



O NICHU ACÚSTICO: INTEGRANDO A FÍSICA, ECOLOGIA E TEORIA DA COMUNICAÇÃO

*Carlos Barros de Araújo^{1,2} *, Shaka Nóbrega Marinho Furtado³ , Gustavo Henrique Calazans Vieira⁴ & Cássio Rachid Simões⁵*

¹Universidade Estadual de Londrina, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas, Rodovia Celso Garcia Cid, PR 445 Km 380, Campus Universitário, CEP: 86057-970, Londrina, Paraná, Brasil.

²Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Rio Grande do Norte, RN 118, S/N, Povoado Base Física, Zona Rural, CEP: 59508-000, Ipanguaçu, Rio Grande do Norte, Brasil.

³Universidade Federal da Paraíba, Centro de Ciências Exatas e da Natureza, Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas, Cidade Universitária, Castelo Branco, CEP: 58051-900, João Pessoa, Paraíba, Brasil.

⁴Universidade Federal da Paraíba, Centro de Ciências Exatas e da Natureza, Departamento de Sistemática e Ecologia, Cidade Universitária, Castelo Branco, CEP: 58051-900, João Pessoa, Paraíba, Brasil.

⁵Universidade Federal da Bahia, Instituto de Biologia, Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Evolução, Rua Barão de Jeremoabo, s/n, Campus Universitário, Bairro Ondina, CEP: 40170-115, Salvador, Bahia, Brasil.

E-mails: cabarau@gmail.com (*autor correspondente); snmfurtado@gmail.com; ghcvieira@gmail.com; cassiorachid@gmail.com

Resumo: A comunicação acústica relaciona-se a uma miríade de processos biológicos, e seu estudo pode envolver uma ampla gama de aspectos de um organismo. Se por um lado a comunicação acústica pode ser vista como um processo biológico, o som é um fenômeno essencialmente físico e sua compreensão passa necessariamente pelo entendimento de efeitos que vão além da própria biologia. Nesse artigo buscamos tecer relações entre as características físicas do som, o conceito ecológico de nicho acústico e a teoria da comunicação de forma a permitir uma melhor operacionalização do conceito de nicho acústico. O estudo das relações entre os problemas de comunicação (*i.e.* transmissão, semântica e efetividade), as propriedades físicas do som (frequência, intensidade e tempo) e aspectos ecológicos da comunicação, torna possível uma melhor compreensão do nicho acústico e de sua evolução.

Palavras-chave: bioacústica; ecologia acústica; espaço acústico; nicho acústico.

THE ACOUSTIC NICHE: INTEGRATING PHYSICS, ECOLOGY AND THEORY OF COMMUNICATION:

Animal communication is related to many biological processes, and its investigation may help elucidate many aspects of an organism. If in the one hand, animal communication might be seen as a biological process, in the other, sound is a physical phenomenon, so that the understanding of animal communication depends on processes that go beyond biology itself. Here we aim to interlace concepts of Physics, Ecology, and communication to better operationalize the concept of acoustic niche. The study of the relationships between the communication problems (*i.e.* transmission, semantics and effectiveness), the physical

properties of sound (frequency, intensity and time), and ecological aspects of communication, permits a better understanding of the acoustic niche and its evolution.

Keywords: acoustic niche; acoustic ecology; acoustic space; bioacoustics

A comunicação é um aspecto central da ecologia já que muitas interações sociais são baseadas na troca de informações (Brumm 2013), e relaciona-se com processos essenciais, como a atração de parceiros, manutenção de territórios ou defesa contra predadores (Vielliard 2004, Pombal Jr. 2010). Ainda que a comunicação acústica possa ser vista como um processo biológico, uma onda sonora é um fenômeno essencialmente físico e sua compreensão passa pelo entendimento de efeitos que vão além da biologia. Desta forma, buscamos melhor fundamentar a relação entre as características físicas do som ao conceito ecológico de nicho acústico utilizando conceitos da teoria da comunicação de Shannon-Weaver (Shannon & Weaver 1949).

