. Foraging and habitat relationships of insect-gleaning birds in a Sierra Nevada mixed-conifer-forest. *The Condor*, 87, 205-216.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour*, 49, 227-297. DOI: 10.1163/156853974Xoo534

- Barta, Z., Liker, A., & Mónus, F. 2004. The effects of predation risk on the use of social foraging tactics. *Animal Behaviour*, 67(2), 301-308.
- Bernoit-Bird, K. J., & Gilly, W. F. 2012. Coordinated nocturnal behavior of foraging jumbo squid *Dosidicus gigas*. *Marine Ecology Progress Serie* 455, 211-228.
- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H., & White, J. S. S. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 24(3), 127-135. DOI: 10.1016/j.tree.2008.10.008
- Bonter, D. N., Zuckerberg, B., Sedgwick, C. W., & Hochachka, W. M. 2013. Daily foraging patterns in free-living birds: exploring the predation-starvation trade-off. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 280(1760), 1-7. DOI: 10.1098/rspb.2012.3087
- Borowske, A., Morgan, D. K. J., & Waas, J. R. 2012. Do heterospecific size and demeanour influence visitation behaviour at birds of urban foraging patches? *Journal of Ethology*, 30(1), 75-82. DOI: 10.1007/s10164-011-0297-6
- Botero-Delgado, E. 2011. Cuantificando el comportamiento: estrategias de búsqueda y ecología de forrajeo de 12 especies sintópicas de Atrapamoscas (Tyrannidae) en la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 19(3), 343-357.
- Brennan, L. A., & Morrison, M. L. 1990. Influence of sample size on interpretations of foraging patterns by chestnut-backed chickadees. In: M. L. Morrison, C. J. Ralph, J. Verner & J. R. Jehl Jr. (Eds.), *Avian foraging: theory, methodology, and applications*. pp. 187-192. Lawrence: Cooper Ornithological Society (Studies in Avian Biology 13).
- Caron-Beaudoin, E., Gentes, M. L., Patenaude-Monette, M., Hélie, J. F., Giroux, J. F., & Verreault, J. 2013. Combined usage of stable isotopes and GPS-based telemetry to understand the feeding ecology of an omnivorous bird, the Ring-billed Gull (*Larus delawarensis*). *Canadian Journal of Zoology*, 91(10), 689-697. DOI: 10.1139/cjz-2013-0008
- Cestari, C., & Pizo, M. A. 2013. Seed dispersal by the lek-forming white-bearbed manakin (*Manacus manacus*, Pipridae) in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Tropical Ecology*, 29(5), 381-389. DOI: 10.1017/S0266467413000412
- Chouteau, P. 2009. Impact of logging on the foraging behaviour of two sympatric species of Couas (*Coua coquereli* and *Coua gigas*) in the western dry forest of Madagascar. *Comptes Rendus Biologies*, 332(6), 567-578.
- Conner, R. N. 1981. Seasonal changes in woodpecker foraging patterns. *The Auk*, 98, 562-570.
- Costa, S. C. 2003. Modelos lineares generalizados mistos para dados longitudinais. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo. Piracicaba, SP, Brasil. p.110.
- Couchoux, C., & Cresswell, W. 2011. Personality constraints versus flexible antipredation behaviors: how important is boldness in risk management of redshanks (*Tringatotanus*) foraging in a natural system? *Behavioral Ecology*, 23(2), 290-301.
- Davison, M. A., & Fitzpatrick, J. W. 2010. Role of human-modified habitat in protecting specialist species: A case study in the threatened Florida Scrub-Jay. *Biological Conservation*, 143(11), 2815-2822. DOI: 10.1016/j.biocon.2010.07.032
- Engilis, J. R. A., & Kelt, D. A. 2009. Foraging behavior of tufted Tit-Tyrants (*Anairetes parulus*) in semiarid northcentral Chile. *The Wilson Journal of Ornithology*, 121(3), 585-592. DOI: 10.1676/08-040.1
- Faraway, J. J. 2006. Extending the linear model with R: generalized linear, mixed effects and nonparametric regression models. Chapman & Hall/CRC. 301p.
- Faria, L. C. P., Carrara, L. A., & Rodrigues, M. 2007. Sistema territorial e forrageamento do fura-barreira *Hylocryptus rectirostris* (Aves: Furnariidae). *Revista Brasileira de Ornitologia*, 15(3), 395-402.
- Fausto, M. A., Carneiro, M., Antunes, C. M. F., Pinto, J. A. & Colosimo, E. A. 2008. O modelo de regressão linear misto para dados longitudinais: uma aplicação na análise de dados antropométricos desbalanceados. *Cadernos de Saúde Pública*, 24(3), 513-524.
- Felfili, J. M. 1995. Diversity, structure and dynamics of a gallery forest in central Brazil. *Vegetatio*, 117(1), 1-15. DOI: 10.1007/BF00033255
- Fitzpatrick, J. W. 1980. Foraging behavior of neotropical tyrant flycatchers. *The Condor*, 82, 43-57.
- Fitzpatrick, J. W. 1981. Search strategies of tyrant flycatchers. *Animal Behaviour*, 29, 810-821. DOI: 10.1016/S0003-3472(81)80015-2
- Franzreb, K. E. 1984. Foraging habits of Ruby-Crowned and Golden-Crowned kinglets in an Arizona Montane Forest. *The Condor*, 86, 139-145.
- García-Navas, V. & Sanz, J. J. 2010. The importance of a main dish: nestling diet and foraging behavior in Mediterranean blue tits in relation to prey phenology. *Oecologia*, 165(3), 639-649. DOI: 10.1007/s00442-010-1858-z
- Gotelli N. J., & Ellison, A. M. 2011. *Princípios de estatística em ecologia*. Artmed Editora.
- Hartley, P. H. T. 1953. An ecological study of the feeding habits of the English titmouse. *The Journal of Animal Ecology*, 22, 261-288.
- Hertz, P. E., Remsen, J. R. J. V., & Zones, S. I. 1976. Ecological complementarity of three sympatric parids in a California oak woodland. *The Condor*, 78, 307-316.
- Hutto, R. L. 1990. Measuring the availability of food resources. In: M. L. Morrison, C. J. Ralph, J. Verner & J. R. Jehl Jr. (Eds.), *Avian foraging: theory, methodology, and applications*. pp. 20-28. Lawrence: Cooper Ornithological Society (Studies in Avian Biology 13).
- Jahn, A. E., Levey, D. J., Mamani, A. M., Saldias, M., Alcoba, A., Ledezma, M. J., Flores, B., Vidoz, J. Q., & Hilarion, F. 2010. Seasonal differences in rainfall, food availability, and the foraging behavior of Tropical Kingbirds in the southern Amazon Basin. *Journal of Field Ornithology*, 81(4), 340-348.
- Keller, M. K. 1978. Markov chains and applications of matrix methods: fixed points and absorbing Markov chains. Modules and monographs in undergraduate mathematics and its

