

UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALFENAS

JADER AUGUSTO COSTA PEREIRA

**PADRÕES DE ASSEMBLEIA EM BANDOS MISTOS: QUANDO AS REGRAS
IMPORTAM?**

Alfenas/MG

2020

JADER AUGUSTO COSTA PEREIRA

PADRÕES DE ASSEMBLEIA EM BANDOS MISTOS: QUANDO AS REGRAS
IMPORTAM?

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais pela Universidade Federal de Alfenas. Área de concentração: Ciências Ambientais.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Erica Hasui
Coorientador: Dr. Rodolpho Credo Rodrigues

Cidade/MG

2020

Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)
Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal de Alfenas

P436p Pereira, Jader Augusto Costa.
Padrões de assembleia em bandos mistos: quando as regras importam?
/ Jader Augusto Costa Pereira -- Alfenas/MG, 2020.
60f. il. --

Orientadora: Erica Hasui.
Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais) - Universidade Federal
de Alfenas, 2020.
Bibliografia.

1. Ecologia. 2. Competição (Biologia). 3. Aves. 4. Estações do ano.
I. Hasui, Erica. II. Título.

CDD-577.88

JADER AUGUSTO COSTA PEREIRA

**PADRÕES DE ASSEMBLEIA EM BANDOS MISTOS: QUANDO AS REGRAS
IMPORTAM?**

A Banca examinadora abaixo-assinada,
aprova a Dissertação/Tese apresentada como
parte dos requisitos para obtenção do título de
Mestre/Doutor em Ciências Ambientais pela
Universidade Federal de Alfenas. Área de
concentração: Ciências Ambientais.

Aprovada em: 27 de Setembro de 2019

Prof. Dr. Prof. Dr. Érica Hasui
Universidade: UNIFAL-MG

Assinatura: 

Prof. Dr. Prof. Dr. Marco Aurélio Pizo Ferreira
Universidade UNESP

Assinatura: 

Prof.^a Dr.^a Dra. Sara Ribeiro Mortara
Universidade USP

Assinatura: 

Dedico este trabalho ao meu falecido avô e amigo Acélio Luís Costa. Nenhum documentário sobre vida animal será a mesma coisa sem sua companhia.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a todas as forças naturais que atuaram para criar a mais diferenciadas paisagens e formas de vida, com toda sua complexidade e beleza. Para mim, é uma honra ser um estudioso do “maior espetáculo da terra”.

Agradeço aos meus pais Luiza e José Augusto, por serem meus alicerces, por me darem todo o apoio, pelos cuidados e pela confiança que depositam em mim. Saibam que eu amos vocês.

Agradeço às minhas irmãs Joice e Maria Eduarda, pelo carinho, pelos momentos de descontração, pelas conversas, pelos abraços mais aconchegantes, e por lavarem a louça para mim de vez em quando.

Agradeço à toda minha família pelo aconchego e apoio, em especial à minha tia Marili, e ao meu primo Lucas, por me por me cederem um lugar para estudar. Tudo teria sido muito mais difícil sem a ajuda de vocês.

Um agradecimento mais do que especial à minha tia Tera, por se preocupar comigo, por me ceder a chave de sua casa, por sempre tentar me animar e por dar voltinhas comigo na Jacutinga. Você é a pessoa mais fofa do universo.

Agradeço à todos os amigos, que ajudam a tornar a minha vida mais leve e divertida. Em especial aos meus amigos, Davi, Fonoff e Leo Ueda pelas aventuras épicas desbravando masmorras e vencendo dragões. Fico muito feliz que tenhamos conseguido manter nossos laços depois de tanto tempo.

Agradeço à minha orientadora Érica Hasui, pela paciência (sei que posso ser um orientando teimoso às vezes), pelo carinho e empolgação com a qual você conduziu minha orientação, e pela confiança que depositou em mim. Admiro sua simplicidade e gentileza, e sem seu zelo e empatia, nunca conseguiria terminar minha monografia (nem manter minha sanidade mental).

Agradeço ao meu coorientador Rodolpho Credo Rodrigues, obrigado por me auxiliar durante este mestrado, suas sugestões me ajudaram bastante.

Agradeço aos professores Flávio e Rogério, pela oportunidade de estágio e pela preocupação com a saúde mental dos estudantes, e por quebrar muitos galhos em situações complicadas.

Agradeço à Professora Natália Matins, por toda a ajuda com as questões estatísticas. É possível que professores de exatas tenha um coração afinal. Nesta folha, que é opcional, o autor pode inserir os agradecimentos aos que colaboraram

com execução do trabalho tais como: instituição parceiras que financiaram a pesquisa, por exemplo, o orientador, assim como as demais pessoas que de alguma maneira ajudaram na realização do trabalho.

Agradeço à secretária Denise por toda a paciência com mestrandos esquecidos e atrapalhados.

Agradeço a todos os funcionários da Unifal que trabalham para que tenhamos um ambiente agradável para estudo, e por me emprestarem pasta de dente quando eu esquecia a minha.

Agradeço à Universidade Federal de Alfenas, pela oportunidade de aprender e de me desenvolver na carreira acadêmica, e à Pib-Pós pelo financiamento durante meu primeiro ano de mestrado.

Agradeço a todos os divulgadores científicos, sejam eles por livros ou programas infantis, em especial aos programas Mundo de Beakman, por despertar minha curiosidade sobre o mundo e como coisas funcionam; Capitão Planeta, por me mostrar a importância da conscientização ambiental desde muito pequeno; ao divulgador Carl Sagan por despertar em mim o amor a ciência, e por me ensinar o que é humildade; ao documentarista David Attenborough por ter me proporcionado grandes momentos ao lado do meu avô, e por me mostrar que vivemos em um mundo maravilhoso. E ao divulgador Edward O. Wilson, por me mostrar que o mundo precisa de “pessoas como eu ... e muito”.

Gostaria de agradecer à todos os meus fracassos, todos os meus tropeços, à cada linha mal escrita, à todas as minhas compreensões equivocadas, à cada tabela e análise que tive de refazer. Sei que minha relação com vocês é conturbada, e que muitas vezes não enxergo o papel que desempenham em meu desenvolvimento. Vocês são os melhores professores.

O presente trabalho foi realizado com o apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001

Experiência de aprendizagem é aquilo que lhe diz:
sabe aquilo que você fez? Não faça.
(Douglas Adams)

Continue a nadar... continue a nadar... a nadar... a
nadar...
(Dori, Procurando Nemo)

RESUMO

Existe uma extensa discussão em ecologia de comunidades sobre quais são os mecanismos que agem de modo a gerar padrões em comunidades naturais. Regras de assembleia são um conjunto de mecanismos propostos para explicar estes padrões com base em elementos determinísticos como a competição interespecífica. Embora este conceito tenha sido empregado para explicar padrões de composição em ilhas e continentes, sua aplicação para explicar padrões de coexistência em grupos sociais ainda é pouco explorada. Bandos mistos são agrupamentos sociais multiespecíficos no qual seus membros se movimentam em conjunto e desempenham um comportamento ativo para manter a coesão do grupo. A compreensão dos mecanismos que agem para compor os padrões de composição destes bandos pode nos dar pistas sobre como funciona os mecanismos que agem na composição de comunidades em um sentido mais amplo. Esta tese tem como objetivo avaliar se as composições de bandos mistos de aves em florestas de Mata Atlântica podem ser explicadas por regras de assembleia baseada na competição interespecífica. Para tanto, nós fizemos uma análise de co-ocorrência par a par utilizado bandos amostrados em 9 fragmentos de Mata Atlântica. Nós comparamos quais tipos de co-ocorrência (negativa, positiva, aleatória) são predominantes na composição destes bandos. Então, nós cruzamos os padrões de co-ocorrência com dados morfológicos do bico. Nós fizemos análises separadas para estação seca e chuvosa pois acreditamos que variações sazonais podem influenciar na estrutura e composição destes bandos. Nós encontramos uma predominância de co-ocorrência negativas na composição dos bandos, o que sugere que competição interespecífica desempenha uma função importante na estrutura dos bandos. Entretanto, a ação das diferenças morfológicas nos bicos das espécies é sutil. Este padrão foi observado durante a estação seca, mas não durante a estação chuvosa. Nossos resultados sugerem que padrões de assembleia em bandos mistos variam temporalmente. Tal resultado é condizente com a hipótese de que competição interespecífica é o principal mecanismo atuante sobre a composição destes bandos. Nós propomos então, que se regras de assembleia atuam em comunidades de forma semelhante ao bandos-mistos, a co-ocorrência de espécies em comunidades naturais pode ser explicada por variações temporais na disponibilidade de recursos.