De acordo com Hutchinson (1957), o nicho ecológico pode ser compreendido como um intervalo, dentro de um conjunto de variáveis ambientais (espaço ecológico), no qual uma espécie persiste (Hutchinson 1957). Esse conjunto de intervalos ambientais foi definido como o nicho fundamental da espécie, e aquela porção do nicho fundamental que uma espécie efetivamente ocupa, considerando as interações ecológicas, Hutchinson chamou de nicho observado. Assim como o espaço ecológico, o espaço acústico é multivariado e pode ser fisicamente descrito com base em três eixos: a frequência, a intensidade e o tempo (Feynman *et al.* 1963, Resnick & Halliday 1970). Apesar da aplicação direta do conceito de nicho fundamental de Hutchinson (1957) na definição de nicho acústico ser tentadora, isso não é possível, porque Hutchinson define o nicho de uma espécie com base na sua persistência, e a persistência pode não depender de uma comunicação efetiva, ainda que se espere que a comunicação envolva algum ganho de aptidão.

Além disso, a ineficiência dentro de um processo de comunicação pode se dar de várias formas, desde a interferência física de dois sons, problemas semânticos e de interpretação, ou a ausência de uma reação comportamental adequada. Uma vez que a evolução deve selecionar negativamente

os processos ineficientes, e assim moldar o nicho ecológico, é fundamental a compreensão do que gera a ineficiência dentro de um processo de comunicação, e assim dos possíveis mecanismos evolutivos envolvidos. Weaver (1949) definiu a comunicação como a forma com que uma mente afeta outra e descreveu três tipos de problemas: os problemas de transmissão, semântico e de efetividade (Figura 1).

O problema da transmissão trata da acurácia e precisão com que as mensagens são transmitidas, e depende do grau de degradação e atenuação que um sinal sofre durante sua propagação no meio, do ruído presente no ambiente, ou de como esse ruído interfere no sinal. O problema semântico, refere-se à codificação da mensagem, e possui uma natureza completamente distinta daquela dos problemas de transmissão. Qualquer similaridade acústica entre dois sinais pode levar a um erro de interpretação de código por parte do destinatário mesmo que os dois sinais não sejam simultâneos. O problema da efetividade refere-se à eficácia de uma mensagem em provocar a resposta comportamental desejada no receptor. A distinção entre os problemas relacionados à transmissão ou semântica normalmente não é realizada, e é comum que sejam tratados em conjunto (*e.g.* Pombal Jr. 2010, Protázio *et al.* 2014, Toledo *et al.* 2015).

Ainda que os problemas apontados por Weaver (1949) se sobreponham, dificultando estudo isolado de cada um deles, a evolução age por meio da seleção negativa de processos ineficientes. Mesmo que a definição de Weaver seja bioacusticamente operacional, ela não considera os processos evolutivos envolvidos, por exemplo, se a seleção natural age sobre o emissor ou receptor. As definições mais modernas distinguem os sinais acústicos (onde a evolução age sobre o emissor e o receptor), de pistas (a evolução age somente sobre o receptor) e coação (a evolução somente sobre o emissor; Maynard-Smith & Harper 1995, Scott-Philips 2008), e considera que isso pode, de fato, trazer vantagens para estudos evolutivos (Figura 1). Por outro lado, a operacionalização de