- applications project. EDC/UMAP, Newton, Mass.
- Lopes, L. E. 2005. Dieta e comportamento de forrageamento de *Suiriri affinis* e *S. islerorum* (Aves, Tyrannidae) em um cerrado do Brasil central. *Iheringia. Série Zoologia*, 95(4), 341-345.
- Manhães, M. A. 2003. Variação sazonal da dieta e do comportamento alimentar de traupíneos (Passeriformes: Emberizidae) em Ibitioca, Minas Gerais, Brasil. *Ararajuba*, 11(1), 45-55.
- Miles, D. B. 1990. The importance and consequences of temporal variation in avian foraging behavior. In: M. L. Morrison, C. J. Ralph, J. Verner & J. R. Jehl Jr. (Eds.), *Avian foraging: theory, methodology, and applications*. pp. 210-217. Lawrence: Cooper Ornithological Society (Studies in Avian Biology 13).
- Morrison, M. L. 1984. Influences of sample size and sampling design on analysis of avian foraging behavior. *The Condor*, 86, 146-150. DOI: 102307/1367029
- Morse, D. H. 1970. Ecological aspects of some mixed-species foraging flocks of birds. *Ecological Monographs*, 40(1), 119-168.
- Navarro, J., Votier, S. C., Aguzzi, J., Chiesa, J. J., Forero, M. G., & Phillips, R. A. 2013. Ecological segregation in space, time and trophic niche of sympatric planktivorous petrels. *Plos One*, 8(4), 1-12. DOI: 10.1371/journal.pone.0062897
- Norusis, M. J. 2007. *SPSS 15.0 guide to data analysis*. Englewood Cliffs, N.J: Prentice Hall.
- Oliver, D. L. 2000. Foraging behaviour and resource selection of the Regent Honeyeater *Xanthomiza phrygia* in northern New South Wales. *Emu-Austral Ornithology*, 100(1), 12-30.
- Pettex, E., Lorentsen, S. H., Gremillet, D., Gimenez, O., Barret, R. T., Pons, J. B., Bohec, C. L., & Bonadonna, F. 2012. Multi-scale foraging variability in Northern gannet (*Morus bassanus*) fuels potential foraging plasticity. *Marine Biology*, 159(12), 2743-2756. DOI: 10.1007/s00227-012-2035-1
- Pinheiro, J. C., & Bates, D. M. 2000. *Mixed-effects models in S and S-plus*. Springer, New York. 528p.
- Porter, M. L., Collopy, M. W., Labisky, R. F., & Littell, R. C. 1985. Foraging behavior of red-cockaded Woodpeckers: a evaluation of research methodologies. *The Journal of Wildlife Management*, 49(2), 505-507.
- Porto, G. R., & Piratelli, A. 2005. Ethogram of the Shiny Cowbird, *Molothrus bonariensis* Gmelin (Aves, Emberizidae, Icterinae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 22(2), 306-312.
- Ragusa-Netto, J. 1997. Seasonal variation in foraging behavior of *Cypsnagra Hirundinacea* in the campo-cerrado. *Ararajuba*, 5(1), 72-75.
- Raphael, M. G. 1990. Use of Markov chains in analyses of foraging behavior. In: M. L. Morrison, C. J. Ralph, J. Verner & J. R. Jehl Jr. (Eds.), *Avian foraging: theory, methodology, and applications*. pp. 288-294. Lawrence: Cooper Ornithological Society (Studies in Avian Biology 13).
- Recher, H. F. 1990. Specialist or generalist: avian response to spatial and temporal changes in resources. In: M. L. Morrison, C. J. Ralph, J. Verner & J. R. Jehl Jr. (Eds.), *Avian foraging: theory, methodology, and applications*. pp. 333-336. Lawrence: Cooper Ornithological Society (Studies in Avian Biology 13).
- Recher, H. F., & Gebski, V. 1990. Analysis of the foraging ecology of eucalypt forest birds: sequential versus single-point observations. In: M. L. Morrison, C. J. Ralph, J. Verner & J. R. Jehl Jr. (Eds.), *Avian foraging: theory, methodology, and applications*. pp. 174-180. Lawrence: Cooper Ornithological Society (Studies in Avian Biology 13).