Palavras-chave: regras de assembleia, bandos mistos, competição interespecífica, sazonalidade, co-ocorrência.

ABSTRACT

There is a long discussion in community **ecology** about what are the mechanism that act in order to generate patterns in natural communities. Assembly rules are a set of mechanisms proposed to explain these patterns based on deterministic elements, especially interspecific competition. Although this concept have been employed to explain composition patterns in islands and mainland, it is seldom applied to multispecific flocks. Mixed flocks are multispecific flocks that members move together and acts actively to maintain group cohesion. Understand the composition patterns for these groups can give clues about how process generates patterns in communities in a broader sense. This thesis aims to assess if birds mixed flocks composition in Atlantic Forest fragments can be explained by assembly rules based on interspecific competition. We made a pairwise co-occurrence analysis for mixed flocks' species in nine Atlantic Forest fragments. We compared which kind of co-occurrence (negative, positive, random) are predominant in flock's composition. Then, we related the co-occurrence patterns with beak traits. We made theses analyses separately for the wet and dry seasons. We found that for overall co-occurrence dataset there was a predominance of negative co-occurrences, which suggests that interspecific competition plays a role in structuring mixed flocks. However, the beak traits had weak influence on the negative co-occurrences. This pattern was observed during the dry season, but not during the rainy season. During the rainy season, there was no difference between the number of negative and random co-occurrences, there is no difference in niche overlap between negative and random co-occurrences. Our results suggest that assembly patterns in mixed flocks varies temporally. This variation reinforce the hypothesis that interspecific competition are acting in order to generate the negative co-occurrence in the flocks, and that there are a relief in competitive pressure during the rainy season, and an increase during the dry season. We propose that if assembly rules generate patterns in natural communities in a similar way it acts in generating patterns in mixed flocks, the co-occurrence of similar species in the same community could be explained by temporal variation in resource availability.

Keywords: assembly rules, mixed flocks, interspecific competition, seasonality, co-occurrence

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Study area	57
Figura 2 – Number of Co-occurrence (all seasons).....	58
Figura 3 – Beak Similarity Index.....	59
Figura 4 – Number of Co-occurrence (between seasons).....	60

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL.....	11
2	REVISÃO DE LITERATURA.....	13
2.1	NICHO E NEUTRALIDADE.....	13
2.2	BANDOS MISTOS.....	18
	REFERÊNCIAS.....	22
	ASSEMBLY PATTERN IN MIXED FLOCKS: WHEN RULES MATTER?	27
1	INTRODUCTION.....	29
2	MATERIAL AND METHODS.....	32
2.1	STUDY AREA.....	32
2.2	FLOCKS SAMPLING.....	33
2.3	DATA ANALYSES.....	33
2.3.1	Co-occurrence analysis.....	33
2.3.2	Niche Overlap.....	33
2.3.3	Statistical Analyses.....	34
3	RESULTS.....	36
3.1	DESCRIPTIVE DATA.....	36
3.2	CO-OCCURRENCE ANALYZES.....	36
3.3	NICHE OVERLAP.....	36
3.4	SEASONAL VARIATION.....	37
4	DISCUSSION.....	37
4.1	ASSEMBLY STRUCTURE IN BIRDS MIXED FLOCKS.....	38
4.2	WHEN DO RULES MATTER?.....	40
4.3	LESSONS FOR COMMUNITY ASSEMBLY.....	42
5	CONCLUSIONS.....	43
6	ACKNOWLEDGEMENTS.....	44
	REFERENCES	44
	ANEX	57

1 INTRODUÇÃO GERAL

A biodiversidade é um fenômeno intrigante: existem milhões de espécies diferentes compartilhando o mesmo planeta e a existência de cada uma destas espécies (incluindo a nossa própria) depende da existência de centenas de outras. Tal fenômeno não deveria ser possível quando considerarmos a teoria da seleção natural de forma isolada. Se todas as espécies estão em constante luta pela vida, espera-se que uma espécie se sobressaia enquanto outras pereçam. Desta forma, a espécie mais bem-sucedida deveria ser a única a cobrir todo o planeta. Contudo, isto não acontece; espécies diferentes coexistem e a coexistência de espécies diversas formam comunidades diversas. Entender como funcionam os mecanismos que permitem a coexistência destas espécies e como estes mecanismos geram padrões de composição em comunidades é um passo fundamental para entender como a biodiversidade se mantém.

Vários mecanismos atuam em conjunto sobre a coexistência de espécies. Vellend (2010) propõem organizar os mecanismos em quatro grandes processos: seleção, deriva, especiação e dispersão. Seleção diz respeito aos processos determinísticos que ditam a composição em escala local (como filtros ambientais e interações interespecíficas) deriva diz respeito a influência de flutuações estocásticas na composição de comunidades; especiação diz respeito aos processos que geram diversidade em macro escala; e dispersão diz respeito ao efeito do deslocamento de organismos entre ambientes e seus efeitos sobre comunidades a nível regional (SWINEBROAD; MACARTHUR; WILSON, 1969; DIAMOND, 1975; VAN NOUHUYS; HANSKI, 2002; CHASE; LEIBOLD, 2003, HUBBELL, 2011). Tendo organizado os mecanismos em uma síntese teórica é mais simples localizar qual a esfera de atuação do mecanismo em análise e mantêm uma perspectiva da ação conjunta dos mecanismos.

Embora compreendemos que vários processos atuam em conjunto de modo a moldar a composição em comunidades, ainda precisamos entender melhor como cada mecanismo age e em quais cenários cada mecanismo se sobressai (VELLEND, 2012). Entre os mecanismos relacionados às interações interespecíficas é um dos mais debatidos, e ainda sim muito pouco compreendida (KEDDY, 2001; HILLERISLAMBERS, 2012). Isto porque estudos que buscaram adotar as interações como explicação para a coexistência ignoram a influência de variáveis importantes

como: efeito de contextos ambientais, capacidade de dispersão, efeitos estocásticos. A falta de controle destas variáveis fez com que muitos modelos que atestavam o efeito das interações na coexistência de espécies fossem vistos como pouco realistas, principalmente em estudos em larga escala. Este tipo de problema tem levado aos estudos sobre coexistência de espécies a focarem no efeito das interações em modelos locais como um modo de facilitar o controle destas variáveis.