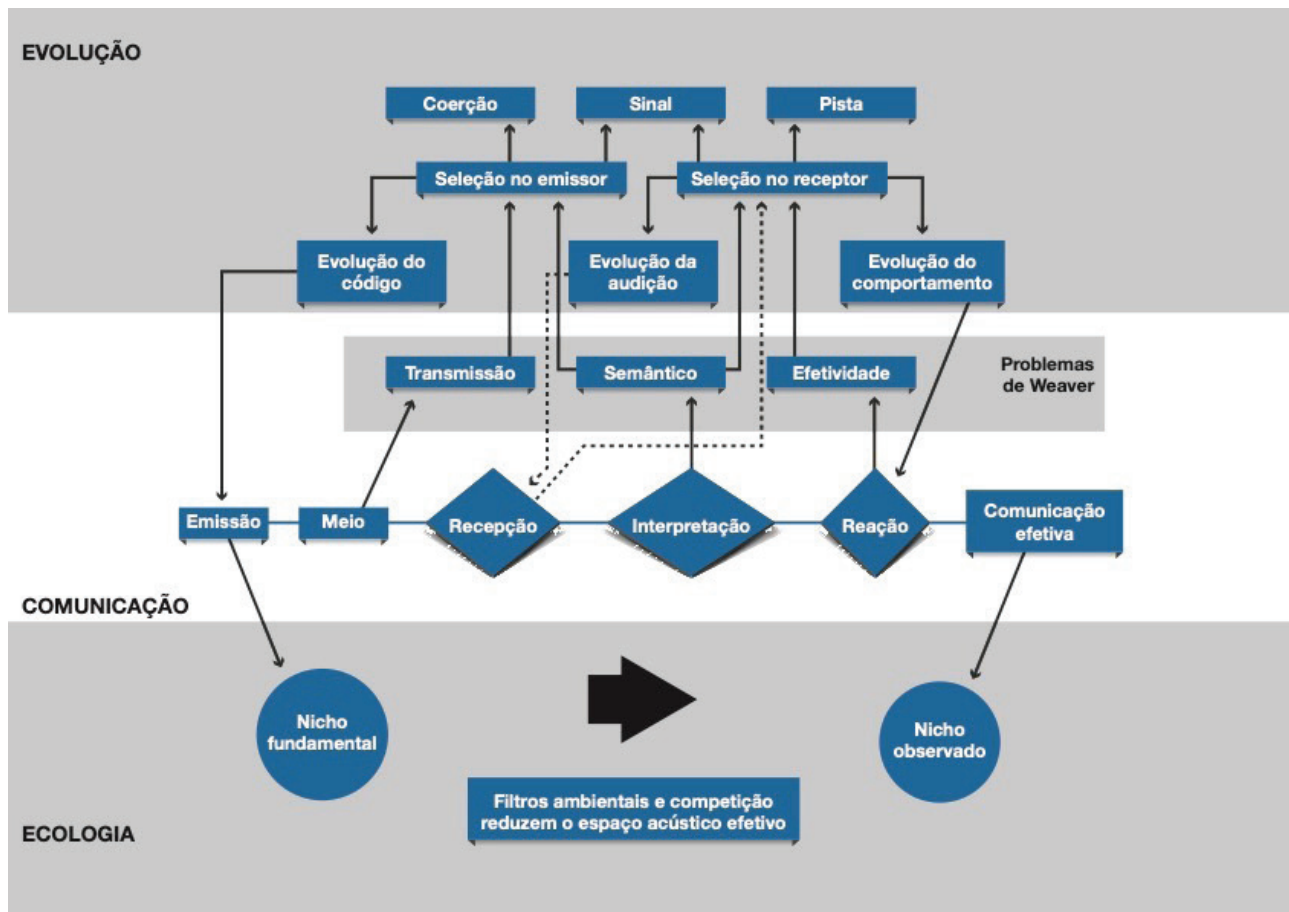


Figura 1. Esquema mostrando a integração de aspectos da teoria da comunicação, ecologia e evolução abordados no texto.

Figure 1. Scheme describing the integrated aspects of the communication theory, ecology and evolution covered along the manuscript.

tal conceito depende da complexa demonstração de um processo evolutivo.

Toda a discussão apresentada aqui refere-se a um sinal, e partimos da premissa de que sistemas de comunicação só são estáveis diante de ganhos de aptidão. De maneira mais abrangente, definimos a comunicação como a forma com que uma mente afeta outra (Weaver 1949), e restringimos nossa discussão aos sinais (Maynard-Smith & Harper 1995, Scott-Philips 2008), em que os ganhos de aptidão (e seleção natural) ocorrem tanto no emissor quanto no receptor (Figura 1).

A comunicação acústica depende de um som, que é fisicamente definido como uma onda mecânica longitudinal, gerada a partir da perturbação das partículas de um meio (Resnick & Halliday 1970, Bradbury & Vehrencamp 2011). Essa perturbação gera variações cíclicas na pressão, e frentes de onda que se propagam ao longo do espaço. Como a variação da pressão de uma onda é cíclica (Bistafa

2011), é possível obter sua taxa de repetição (ou frequência) através da periodicidade na variação da amplitude ao longo do tempo (Resnick & Halliday 1970). Por mais que o som seja um fenômeno fisicamente complexo, as informações percebidas pelo receptor se restringem a pressão e tempo, sendo a amplitude (ou intensidade), frequência e tempo as propriedades básicas inerentes a todo e qualquer som (Vielliard & Silva 2010).