- Riley, C. M., & Smith, K. G. 1992. Sexual dimorphism and foraging behavior of Emerald Toucanets *Aulacorhynchus prasinus* Costa Rica. *Ornis Scandinavica*, 23, 459-466. DOI: 102307/3676677
- Rizzini, C. T. 1976. *Tratado de fitogeografia do Brasil. Vol.2*. Editora de Humanismo, Ciência e Tecnologia.
- Robinson, S. K., & Holmes, R.T. 1982. Foraging behavior of forest birds: the relationships among search tactics, diet, and habitat structure. *Ecology*, 63(6), 1918-1931.
- Sakai, H. F., & Noon, B. R. 1990. Variation in the foraging behaviors of two flycatchers: associations with stage of the breeding cycle. In: M. L. Morrison, C. J. Ralph, J. Verner & J. R. Jehl Jr. (Eds.), *Avian foraging: theory, methodology, and applications*. pp. 237-244. Lawrence: Cooper Ornithological Society (Studies in Avian Biology 13).
- Sallie, J. H., & Verner, J. 1990. Within-season and yearly variations in avian foraging locations. In: M. L. Morrison, C. J. Ralph, J. Verner & J. R. Jehl Jr. (Eds.), *Avian foraging: theory, methodology, and applications*. pp. 202-209. Lawrence: Cooper Ornithological Society (Studies in Avian Biology 13).
- Sallie, J. H., Verner, J., & Bell, G. W. 1990. Sequential versus initial observations in studies of avian foraging. In: M. L. Morrison, C. J. Ralph, J. Verner & J. R. Jehl Jr. (Eds.), *Avian foraging: theory, methodology, and applications*. pp. 166-173. Lawrence: Cooper Ornithological Society (Studies in Avian Biology 13).
- Setz, E. Z. F., & Hoyos, A. 1985. Partição do tempo: o problema da dependência entre observações comportamentais sucessivas. p. 191-201. In: *Primatologia no Brasil. 2 Congresso Brasileiro de Primatologia*. Campinas, SP. Brasil.
- Screnci-Ribeiro, R. & Duca, C. 2010. Táticas de forrageamento de *Myiozetetes cayanensis* (Linnaeus, 1766) (Passeriformes: Tyrannidae). *Revista Brasileira de Ornitologia*, 18(2), 113-117.
- Troy, J.R., & Baccus, J. T. 2009. Effects of weather and habitat on foraging behavior of non-breeding eastern phoebes. *The Wilson Journal of Ornithology*, 121(1), 97-103. DOI: 10.1676/07-175.1
- van der Veen, I. T. 1999. Effects of predation risk on diurnal mass dynamics and foraging routines of yellowhammers (*Emberiza citrinella*). *Behavioral Ecology*, 10(5): 545-551.
- Volpato, G. H., & Mendonça-Lima, A. 2002. Estratégias de forrageamento: proposta de termos para a língua Portuguesa. *Ararajuba*, 10(1), 101-105.
- von Ende, C. N. 2009. Repeated-measures analysis: growth and other time-dependent measures. In: M. S. Scheiner & J. Gurevitch (Eds), *Design and analysis of ecological experiments*. New York: Chapman & Hall.

- Wagner, J. L. 1981. Visibility and bias in avian foraging data. *The Condor*, 83, 263-264.
- Whelan, C. J. 2001. Foliage structure influences foraging of insectivorous forest birds: an experimental study. *Ecology* 82(1), 219-231.
- Whelan, C. J., & Maina, G. G. 2005. Effects of season, understory vegetation density, habitat edge and tree diameter on patch-use by bark-foraging birds. *Functional Ecology*, 19, 529-536.
- Wright, J., & Radford, A. N. 2010. Variance-sensitive Green-Woodhoopoes: A new explanation for sex differences in foraging? *Ethology*, 116(10), 941-950. DOI: 10.1111/j.1439-0310.2010.01811.x
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. 4<sup>ed</sup>. New Jersey: Prentice Hall.

Submetido em: 11/10/2016

Aceito em: 03/05/2017