Tipicamente, os modelos locais utilizados em estudos que investigam o papel das interações na coexistência de espécies se desenvolvam em ilhas e pequenas porções continentais. Contudo, mesmo reduzindo escala, ainda há problemas em assumir que todas as espécies serão capazes de colonizar todos os sítios ou que as influências ambientais não causaram interferência (SIMBERLOFF, 1984; SIEPIELSKI; MCPEEK, 2010). Uma possível abordagem para com estes problemas é a análise de bandos mistos como modelo de estudos (GRAVES; GOTELLI, 1993). Bandos mistos são coalisões de diferentes espécies em que os membros se movimentam juntos e operam para manter a coesão do grupo. Ao analisar a coexistência de espécies nos bandos ao invés de ilhas ou machas de habitat, se torna mais simples controlar os efeitos da dispersão e das influências ambientais, posto que todas as espécies em uma região são capazes de alcançar todos os bandos e que todos os bandos estão sujeitos as mesmas pressões ambientais. Contudo, estudos sobre coexistência em bandos não costumam levar em consideração o efeito das variações ambientais, como a sazonalidade, na composição dos bandos. A implementação destas variáveis poderia fazer dos bandos mistos modelos mais realistas e gerar novas perspectivas sobre como as interações interespecíficas podem permitir a coexistência.

Esta tese tem por objetivo estudar o papel das interações interespecífica na coexistência de espécies e como esta é influenciada por flutuações ambientais. Para isso nos desenvolveremos um panorama geral sobre as principais abordagens usadas para explicar os padrões de composição de comunidades naturais, discorreremos sobre o histórico do conflito entre teoria de nicho e teoria neutra na composição de comunidades, descreveremos com mais detalhes o que são bandos mistos e discutiremos como eles podem no ajudar a compreender melhor os mecanismos que levam à coexistência.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 NICHOS E NEUTRALIDADE

Uma das questões centrais em ecologia de comunidades envolvem os debates nicho vs. neutro. Estes debates propõem responder se a montagem de comunidades naturais é determinada pelas interações das espécies com o ambiente e outras espécies (teoria de nicho), ou se é o um produto de variações nas taxas de natalidade, imigração e mortalidade (teoria neutra). O embate entre nicho e neutralidade pode ser resumido como um embate entre determinismo e estocasticidade e as controvérsias e discussões acaloradas que surgiram a partir desta discussão ajudaram a moldar a nossa visão atual sobre comunidades (VANDERMEER, 1972; CHASE; LEIBOLD, 2003; POCHEVILLE, 2014). Contudo, novos avanços no campo dependem de uma base teórica consolidada e conceitos bem definidos. Para tanto, é necessário conhecer a história do debate e como ele se desenvolveu até as teorias mais modernas.

As discussões se comunidades são estruturadas por fatores determinísticos ou estocásticos remetem ao começo do século. Clements (1916) defendia que a composição de comunidades eram o produto da competição e do ambiente. Em contraponto à Clements, Gleason (1926) propôs que comunidades eram o resultado de combinações aleatórias de espécies capazes de tolerar as mesmas condições ambientais. A diferença de propostas de Clements e Gleason é um marco para as discussões sobre composição de comunidades no século XX. Muitas das pautas discutidas nesta época permanecem em debate até os dias de hoje, o que levou a muitos nomes à afirmarem que as discussões atuais são apenas uma nova “roupagem” das propostas de Clements e Gleason.

Apesar da semelhança dos debates atuais com os debates entre Clements e Gleason, as discussões sobre nicho e neutralidade fez avanços importantes. Um destes avanços, foi a criação do conceito de nichos ecológicos. O termo nicho em um contexto ecológico, foi utilizado pela primeira vez por Grinnell (1917) para descrever o “lugar” ocupado por uma espécie no ambiente. Por lugar, Grinnell se referia à todas as condições necessárias para uma espécie sobreviver: tolerância às pressões ambientais, habitats alimentares e interações com outros membros das comunidades. A relação de nicho como “lugar” sugere que o nicho

como proposto por Grinnell é uma propriedade do ambiente e que este ambiente é capaz de suportar um número limitado de nichos. Saber se os nichos disponibilizados pelo ambiente estão saturados ou não, são temas importantes nos estudos sobre comunidades até os dias atuais.

Ao longo dos anos a teoria de nicho se tornou bastante popular, esta popularidade fez com que ela ganhasse novas abordagens e acumulasse conceitos. Dentre estas novas abordagens, a mudança de perspectiva proposta por Elton e Hutchinson se destacam. Elton (1927) propõem uma nova abordagem para o conceito de nicho, como uma propriedade da espécie, não do ambiente. O nicho eltoniano diz respeito à função que um animal desempenha em uma comunidade; sua relação com comida e inimigos naturais. A abordagem de Elton apresentou uma nova visão sobre nicho, mas não substituiu a visão proposta por Grinnell, pelo contrário, esta continuou adquirindo conceitos (CHASE; LEIBOLD, 2003; POCHEVILLE, 2014). Hutchinson (1959), assim como Grinnell (1917), assume nicho como o conjunto de recursos e condições que uma espécie necessita para sobreviver. O diferencial da proposta de Hutchinson é que ela pode ser representada por um modelo gráfico. Hutchinson propõem o nicho como um volume em um espaço n-dimensional. Além de ser mais didático por ser um modelo visual, a proposta de Hutchinson torna possível que o nicho e a sobreposição de nichos sejam mensuráveis, dando uma maior robustez aos modelos baseados em nicho.

Outra contribuição de Hutchinson, foi a divisão do conceito de nicho em nicho fundamental e nicho específico. Nicho Fundamental, se refere ao nicho desempenhado por um organismo na ausência de qualquer outro, e Nicho Efetivo para o nicho exibido considerando as interações bióticas com outros indivíduos. A separação destes termos, possibilitou observar o deslocamento do nicho fundamental de uma espécie, para seu nicho efetivo (HUTCHINSON, 1959). Este deslocamento de nichos se tornou uma peça importante para se entender o efeito da presença de uma espécie sobre a outra, como em interações interespecíficas.

Os avanços teóricos proporcionados por Hutchinsou inspiraram uma grande quantidade de publicações sobre nichos ecológicos. Dentre elas, os estudos sobre similaridade limitante de MacArthur e Levins (1967) foram especialmente relevantes. MacArthur e Levins (1967) propõem que existe um limite na similaridade de nicho entre que coexistem. A limitação na similaridade se deve ao fato que se duas espécies ocuparem nichos exatamente iguais, uma excluiria a outra por competição.

Por permitir mensurar as quão diferentes duas espécies devem ser para que possam coexistir, a teoria da similaridade limitante avançou o delineamento de estudos em campo (ABRAMS, 1983).

Um dos estudos em campo mais relevantes dentro do escopo dos nichos ecológicos são as distribuições em tabuleiro de xadrez proposto por Diamond (1975). Diamond (1975) sugeriu que a exclusão competitiva limita quais espécies podem co-ocorrer. Esta exclusão competitiva gera padrões de distribuição em que a presença de espécie inibe a presença de espécies competidoras, o que cria um padrão de distribuição interdígital (onde uma está a outra não está) no arquipélago, semelhante à um tabuleiro de xadrez. Diamond destaca que os padrões de co-ocorrência poderiam se dar pela interação isolada de um par de espécies e pela ação conjunta das interações de várias espécies, o que ele chamou de competição difusa (DIAMOND, 1975).

Diamond ampliou sua teoria criando o conceito de regras de assembleia. Regras de assembleia são um conjunto de fatores que atuam de modo a restringir quais espécies seriam capazes de coexistir. As regras propostas por Diamond se baseiam em dois princípios: 1-) alguns pares de espécies nunca co-ocorrem, seja pelo resultado de uma interação direta entre duas espécies ou pelo efeito cumulativo da interação de várias espécies 2-) espécies que co-ocorrem devem apresentar menor sobreposição de nichos do que espécies arranjadas de maneira aleatória (DIAMOND, 1975). O conceito de regras de assembleia enfatiza o papel da competição como processo estruturador de padrões em comunidades e ajudou consolidar a hegemonia dos estudos sobre competição durante a década de 70 (VANDERMEER, 1972; CHASE; LEIBOLD, 2003; POCHEVILLE, 2014).