A frequência relaciona-se à quantidade de vezes em que a pressão oscila em um determinado tempo. A frequência de um som tem uma forte relação com a massa do organismo emissor, e quanto maior é o animal, mais grave as frequências que utiliza (Fletcher 2004, Torres *et al.* 2017, 2020). Por meio desse princípio, uma vocalização pode ser utilizada como um sinal honesto de tamanho corporal, onde a frequência do canto pode informar a capacidade física de um oponente (Macarrão *et al.* 2012). Em termos temporais, a presença ou a ausência do som

pode auxiliar na codificação de uma mensagem. As perturbações acústicas podem ainda durar intervalos de tempo longos ou curtos, ser interrompidas ou retomadas a qualquer momento, ou gerar padrões e repetições que podem ser utilizados na codificação de informação (Vielliard & Silva 2010). A intensidade de um som, por sua vez, descreve a quantidade de energia dispendida. Biologicamente, a intensidade pode prover informação acerca da distância de um emissor ou da quantidade de indivíduos vocalizando, e está intimamente relacionada ao alcance de uma vocalização (Estrela *et al.* 2020). Seja pela propagação esférica ou pelas imperfeições no meio, um som perde energia ao longo da propagação, e em algum momento esse som vai atingir valores de intensidade inaudíveis. Essa característica faz com que a intensidade seja muito relacionada ao eixo espacial do nicho acústico.

Uma vez definidas as três dimensões do som (frequência, tempo e intensidade) é possível delimitar e descrever o conceito de espaço acústico e determinar os limites do nicho acústico de cada espécie. Dada as características da comunicação e a possibilidade de observação de respostas comportamentais, a comunicação efetiva é um excelente marco biológico para definir o nicho acústico. A reação comportamental é invariante dentre as diversas definições de comunicação (Weaver 1949, Dawkins & Krebs 1978, Maynard-Smith & Harper 1995, Maynard-Smith & Harper 2003, Scott-Philips 2008) e uma vez que é observável em campo, torna-se um excelente marco. Mesmo que uma mensagem tenha sido transmitida e compreendida corretamente, uma comunicação efetiva só ocorre se provocar a reação comportamental desejada. Ainda, tal como definimos um sinal, espera-se que essa reação comportamental seja evolutivamente estável apenas se gerar ganhos de aptidão no emissor e no receptor. Dessa forma, aqui definimos como nicho acústico a porção do espaço acústico em que um sinal é transmitido corretamente entre o emissor e receptor, e provoca a resposta comportamental almejada.

Assim, um processo efetivo de comunicação depende não só da estrutura física do sinal emitido, mas também da sua transmissão efetiva, do seu reconhecimento pelo receptor e de uma resposta comportamental. Nesse sentido, a distinção entre

o nicho fundamental e o nicho observado realizada por Hutchinson (1957) torna-se interessante. Acusticamente, enquanto o nicho fundamental estaria ligado às características de um sinal na sua emissão, o nicho observado estaria relacionado à uma interpretação correta do sinal, e ao final do processo, de uma reação comportamental esperada. Assim, ainda que o nicho acústico fundamental de uma espécie dependa unicamente dos parâmetros de emissão, seu nicho observado pode depender da transmissão do sinal no ambiente (filtros ambientais) ou da competição a partir da presença de outras espécies no espaço acústico (Figura 1). Um sinal deve ser selecionado com base na eficiência em gerar uma reação comportamental, e já que a presença de outros organismos no ambiente pode gerar interferência acústica, esperamos que haja uma partição efetiva do espaço acústico entre as espécies.

A frequência é uma das dimensões mais discutidas no contexto de partição de nicho acústico (*e.g.* Höld 1977, Haddad 1991, Sueur 2002, Protázio *et al.* 2014). Ainda que a maior parte desses estudos se restrinjam ao emissor, talvez o principal mecanismo para a eficiência da comunicação esteja no receptor, uma vez que o ouvido não responde linearmente aos estímulos acústicos e um organismo possui uma frequência ótima de audição (Fletcher & Munson 1933). Ademais, os animais percebem melhor um som à medida que a frequência se aproxima da frequência de seu canto, havendo uma sintonia fina entre as frequências de emissão e recepção (Loftus-Hills & Johnstone 1970, Capranica & Moffat 1983, Gerhardt & Schwartz 2001). À medida que as frequências de cantos de dois organismos se distanciam, a interferência é menor (Loftus-Hills & Johnstone 1970, Capranica & Moffat 1983, Gerhardt & Schwartz 2001). Ainda assim, muitas espécies vocalizam simultaneamente em bandas de frequências sobrepostas, provocando interferência mútua. Nesse cenário, a evolução deve atuar no sentido de aumentar a distância espectral entre espécies (Farina 2014). No entanto, existe um limite morfológico para as frequências utilizadas por uma espécie (Ryan & Brenowitz 1985, Fletcher 2004, Torres *et al.* 2017), de forma que existem limites para um mecanismo de segregação acústica, e uma grande sobreposição nas frequências, de fato, ocorre na natureza (Simões

2014, de Araújo *et al.* 2017). Essas interferências devem ser mais evidentes quando a sobreposição de frequências é maior. Em aves, a competição acústica parece ocorrer especialmente entre as espécies de pequeno tamanho corporal, uma vez que essas são mais diversas quando comparadas às espécies maiores (Torres *et al.* 2020), e algumas espécies modificam seu nicho acústico diante da presença de vocalizações similares (Seddon 2005).

A partição temporal do espaço acústico ocorre naturalmente por meio da biologia das espécies envolvidas. Espécies noturnas, por exemplo, não provocam interferência em espécies diurnas, já que vocalizam à noite. Para que um mascaramento (a ineficiência de transmissão pela presença de ruído) ocorra, é necessário que haja sobreposição temporal e espectral entre os sinais, de forma que a partição temporal é bastante efetiva em reduzir o mascaramento. Existem, no entanto, restrições à partição temporal do espaço acústico. Anuros, por exemplo, são conhecidos por formar densos coros ao longo de corpos temporários de água. Estudos acerca da partição temporal mostram diferenças na utilização do espaço acústico não só ao longo do ano, mas também ao longo da noite (Haddad 1991, Sueur 2002, Lingnau 2009, Pombal Jr. 2010, Protázio *et al.* 2014). A maior parte das aves, por exemplo, vocalizam nas primeiras horas da manhã (Vielliard & Silva 2010), quando a competição no grupo deve ser maior. Assim, ainda que o comportamento das espécies possa influir na competição e interferência acústica, existem períodos em que a competição acústica parece ser inevitável.

O eixo da intensidade talvez seja a dimensão mais complexa de partição do nicho acústico, já que depende do entendimento da física da propagação sonora. A propagação do som é um problema complexo, mas que pode ser resolvido de forma aproximada com base na propagação esférica e na absorção atmosférica. Apesar de alguns autores enfatizarem a partição geográfica do espaço acústico com um enfoque em microhabitats ou sítios de vocalização (*e.g.* Protázio *et al.* 2014), a partição geográfica só pode se dar em escalas maiores. Se a intensidade sonora é definida pela energia do som dividida pela área que a energia sonora ocupa, e se durante a propagação esférica a área que essa esfera ocupa aumenta, espera-se que haja um decaimento na intensidade em função

da distância (de Araújo 2011), tal como mostra a equação:

$$NIS(d) = NIS_{1m} - 20 * \log_{10}(d),$$

onde é possível calcular o Nível de Intensidade Sonora (*NIS*, em decibéis) e um emissor numa dada distância (*d*, em metros) desde que seja informado o *NIS* a 1m de distância (*NIS_{1m}*) deste mesmo emissor. Uma vez determinado como se propaga um som no espaço, basta que tenhamos uma estimativa da capacidade de detecção de um som pelo receptor e uma boa descrição do nível de ruído de fundo, para que seja possível a determinação do espaço de comunicação ativa (Marten & Marler 1977). Uma vez que o ruído de fundo pode alterar a detectabilidade de uma mensagem (Lohr *et al.* 2003, Parris & McCarthy 2013), o espaço de comunicação ativa (*sensu* Marten and Marler, 1977) é reduzido diante de níveis altos de ruído de fundo. O alcance de uma mensagem é reduzido conforme o ruído aumenta, e o sinal acústico passa a ter um alcance (nicho observado) menor que seu alcance potencial (nicho fundamental).

Até aqui, a discussão se pauta no problema da transmissão e de como a evolução parece ter reduzido interferências acústicas por meio da partição de nichos. Entretanto, outros problemas podem estar associados ao código acústico, obtido por meio da utilização singular dos parâmetros acústicos. Espera-se que a evolução atue no sentido de reduzir a similaridade entre as mensagens, de forma a gerar códigos acusticamente distintos. Nesse sentido, o mais comum, é que um código seja obtido por meio da utilização de uma combinação específica dos parâmetros acústicos (Simões 2014, de Araújo *et al.* 2017). Para cada espécie, a vocalização deve ser específica, cada mensagem deve ter um código próprio que a diferencia de outras mensagens e evita erros semânticos (Martins & de Araújo 2020). Uma vez espécie-específico (Toledo & de Araújo 2017), o código acústico pode ser utilizado para resolver questões taxonômicas (Vielliard 1997), descrição de espécies crípticas (de Araújo & Silva, 2011), compreensão das relações filogenéticas dos organismos (Alexander 1962, Vielliard 1994) ou para a detecção e classificação desses sinais em monitoramentos acústicos passivos (Duchac *et al.* 2020). Cada código acústico possui um conjunto de parâmetros singulares,

e uma vez que a similaridade com uma segunda espécie (ou outros componentes do repertório) poderia ocasionar problemas semânticos, a evolução deve fazer com que os sinais se segreguem e ocupem porções distintas do espaço acústico (Seddon 2005, Torres *et al.* 2020).