A popularidade das regras de assembleia foi seguida de críticas às suas reivindicações. As principais críticas vieram de Conner & Simberloff (1979), que questionaram se as diferenças de composição nas ilhas são explicadas pela competição interespecífica, ou se são explicadas pela distribuição aleatória das espécies da região (CONNOR; SIMBERLOFF, 1979; SIMBERLOFF, 1984; SIEPIELSKI; MCPEEK, 2010). Simberloff apontou a falta de comparação com modelos aleatórios (modelos nulos) nas análises de Diamond (1975). Connor & Simberloff também criticaram a falta de controle de variáveis que podem gerar padrões semelhantes à competição como o efeito de filtros ambientais e restrições na capacidade de dispersão das espécies (SIMBERLOFF, 1984; BONSALE;

HASSELL, 1997). Os questionamentos de Connor e Simberloff refletem uma mudança de paradigma na filosofia da ciência em que a análise descritiva de padrões observados se tornou insuficiente para avaliar os processos sendo necessário a elaboração de hipóteses testáveis e controle de múltiplas variáveis.

As críticas de Simberloff desencadearam um longo debate sobre como deveria ser um modelo nulo adequado. Este debate gerou avanços significativos em análises estatísticas relacionadas à testes de padrões de co-ocorrência. Outro resultado das críticas de Simberloff foi a queda da hegemonia da competição como explicação para os padrões de composição de espécies. A queda deste conceito é reflete um maior cuidado por parte dos pesquisadores em relacionar padrões e processos. Uma vez que processos distintos podem resultar em padrões semelhantes (BONSALL; HASSELL, 1997).

Apesar das críticas que os modelos de Simberloff fazem às explicações deterministas para a composição de comunidades, vale destacar que os modelos nulos em si não são um tipo de modelo neutro. Isto porque eles são critérios para avaliar a validade das explicações deterministas para co-ocorrência de espécies, não uma explicação em si (SIMBERLOFF, 1984; GOTELLI 2002). Entretanto ele foi inegavelmente um elemento importante para a queda da hegemonia das explicações deterministas, o que pode ter aberto espaço para o desenvolvimento de modelos estocásticos.

Modelos estocásticos retornaram aos debates sobre comunidades com a publicação da teoria neutra da biodiversidade (HUBBELL, 2001). A teoria neutra propõe explicar os padrões de diversidade, no sentido de distribuição e abundância, a partir das variações estocásticas de natalidade mortalidade e migração. Na perspectiva neutra, todas possuem com nichos equivalentes, ou seja, nenhuma vantagem competitiva resulta em diferenças na abundância e distribuição das espécies e dos indivíduos. O alcance da teoria neutra surpreendeu estudiosos por apresentar uma proposta que nega o efeito da seleção, até então um dos pilares das teorias de nicho, e ainda sim ter um relativo sucesso em prever os padrões de composição de comunidades.

Um dos méritos da teoria neutra foi sua capacidade de explicar padrões de distribuição de espécies em comunidades de árvores em florestas tropicais (HUBBELL, 2001). A teoria neutra também tem importância em explicar a distribuição de espécies coespecíficas, que co-ocorrem mesmo apresentando alta

sobreposição de nichos. Os sucessos obtidos pela teoria neutra abalaram muitas das bases da teoria de nichos que até estavam consolidadas, como o pressuposto de que diferenças na distribuição e abundância de espécies eram intermediadas pela seleção natural, o que contribuiu para um maior amadurecimento das teorias de nicho.

Ao ignorar o efeito do nicho na distribuição e abundância de espécies, a teoria neutra faz um desafio à teoria de nichos. Contudo, nem os defensores mais ferrenhos da teoria neutra negam a existência dos nichos ecológicos. Nichos ainda são relevantes para prever vários padrões em comunidades que a teoria neutra ainda não explica de maneira satisfatória como: a estabilidade e resiliência de comunidades naturais e resistência à invasão bem como a explosão de espécies invasoras (BELL; LECHOWICZ; WATERWAY, 2006; HILLERISLAMBERS *et al.*, 2012). O que a teoria neutra discute, no entanto, é que nem toda e qualquer diferença de distribuição reflete uma diferença de nichos (HU; HE; HUBBELL, 2006) apesar do contraponto que a teoria neutra faz à teoria de nichos, as duas teorias não são necessariamente contraditórias. A teoria de nichos tenta explicar a coexistência de espécies apesar da sua tendência a se excluírem (CHESSON, 2000; CHASE; LEIBOLD, 2003). A teoria neutra por outro lado, assume que a composição de comunidades flutua de acordo com a capacidade de dispersão das espécies (BELL, 2001; HUBBELL, 2001). Desta forma, a teoria neutra pode ser encarada como um modelo adicional para se compreender a composição de comunidades (CLARK, 2009).

Atualmente, o consenso acadêmico caminha para modelos que levam em consideração tanto o nicho quanto modelos neutros (ADLER; HILLERISLAMBERS; LEVINE, 2007; GEWIN, 2006; GRAVEL; 2006). O sucesso destes modelos deslocou os debates acadêmicos de perguntas hegemônicas como: qual processo (nicho ou neutro) explicam os padrões em comunidades para perguntas mais pluralistas como: qual a importância relativa de cada processo para a composição de comunidades. Outra pergunta que surge do consenso nicho/neutro é sobre quais escalas (temporal/espacial) e quais circunstâncias um padrão encontrado na natureza pode ser atribuído à processos neutros ou à processos de nicho. Para responder tais perguntas, é preciso uma abordagem capaz de detectar padrões e associá-los à mecanismos que refletem processos de nicho ou neutros.

2.2 BANDOS MISTOS COMO MODELOS

A mudança de paradigma sobre padrões em comunidades deslocou o foco de pesquisas em grandes escalas para pesquisas em menores escala local em que é mais fácil controlar variáveis que confundem a interpretação dos padrões (VELLEND, 2012). Encontrar modelos adequados para testar a influência do nicho e da estocasticidade na composição de comunidades passou a ser um elemento importante nos estudos de ecologia teórica. A utilização de bandos mistos pode ser um modelo oportuno para controlar variáveis que causam confusão nestes estudos.

Bandos mistos são coalizões interespecíficas em que os membros do bando se movimentam em conjunto. Bandos que se movimentam motivados por uma fonte de alimento, como aves seguindo formigas de correição, não são considerados bandos mistos já que neste caso a coesão do bando se mantém por um interesse comum e não por um comportamento coeso (MOYNIHAN, 1962; POWELL, 1985; SRIDHAR; BEAUCHAMP; SHANKER, 2009). A formação de bandos mistos é um fenômeno cosmopolita e seus membros costumam possuir certa proximidade taxonômica, sendo mais comuns em grupos de aves insetívoras (HSIEH; CHEN, 2011). Contudo, bandos mistos de grupos taxonômicos distintos como aves e primatas foram registrados (TERBORGH, 1987). Aves são o grupo mais extensivamente estudado devido a uma maior propensão deste táxon em formar os bandos e maior facilidade em detectar os bandos deste grupo (DIAMOND, 1975; HSIEH; CHEN, 2011).

Um componente importante para a coesão dos bandos, especialmente em aves, é o comportamento de “liderança” desempenhado pelas espécies nucleadoras (DEVELEY; PERES 2000; SRIDHAR; BEAUCHAMP; SHANKER, 2009; SRIDHAR *et al.*, 2012). Espécies nucleadoras, são espécies gregárias que se movimentam e vocalizam de modo a coordenar o movimento de todo o bando. A retirada destas espécies em muitos casos implica na dissolução do bando (MORSE, 1970). Espécies nucleadoras são acompanhadas de espécies satélites. Estas espécies compõem a maior parte do bando, elas se movem e vocalizam com o bando, mas seu comportamento menos efusivo do que o das espécies nucleadoras e não são tão fundamentais na coesão do grupo.

As vantagens envolvidas na formação dos bandos ainda são pouco conhecidas e muito dos estudos envolvendo bandos mistos tentam entender as

razões por trás da formação destes bandos. Embora não haja consenso sobre o porquê da formação dos bandos, o melhor desempenho no forrageio e defesa contra predadores costumam ser apontadas como as hipóteses mais prováveis (JULLIEN; CLOBERT 2000; KREBS 1973; POWELL 1985). As melhorias no forrageio estão relacionadas à: obtenção de informação por indivíduos mais jovens de indivíduos mais velhos e experientes, irrupção de insetos gerada pelo forrageio de outras espécies, cleptoparasitismo. Enquanto que a evitação de predadores seria por: efeito de diluição, aumento da vigilância, efeito de bando egoísta e efeito de confusão (MORSE, 1970; HAMILTON, 1971; POWELL, 1985; TERBORGH, 1987; SATISCHANDRA *et. al.* 2010). É importante ressaltar que explicações relacionadas com forrageio e explicações relacionadas com defesa contra predadores não são mutuamente excludentes, podendo ocorrer em conjunto inclusive sinergia entre elas haver. O efeito de vigilância em grupo por exemplo, é um recurso capaz tanto de reduzir os riscos de predação, quanto de implementar o potencial de forrageio. Embora não haja consenso sobre os ganhos e prejuízos da formação dos bandos na biologia das espécies membros, a diferenças comportamentais das espécies que compõem os bandos sugerem que os custos e os benefícios de se participar dos bandos são variáveis (HSIEH; CHEN, 2011).

Apesar das potenciais vantagens da formação dos bandos, os possíveis prejuízos da sua formação também são objeto de estudos. Os custos adaptativos para a formação destes bandos, envolvem: competição por recursos, maior visibilidade a predadores, custos evolutivos em desenvolver aparatos cognitivo que permitem comunicação entre os membros e Interações agressivas entre os membros (KREBS, 1973; TERBORGH, 1987; COLORADO; RODEWALD, 2014). Parte importante da compreensão da composição dos bandos mistos perpassa por compreender o balanço entre os ganhos e custos envolvendo da composição dos bandos.

Tanto os benefícios quanto os custos podem ser aplicados tanto a bandos coespecíficos quanto a bandos-mistos. Entretanto, ao contrário do que ocorre com bandos coespecíficos, em bandos-mistos podem haver benefícios que advêm das diferenças entre as espécies. Por exemplo, ao participar de um bando misto, uma espécie pode se beneficiar das capacidades sensoriais de espécies com sentidos apurados (HARRISON; WHITEHOUSE, 2011). Além disto, embora espécies que compõem bandos mistos possuam uma certa sobreposição de nichos, espera-se

que esta sobreposição seja menor do que a presente em grupos coespecíficos em que a sobreposição é total. A redução na sobreposição de nichos dos bandos mistos pode implicar que as espécies destes bandos competem menos que espécies de bandos coespecíficos. Desta forma, os custos dos bandos mistos poderiam ser atenuados ao mesmo tempo em que os benefícios da vida em grupo são mantidos

Embora bandos mistos sejam bem estudados em termos de composição, estrutura e comportamento, pouco se sabe sobre os processos subjacentes à escolha de parceiros em sua formação (GRAVES; GOTELLI, 1993). Tal informação nos ajudaria não só a entender melhor os mecanismos comportamentais da composição dos bandos mistos, como também poderia nos trazer pistas sobre processos subjacentes a composição de comunidades. Isto porque existe uma série paralelos entre os critérios de escolha de uma espécie ao compor o bando com as regras de montagem de comunidades. Para obter uma composição ótima dos bandos, uma espécie deve escolher ou não participar dos bandos com base no nicho alimentar das espécies que estão o compondo. Desta forma, participar de um bando é mais vantajoso quando os nichos estão insaturados, da mesma como se espera na montagem de comunidades quando esta é organizada por processos de nicho.

O estudo da formação de bandos mistos pode oferecer perspectivas sobre como o efeito de nicho atua na composição de comunidades em uma escala em que é possível controlar algumas variáveis que geram confusão. Uma das críticas às tentativas de se estabelecer regras baseadas em nicho para a montagem comunidades era que padrões de segregação poderiam não ser gerados por interações competitivas, mas pela limitação na capacidade de dispersão de algumas espécies (SIMBERLOFF, 1984). Os métodos usados para resolver este problema incluíam incorporar dados de dispersão das espécies ou considerar, a partir de um pool de espécies regionais, que todas espécies seriam capazes de alcançar os sítios amostrados. Dados exatos sobre a capacidade de dispersão raramente estão disponíveis (quase nunca eu diria) e assumir que todas as espécies que compõem o pool serão capazes de alcançar todos os sítios costuma ser uma prerrogativa irrealista. Porém, quando consideramos cada bando como sítio (ou ilhas) e as espécies que participam de bandos mistos como o pool regional, é mais razoável assumir que todos os indivíduos são capazes de alcançar os bandos da área de análise (GRAVES; GOTELLI, 1993).

Desde a tentativa de Diamond (1975) de estabelecer regras de assembleia para as comunidades de aves das Ilhas Bismark, poucos estudos exploram o uso de bandos mistos como modelos para o estudo de composição de comunidades. Os estudos que se propuseram abordar o tema costumam usar massa corporal, guildas e proximidade taxonômica como critério para estabelecer o grau de dissimilaridade entre espécies (COLORADO; RODEWALD, 2014; GRAVES E GOTELLI, 1993; HARRISON; WHITEHOUSE, 2011). Apesar destas informações gerarem pistas sobre os padrões de composição dos bandos, elas não levam em consideração o efeito de múltiplos traços morfológicos na delimitação dos nichos apresentados. Estudos capazes de analisar de maneira mais precisa o efeito da similaridade alimentar sobre a co-ocorrência de espécies em bandos mistos poderia contribuir com informações mais robustas sobre os processos subjacentes a formação destes bandos (D'ANDREA; OSTLING, 2016; KEDDY, 1992).

REFERÊNCIAS

ABRAMS, P. The theory of limiting similarity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Minneapolis, v. 14, n. 1, p. 359-376, Nov. 1983.

ADLER, P. B.; HILLERISLAMBERS, J.; LEVINE, J. M. A niche for neutrality. **Ecology Letters**, v. 10, n. 2, p. 95-104, July. 2006.

BELL, G. *et al.* The comparative evidence relating to functional and neutral interpretations of biological communities. **Ecology**, v. 87, n. 6, p. 1378-1386, June. 2005.

BELL, G. Neutral macroecology. **Science**, v. 293, n. 5539, p. 2413-2418, Sept. 2001.

BONSALL, M.; HASSELL, M. Apparent competition structures ecological assemblages. **Nature**, v. 388, n. 6640, p. 371-373, July. 1993.

CHASE, J. M.; LEIBOLD, M. A. **Ecological niches**: Linking classical and contemporary approaches. Chicago: University of Chicago, 2003. 221 p.

CHESSON, P. Mechanisms of maintenance of species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, California, v. 31, n. 2000, p. 343-366, Nov. 2000.

CLARK, J. S. Beyond neutral science. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 24, n. 1, p. 8-15, Nov. 2008.

CLEMENTS, F. E. **Plant succession**: An analysis of the development of vegetation. Washington: Carnegie Institution of Washington, 1919. p. 1-512.