Dado que cada componente do repertório seja único e associado a uma mensagem específica, é necessário que a reação comportamental seja eficiente (Figura 1). A curica (*Amazona amazonica* Linnaeus, 1766; Psittacidae) possui diferentes tipos de alarmes para predadores distintos (de Moura *et al.* 2011), por meio dessas mensagens e reações distintas há uma maior eficiência na fuga de predadores, uma vez que o tipo de fuga (voo ascendente ou descendente) depende de características do predador (aéreo ou terrestre). O mesmo padrão parece ocorrer com o papagaio-galego (*Alipiopsitta xanthops* Spix, 1824), que pode exibir alarmes barulhentos, que provocam uma fuga imediata e igualmente barulhenta, ou alarmes guturais, que provocam uma fuga silenciosa por meio de um voo rasteiro (de Araújo *et al.* 2011). As reações comportamentais devem estar sob forte seleção natural, já que fugas ineficientes aumentam os riscos de predação.

Uma melhor compreensão dos mecanismos evolutivos e ecológicos que moldaram a comunicação acústica das espécies só é possível diante de uma análise integrativa entre os distintos campos, e necessariamente envolvem, para além dos processos eco-evolutivos em si, as teorias de comunicação e a física ondulatória. Ao definir o nicho acústico, a porção do espaço acústico em que uma comunicação efetiva ocorre, operacionaliza-se a definição de nicho acústico. Isso permite não só avaliar os processos físicos envolvidos - como a eficiência de transmissão de um sinal, ou presença de poluição sonora - mas também a similaridade dos sinais e reações comportamentais, associados aos problemas de comunicação descritos por Weaver (1949), além de evidenciar os diferentes mecanismos pelos quais esses sinais evoluem.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo apoio e bolsas de

pesquisa concedidas. CRS agradece à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB) pela bolsa de doutorado concedida (Termo de outorga: BOL2574/2016). Ao artista plástico Guido Vasconcelos pela confecção do infográfico que ilustra esse artigo. Agradecemos ao Dr. Tadeu Guerra pelos comentários em versões preliminares desse trabalho, e em especial gostaríamos de agradecer ao Prof. Jacques Vielliard (*in memoriam*) por nos mostrar, insistentemente, a importância que a teoria dos mais diversos campos tem na ciência da bioacústica.

REFERÊNCIAS

- Alexander, R. D. 1962. Evolutionary change in cricket acoustical communication. *Evolution*, 16(4), 443–467.
- Bistafa, S. R. 2011. Acústica aplicada ao controle de ruído. 2ª ed. São Paulo: Edgard Blucher: p. 380.
- Bradbury, J. W., & Vehrencamp, S. L. 2011. Principles of animal communication. 2ª ed. Sinauer Associates. p. 697.
- Brumm, H. 2013. Animal communication and noise. H. Brumm (Ed.), New York: Springer-Verlag Berlin Heidelberg: p. 453.
- Capranica, R. R., & Moffat, A. J. M. 1983. Neurobiological correlates of sound communication in anurans. In: J. P. Ewert, R. R. Capranica & D. J. Ingle (Eds.), *Advances in Vertebrate Neuroethology*. pp. 701–730. Boston, MA: Springer US. DOI: 10.1007/978-1-4684-4412-4
- Dawkins, R., & Krebs, J. R. 1978. Animal signals: information or manipulation. In: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. pp. 282–309. New Jersey: John Wiley & Sons.
- de Araújo, C.B., Marques, P. A. M., & Vielliard, J. M. E. 2017. Flight-call as species-specific signal in South American parrots and the effect of species relatedness in call similarity. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 25(3), 143–151. DOI: 10.1007/BF03544392
- de Araújo C. B., Marcondes-Machado L. O., Vielliard, J. 2011. Vocal Repertoire of the Yellow-Faced Parrot (*Alipiopsitta xanthops*). *The Wilson Journal of Ornithology*, 123, 603–608. DOI: 10.1676/10-102.1
- de Araújo, Carlos B. 2011. Psitacídeos do Cerrado: Sua alimentação, comunicação sonora e