COLORADO, G. J.; RODEWALD, A. D. Assembly patterns of mixed-species avian flocks in the Andes. **Journal of Animal Ecology**, v. 8, n. 42, p. 386-395, Oct. 2014.

CONNOR, E. F.; SIMBERLOFF, D. The assembly of species communities: chance or competition? **Ecology**, v. 60, n. 6, p. 1132-1140, Dec. 1979.

D'ANDREA, R.; OSTLING, A. Challenges in linking trait patterns to niche differentiation. **Oikos**, v. 125, n. 10, p. 1369-1385, May. 2016.

DEVELEY, P. F.; PERES, C. A. Resource seasonality and the structure of mixed species bird flocks in a coastal Atlantic forest of southeastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 16, n. 1, p. 33-53, Jan. 2000.

DIAMOND, J. M. Assembly of species communities in ecology and evolution of communities *In*: CODY, M. L.; DIAMOND, J. M. **Ecology and evolution of communities**. Cambridge: Belknap, 1975.

DRISCOLL, D. A. The frequency of metapopulations, metacommunities and nestedness in a fragmented landscape. **Oikos**, v. 117, n. 2, p. 297-309, Feb. 2008.

ELTON, C. **Animal ecology**. Chicago: University of Chicago, 1927. 296 p.

GEWIN, V. Beyond Neutrality: Ecology Finds Its Niche. **Plos Biology**, v. 4, n. 8, p. 278-283, Aug. 2006.

GLEASON, H. A. The individualistic concept of the plant association. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v. 53, n. 1, p. 7-26, Jan. 1926.

GRAVEL, D. *et al.* Reconciling niche and neutrality: The continuum hypothesis. **Ecological Letters**, v. 9, n. 4, p. 399-409, Jan. 2006.

GRAVES, G. R.; GOTELLIJ, N. Assembly of avian mixed-species flocks in Amazonia. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 90, n. 1, p. 1388-1391, Feb. 1993.

HAMILTON, W. D. Geometry for the selfish herd. **Journal of Theoretical Biology**, v. 31, n. 2, p. 295-311, May. 1971.

HARRISON, N. M.; WHITEHOUSE, M. J. Mixed-species flocks: an example of niche construction? **Animal Behavior**, v. 8, n. 4, p. 675-682, Jan. 2011.

HILLERISLAMBERS, J. *et al.* Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. **Annual Review of Ecology**, v. 43, n. 1, p. 227-248, Aug. 2012.

HSIEH, F.; CHEN, C. Does niche-overlap facilitate mixed-species flocking in birds? **Journal of Ornithology**, v. 152, n. 4, p. 955-963, Oct. 2011.

HU, X.; HE, F.; HUBBELL, S. P. Neutral theory in macroecology and population genetics. **Oikos**, v. 113, n. 3, p. 548-556, June. 2006.

HUBBELL, S. P. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. Princeton: Princeton University, 2001. 448 p.

HUTCHINSON, G. E. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? **The American Naturalist**, Chicago, v. 93, n. 870, p. 145-159, June. 1959.

JULLIEN, M.; CLOBERT, J.. The survival value of flocking in neotropical birds: reality or fiction? **Ecology**, v. 81, n. 12, p. 3416-3430, Dec. 2000.

KEDDY, P. A. **Competition**. 2. Ed. Netherlands: Springer, 2001. 552 p.

KREBS, J. R. Social learning and the significance of mixed-species flocks of Chickadees (*Parus spp.*). **Canadian Journal of Zoology**, v. 51, n. 12, p. 1275-1288, Feb. 2011.

MACARTHUR, R. H.; WILLSON, E. O. **The theory of island biogeography**. Princeton: Princeton University, 1969. 224 p.

MACARTHUR, R.; LEVINS, R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. . **The American Naturalist**, Chicago, v. 101, n. 921, p. 377-385, Sept. 1967.

MORSE, D. H. Ecological aspects of some mixed-species foraging flocks of birds. **Ecological Monographs**, v. 40, n. 1, p. 119-168, Jan. 1970.

MOYNIHAN, M. H. **The organization and probable evolution of some mixed species flocks of Neotropical birds**. Washington: Smithsonian Institution. 1962. 144 p.

POCHEVILLE, A. The ecological niche: history and recent controversies. *In*: HEAMS, T *et al.* **Handbook of evolutionary thinking in the sciences**. Dordrecht: Springer, 2014. Cap 26, p. 547-586

POWELL, G. V. N. Sociobiology and adaptive significance of interspecific foraging flocks in the neotropics. **Ornithological Monographs**, v. 1, n. 36, p. 713-732, Jan. 1985.

SATISCHANDRA, S. H. K. *et al.* Assessing “false” alarm calls by a drongo (*Dicrurus paradiseus*) in mixed-species bird flocks. **Behavioral Ecology**, v. 21, n. 2, p. 396-403, Feb. 2010.

SIEPIELSKI, A. M.; MCPEEK, M. A. On the evidence for species coexistence: A critique of the coexistence programme. **Ecology**, v. 91, n. 11, p. 3153-3164, Nov. 2010.

SIMBERLOFF, D. Properties of coexisting bird species in two archipelagoes. *In*: STRONG, D. R. *et al.* **Ecological communities**. Princeton: Princeton University, 1984. Cap 14 p. 234-253.

SRIDHAR, H. *et al.* Positive relationships between association strength and phenotypic similarity characterize the assembly of mixed-species bird flocks worldwide. **The American Naturalist**, v. 180, n. 6, p. 777-790, Dec. 2012.

SRIDHAR, H. *et al.* Why do birds participate in mixed-species foraging flocks? A large-scale synthesis. **Animal Behaviour**, v. 78, n. 2, p. 337-347, Aug. 2009.

TERBORGH, J. Mixed flocks and polyspecific associations: Costs and benefits of mixed groups to birds and monkeys. **American Journal of Primatology**, v. 21, n. 1, p. 87-100, Mar.1990.

VAN NOUHUYS, S.; HANSKI, I. Multitrophic interactions space: metacommunity dynamics in fragmented landscapes. *In*: TSCHARNTKE, T.; HAWKINS, B. A. (Ed.). **Multitrophic level interactions**. Cambridge: Cambridge University, 2002. p. 124-136.

VANDERMEER, J. H. Niche theory. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 3, n. 1, p. 107-132, Jan. 1972.

VELLEND, M. Conceptual Synthesis in Community Ecology. **The Quarterly Review of Biology**, Chicago, v. 85, n. 2, p. 183-206, June. 2010.

VELLEND, M. **The Theory of Ecological Communities**. Princeton: Princeton University, 2012. 234 p.

ASSEMBLY PATTERN IN MIXED FLOCKS: WHEN RULES MATTER?

Resumo

Existe uma extensa discussão em ecologia de comunidades sobre quais são os mecanismos que agem de modo a gerar padrões em comunidades naturais. Regras de assembleia são um conjunto de mecanismos propostos para explicar estes padrões com base em elementos determinísticos como a competição interespecífica. Embora este conceito tenha sido empregado para explicar padrões de composição em ilhas e continentes, sua aplicação para explicar padrões de coexistência em grupos sociais ainda é pouco explorada. Bandos mistos são agrupamentos sociais multiespecíficos no qual seus membros se movimentam em conjunto e desempenham um comportamento ativo para manter a coesão do grupo. A compreensão dos mecanismos que agem para compor os padrões de composição destes bandos pode nos dar pistas sobre como funciona os mecanismos que agem na composição de comunidades em um sentido mais amplo. Esta tese tem como objetivo avaliar se as composições de bandos mistos de aves em florestas de Mata Atlântica podem ser explicadas por regras de assembleia baseada na competição interespecífica. Para tanto, nós fizemos uma análise de co-ocorrência par a par utilizado bandos amostrados em 9 fragmentos de Mata Atlântica. Nós comparamos quais tipos de co-ocorrência (negativa, positiva, aleatória) são predominantes na composição destes bandos. Então, nós cruzamos os padrões de co-ocorrência com dados morfológicos do bico. Nós fizemos análises separadas para estação seca e chuvosa pois acreditamos que variações sazonais podem influenciar na estrutura e composição destes bandos. Nós encontramos uma predominância de co-ocorrência negativas na composição dos bandos, o que sugere que competição interespecífica desempenha uma função importante na estrutura dos bandos. Entretanto, a ação das diferenças morfológicas nos bicos das espécies é sutil. Este padrão foi observado durante a estação seca, mas não durante a estação chuvosa. Nossos resultados sugerem que padrões de assembleia em bandos mistos variam temporalmente. Tal resultado é condizente com a hipótese de que competição interespecífica é o principal mecanismo atuante sobre a composição destes bandos. Nós propomos então, que se regras de assembleia atuam em comunidades de forma semelhante ao bandos-mistos, a co-ocorrência de espécies em comunidades naturais pode ser explicada por variações temporais na disponibilidade de recursos.

Palavras-chave: regras de assembleia, bandos mistos, competição interespecífica, sazonalidade, co-ocorrência.

Abstract

There is a long discussion in community **ecology** about what are the mechanism that act in order to generate patterns in natural communities. Assembly rules are a set of mechanisms proposed to explain these patterns based on deterministic elements, especially interspecific competition. Although this concept have been employed to explain composition patterns in islands and mainland, it is seldom applied to multispecific flocks. Mixed flocks are multispecific flocks that members move together and acts actively to maintain group cohesion. Understand the composition patterns for these groups can give clues about how process generates patterns in communities in a broader sense. This thesis aims to assess if birds mixed flocks composition in Atlantic Forest fragments can be explained by assembly rules based on interspecific competition. We made a pairwise co-occurrence analysis for mixed flocks' species in nine Atlantic Forest fragments. We compared which kind of co-occurrence (negative, positive, random) are predominant in flock's composition. Then, we related the co-occurrence patterns with beak traits. We made theses analyses separately for the wet and dry seasons. We found that for overall co-occurrence dataset there was a predominance of negative co-occurrences, which suggests that interspecific competition plays a role in structuring mixed flocks. However, the beak traits had weak influence on the negative co-occurrences. This pattern was observed during the dry season, but not during the rainy season. During the rainy season, there was no difference between the number of negative and random co-occurrences, there is no difference in niche overlap between negative and random co-occurrences. Our results suggest that assembly patterns in mixed flocks varies temporally. This variation reinforce the hypothesis that interspecific competition are acting in order to generate the negative co-occurrence in the flocks, and that there are a relief in competitive pressure during the rainy season, and an increase during the dry season. We propose that if assembly rules generate patterns in natural communities in a similar way it acts in generating patterns in mixed flocks, the co-occurrence of similar species in the same community could be explained by temporal variation in resource availability.

Keywords: assembly rules, mixed flocks, interspecific competition, seasonality, co-occurrence

1 INTRODUCTION

One intriguing and hotly debated topic in community ecology, concerns how assemble mechanisms operate in order to generate assembly in natural communities (CHASE & LEIBOLD, 2003; CONNOR, COLLINS, & SIMBERLOFF, 2013; HILLERISLAMBERS ET AL. 2012; HUBBELL, 2001; WEIHER & KEDDY, 1999). One of the most classical propose to explain community compositions are the Diamond (1975) assembly rules. This concept refers to the set of “rules” which underlies the sorting of a local community from a regional species pool (DIAMOND, 1975; DRAKE, 1990; WEIHER & KEDDY, 1999; YODZIS, 1981). Two of the core principles proposed by Diamond (1975) were that some pairs of species never coexist due interspecific competition, and that pairs of co-occurring species should have less niche overlap than pairs of species randomly assembled from the regional pool.

These assembly rules propose that deterministic mechanisms, focusing in interspecific competition, are the main driver of species composition patterns (DIAMOND, 1975; HUTCHINSON, 1959). This hegemonic approach to understand assembly patterns has been harshly criticized (CONNOR, COLLINS, & SIMBERLOFF, 1979; HUBBELL 2001; WEIHER & KEDDY, 1999). These criticisms are due the fact that many studies have shown that many mechanisms, such as environmental filters (KEDDY, 1992; WOODWARD & DIAMENT, 1991) and stochastic factors (CHESSON, 2000; HUBBELL, 2001) also play important roles in defining community's composition patterns. Moreover, these mechanisms can also influence the way each other operates. For example, temporal and spatial variation in resources availability could reduce the competitive effects to the point that it does not affect compositional patterns at all (ADLER & DRAKE, 2008; ARMSTRONG & MCGEHEE, 1976; WARNER & CHESSON, 1985).

This does not mean that interspecific competition does not play a role in community compositions at all. On the contrary, many studies pointed out its importance, especially in structuring local communities (DHONDT & EYCKERMAN, 1980; FOX & BROWN, 1993; LACK, 1964; CHASE & LEIBOLD, 2003). However, instead of the radical view that interspecific competition dictates the assembly patterns, could be more fruitful to ask: In which scenarios interspecific competition are important in determining assembly patterns, and how interspecific competition interacts with other mechanism in order to generate patterns in communities

(ADLER, HILLERISLAMBERS, & LEVINE, 2007; GRAVEL ET AL. 2006; LEIBOLD & MCPEEK, 2006).

One scenario, where interspecific competition can play an important role in assemble patterns are in bird mixed flocks composition. Mixed flocks are social systems of different species moving and looking for food together (MORSE, 1970; POWELL, 1985). Since the members of these flocks feed together, they can be benefited if they select partners with whom they compete less for food (HUTTO, 1988; TERBORGH, 1990). In addition, since these flocks are a subset of local community, the process which lead the aggregation and segregation in this flocks can provide clues about how interspecific competition acts to generate patterns in communities (GRAVES & GOTELLI, 1993).

Other reason why mixed flocks can be a useful tool to understand interspecific competition is that it is easier to control some variables that can bias traditional competition studies (GRAVES & GOTELLI, 1993). Typically, studies that seek to evidence assembly rules in natural communities, try to explain the whole community's composition by analyzing the species co-occurrence patterns in islands and continuous landscapes (DIAMOND, 1975; WEIHER & KEDDY, 2001). However, other processes like environmental filters and dispersal limitations can generate similar patterns, and disentangle them can be a challenging task (HASTINGS, 1987; SIEPIELSKI & MCPEEK, 2010; SIMBERLOFF, 1984). In mixed flocks on the other hand, all species live in the same habitat, so all of them are an outcome of the same environmental filters so the environmental will not bias the flocks assembles. Differently from island studies, it is possible assume that all species in a given environment can be able to reach all flocks. Therefore, in this scenario, we can assume that dispersion ability will not be a limiting factor (GRAVES & GOTELLI, 1993).

In addition to the potential of generating clues about communities' composition, the application of assembly rules in mixed flocks can help give light to the discussion about the adaptive role of mixed flocks. Some studies suggest that in mixed flocks member suffer lesser effect of food competition because of niche partitioning (GRAVES & GOTELLI, 1993); and others suggest that mixed flocks member can benefit of other members capacities (SRIDHAR ET AL., 2009). So if the mixed flocks is assembled in order to indicate specie avoidance, it could give support to the niche partitioning hypothesis, while if the flocks are assembled in order to

indicate specie aggregation, it could give support to the facilitation hypothesis (SRIDHAR ET AL., 2012).