- aspectos bióticos e abióticos de sua distribuição potencial. Tese de Doutorado. Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Estadual de Campinas. p. 174.
- de Araújo, Carlos Barros, & Silva, M. L. 2011. Obituary – Jacques M. E. Vielliard (1944-2010) life and legacy. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 19(3), 455–459.
- de Moura L. N., Silva M. L., Vielliard J. M. E..2011.. Vocal Repertoire of Wild Breeding Orange-Winged Parrots *Amazona amazonica* in Amazonia. *Bioacoustics*, 20, 331–339.
- Duchac, L. S., Lesmeister, D. B., Dugger, K. M., Ruff, Z. J. & Davis, R. J. 2020. Passive acoustic monitoring effectively detects Northern Spotted Owls and Barred Owls over a range of forest conditions. *The Condor: Ornithological Applications*, 122, 1–22. DOI: 10.1093/condor/duaa017
- Estrela, M. da N., Simões, C. R. M. A., Vieira, G. H. C., & de Araújo, C. B. 2020. Predicting the effects of noise on Anuran spatial distribution: the case of *Scinax nebulosus*. *Bioacoustics*, 29(4), 481–497. DOI: 10.1080/09524622.2019.1618394
- Farina, A. 2014. *Soundscape Ecology*. New York: Springer Dordrecht Heidelberg: p. 315. DOI: 10.1007/978-94-007-7374-5
- Feynman, R. P., Leighton, R. B., & Sands, M. L. 1963. *The Feynman Lectures on Physics: Mainly Mechanism, Radiation and Heat*. Addison Wesley.
- Fletcher, H., & Munson, W. A. 1933. Loudness, Its Definition, Measurement and Calculation. *Bell System Technical Journal*, 12(4), 377–430. DOI: 10.1002/j.1538-7305.1933.tb00403.x
- Fletcher, N. H. 2004. A simple frequency-scaling rule for animal communication. *Journal of the Acoustical Society of America*, 115(5), 2334–2338.
- Gerhardt, H. C., & Schwartz, J. J. 2001. Auditory tuning and frequency preferences in anurans. In: Ryan, M. J. (Ed.), *Anuran Communication*. pp. 73–85. Washington D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Haddad, C. F. B. 1991. *Ecologia reprodutiva de uma comunidade de Anfíbios Anuros na Serra do Japi, Sudeste do Brasil*. Tese de Doutorado. Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Estadual de Campinas. p. 159.
- Höld, W. 1977. Call differences and calling site segregation in anuran species from central Amazonian floating meadows. *Oecologia*, 28, 351–363.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold spring Harbor symposia on quantitative biology*, 22, 415–427. DOI: 10.1101/SQB.1957.022.01.039
- Linnaeus, C. 1766. *Systema naturae*. Editio Duodecima Reformata. Holmiae (Stockholm): (*Laurentii Salvii*). p. 1327.
- Lingnau, R. 2009. Distribuição temporal, atividade reprodutiva e vocalizações em uma assembleia de anfíbios anuros de uma Floresta Ombrófila Mista em Santa Catarina, sul do Brasil. Tese de Doutorado. Programa de Pós-graduação em Zoologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. p. 103.
- Loftus-Hills, J. J. & Johnstone, B. M. 1970. Auditory function, communication, and the brain-evoked response in anuran amphibians. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 47(4), 1131–1138.
- Lohr, B., Wright, T. F., & Dooling, R. J. 2003. Detection and discrimination of natural calls in masking noise by birds: estimating the active space of a signal. *Animal Behaviour*, 65(4), 763–777.
- Macarrão, A., Corbo, M., & de Araújo, C. B. 2012. Cougar (*Puma concolor*) vocalization and frequency shift as a playback response. *Biota Neotropica*, 12(3), 131–133. DOI: 10.1590/S1676-06032012000300015
- Marten, K., & Marler, P. 1977. Sound transmission and its significance for animal vocalization. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2, 271–290.
- Martins, B.A., & de Araújo C. B. 2020. The vocal repertoire of the Cactus Conure *Eupsittula cactorum* (Aves; Psittaciformes). *Ornithology Research*, 28, 4–12. DOI: 10.1007/s43388-020-00005-2
- Maynard-Smith, J., & Harper, D. G. C. 1995. Animal signals: models and terminology. *Journal of Theoretical Biology*, 177(3), 305–311.
- Maynard-Smith, J., & Harper, D. 2003. *Animal signals*. Oxford, UK: Oxford University Press. p. 176.
- Parris, K. M., & McCarthy, M. A. 2013. Predicting the effect of urban noise on the active space of avian vocal signals. *The American Naturalist*, 182(4), 452–464.
- Pombal Jr., J. P. 2010. O espaço acústico em uma

- taxocenose de anuros (Amphibia) do sudeste do Brasil. *Arquivos do Museu Nacional*, 68, 135–144.
- Protázio, A. S., Albuquerque, R. L., Falkenberg, L. M., & Mesquita, D. O. 2014. Acoustic ecology of an anuran assemblage in the arid Caatinga of northeastern Brazil. *Journal of Natural History*, 49, 15–16. DOI: 10.1080/00222933.2014.931482
- Resnick, R., & Halliday, D. 1970. Física parte I. Rio de Janeiro, RJ: AO Livro Técnico: p. 704.
- Ryan, M. J., & Brenowitz, E. A. 1985. The role of body size, phylogeny, and ambient noise in the evolution of bird song. *American Naturalist*, 126, 87–100.
- Scott-Philips, T. C. 2008. Defining biological communication. *Journal of Evolutionary Biology*, 21(2), 387–395.
- Seddon, N. 2005. Ecological adaptation and species recognition drives vocal evolution in neotropical suboscine birds. *Evolution*, 59, 200–215.
- Shannon, C. E., & Weaver, W. 1949. The mathematical theory of communication. Chicago, IL: University of Illinois Press. p. 125.
- Simões, C. R. 2014. A estrutura da taxocenose e a partição do nicho acústico entre anfíbios anuros em uma área de Floresta Atlântica. Tese de mestrado. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Federal da Paraíba. p. 72.
- Spix, J. B. 1824. *Avium Species Novae quas in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII-MDCCCXX. Monachii: Typis Franc. Seraph. Hübschmanni*
- Sueur, J. 2002. Cicada acoustic communication: potential sound partitioning in a multispecies community from Mexico (Hemiptera: Cicadomorpha: Cicadidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 75(3), 379–394. DOI: 10.1046/j.1095-8312.2002.00030.x
- Toledo, L. F., & de Araújo, C. B. 2017. Zoophonie: les origines de la Bioacoustique. In: Raimondi, C. & Fregler, L. (Eds.), *Hercules Florence: le nouveau Robinson*. pp. 164–286. Editora Monaco.
- Toledo, L. F., Llusia, D., Vieira, C. A., Corbo, M., & Márquez, R. 2015. Neither convergence nor divergence in the advertisement call of sympatric congeneric Neotropical treefrogs. *Bioacoustics*, 24(1), 31–47. DOI: 10.1080/09524622.2014.926831
- Torres, I. M. D., Barreiros, M. H. M., & de Araújo, C. B. 2020. The acoustic ecology of an Amazonian bird assemblage: the role of allometry, competition and environmental filtering in the acoustic structure. *Ibis*, 162, 991–1000. DOI: 10.1111/ibi.12720
- Torres, I. M. D., Lopez, L. C. S., & de Araújo, C. B. 2017. Allometric trends reveal distinct evolutionary trajectories for avian communication. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 142(4), 1879–1887. DOI: 10.1121/1.5005495
- Vielliard, J. 1994. Bioacoustics and phylogeny among Amazona Parrots. In: *Proceedings of the International Ornithological Congress*. p. 634.
- Vielliard, J. 2004. A diversidade de sinais e sistemas de comunicação sonora na fauna brasileira. *Seminário Música Ciência Tecnologia: Acústica Musical*, 1(1), 145–152.
- Vielliard, J. E. M. 1997. O uso de caracteres bioacústicos para avaliações filogenéticas em aves. *Anais de Etologia*, 15, 93–107.
- Vielliard, J. M. E., & Silva, M. L. da. 2010. Bioacústica - bases teóricas e regras práticas de uso em ornitologia. In: von Matter, S., Straube, E., Accordi, I., Piacentini, V. & Cândido-Jr., J. F. (Eds.), *Ornitologia e Conservação: Ciência Aplicada, Técnicas de Pesquisa e Levantamento*. pp. 313–326. Rio de Janeiro, RJ: Technical books.
- Weaver W. 1949. Some recent contributions to the Mathematical Theory of Communication. In: Shannon, C. E. & Weaver, W. (Eds.), *The Mathematical Theory of Communication*. pp. 3–28 Chicago, IL: University of Illinois Press.

Submitted: 11 July 2020

Accepted: 01 September 2020

Published on line: 29 September 2020

Associate Editor: Sara Almeida