Previous attempt associating birds mixed flocks and assembly rules had contrasting results. While Graves & Gotelli (1993) and Colorado & Rodewald (2014) found an assembly patterns related to interspecific competition. Sridhar et al (2012) meta-analysis on the other hand, suggest that mixed flocks assembles by facilitation. All these studies rely on co-occurrence simulation models that encompasses all species association in single analyses (GOTELLI & MCCABE, 2002). This kind of analysis don't consider the niche overlap for each pair of species and this information could help us to better understand the mechanism that generate the co-occurrence patterns (VEECH 2013).

These studies also used body mass, phylogenetic relatedness and guild participation as a proxy for niche overlap. These approaches can provide insightful clues since closely related species to present more similar feeding habits and therefore their niche tends to overlaps more (GÓMEZ ET AL. 2010; KEMBEL, 2009;). The same can be said of species with similar body size (DIAMOND, 1973), and species from the same guild (FOX & BROWN, 1993; WEIHER & KEDDY, 1999). However, they can makes subtler niche partitioning which could better explain the assemble patterns in the mixed flocks (BRANDL, KRISTÍN, & LEISLER, 1994; LACK, 1953). Beak morphology otherwise, could be a more accurate trait to infer niche overlap. Because the slightest variation in beak shape and length might reflect differences in diet and behavior (ABZHANOV ET AL., 2006; DE LEÓN, PODOS, GARDEZI, HERREL, & HENDRY, 2014; GRANT & GRANT, 1996). Therefore, they could provide a better trait to understanding of the relationship between diet overlap, and birds mixed flocks' patterns.

Other factor not considered in previous studies is the seasonal in mixed flocks co-occurrence patterns. Many studies have shown seasonal variation in mixed flocks composition even for tropical biomes (DAVIS, 1946; DEVELEY & PERES, 2000; MALDONADO-COELHO & MARINI, 2004). These variations in mixed flocks composition can be due a variation in resource availability (DEVELEY & PERES, 2000). Moreover, since the resource availability can influence the interspecific competition (CHASE, 2000), the co-occurrence patterns can also be affect by seasonality.

Therefore, in order to know if competition for food can drive mixed flocks'

compositions, we evaluated the relationship between co-occurrence patterns and niche overlap. Our hypothesis is that interspecific competition lead to assembly patterns in mixed flocks (DIAMOND, 1975). So we based our predictions in two principles assembly rules, that 1-) some pairs of species avoid themselves more often than expected by chance and 2) co-occurring species should have less niche overlap than random assembled species (DIAMOND, 1975; WEIHER & KEDDY, 1999). If interspecific competition for food structure composition patterns in mixed flocks according to assembly patterns, we expect that: 1) There will be negative co-occurrence patterns in most pairs of species composing mixed flocks; 2) Pairs of species greater niche overlap will co-occur in flocks less often. Moreover, there is a close relationship between competitive pressure, and food availability. And since food availability can vary with the seasons, so we also hypothesized that 3) the co-occurrence patterns will varies across seasons.

2 MATERIAL AND METHODS

2.1 STUDY AREA

The study was carried out in nine forest fragments sites of different sizes (from 3.6 to 384.5 ha) located at the state of Minas Gerais, southeastern Brazil (Figure 1). The climate in the region is seasonal, with two well-defined seasons, a wet (October - March) and a dry season (April - September). The region has an average altitude of 650 m (VALVERDE, 1958), mean temperature is 22.24 °C and mean pluviosity is 207.64 mm during the wet, while mean temperature is 18.32 °C and mean pluviosity is 37.95 mm during the dry season (INMET, 2020). The native vegetation is composed of montane semi-deciduous Atlantic Forest (VELOSO et al., 1991), which is part of the Atlantic Forest biodiversity hotspot (MITTERMEIER et al., 1998; MYERS et al., 2000). Due to the broad use of the landscape for agricultural purposes (mostly pasture), native vegetation was highly deforested. It composed approximately 24% of land, when the data were sampled, with forest remnants surrounded by agricultural matrix (MAPBIOMAS v.3.1, 2019).

To assure the selected sites are representative of the region, forest fragment sites were selected by a stratified random strategy (Fortin & Dale, 2005). All forest fragments in an area of 10.000 ha were classified according to fragment size,

vegetation structure, and topography. Then one fragment was randomly chosen from a set of fragments of similar size and characteristics. The vegetal structure was standardized by selecting only fragments composed by secondary forest with no evidence of disturbance (such as logging, fire, and grazing). The topographic structures were standardized by selecting only fragments in hilltops and hillsides. To avoid sampling dependence, it was taken a minimum range of 160 meters from each sampled fragment.

2.2 FLOCKS SAMPLING

Data sampling was carried out between October 1998 and August 1999. The sampling was made separately for each season, so we could compare the seasonal effect on flock composition. Wet season sampling was conducted between October 1998 and January 1999 while dry season sampling was conducted between May and August 1999. Mixed flocks were classified as an association between two or more species following the same direction for at least 5 minutes, excluding flocks stimulated by an external source of food, like birds following army ants (STOTZ, 1993). The flocks were observed by walking along a set of trails covering the fragment (see Maldonado-Coelho & Marini, 2004 for more details). When spotted, the flocks were followed for an hour or until it was, loose from sight. To reduce duplicate observations, after one flock was followed, the observers walked in the opposite direction. Sampling effort (days and hours of observations) was standardized independently of fragment size. However, because many different flocks were found in three of the nine in forest fragments (38.8; 75 and 384.5 ha), additional sampling efforts were necessary.

2.3 DATA ANALYSES

2.3.1 Co-occurrence analysis

We assessed the co-occurrence pattern in the flocks using the probabilistic analysis proposed by Veech (2013), this approach calculates the probability of two species co-occur in a site less or more than the observed co-occurring frequency. In our study, we consider each flock as a site in our co-occurrence matrix. So if the two

species a pair co-occur in a flock, we count as a positive co-occurrence and if one species occur and the other don't, we count as a negative co-occurrence. Then we compare the probability that the observed number of co-occurrence is greater than (Pgt) or lesser than (Plt) the observed co-occurrence frequency. By establishing a significance value of 0.05 for Pgt and Plt, we could determine if the pair of species: they attract each other (Pgt < 0.05), avoid each other (Pgt < 0.05), or co-occur randomly (Pgt and Plt > 0.05). Species with low occurrence can lead to a “false” random association, so to avoid statistical bias we removed pairs of species that were expected to co-occurrence in less than 1 site (GRIFFITH ET AL., 2016).

This kind of analysis has some limitations: 1-) It does not account for the effect of multiple interactions or diffuse competition and 2-) It considers each site equally probable of occurrence, so if one or more sites are more likely for occurrence than the others, other complementary tests would be necessary. About the diffuse competition, we must assume this limitation and maintain it out of the scope of this study. However, the equiprobability of the sites will not be an issue in our study since we are using the flocks as sites, and thus we assume that all species in a fragment are capable of reaching each flock equally.

To evaluate what kind of co-occurrence leads coexistence in mixed flocks, we compared the number of co-occurrence patterns (positive co-occurrence, negative co-occurrence, random co-occurrence) in the mixed flocks among the nine fragments. For this comparison, we used Mann–Whitney U test for nonparametric data after checking the data normality with the Shapiro-Wilk test. We pulled out the positive co-occurrences from this analysis due to its low incidence (N=2).

2.3.2 Niche Overlap

To test if interspecific competition for food could lead patterns in mixed flocks composition, we need to know the degree in which each pair of species compete. Niche overlap gives us a measure about how intensively a pair of species compete with each other. We used beak traits as a proxy for niche overlap since many studies have shown that species with similar beaks present similar diet (DE LEÓN ET AL., 2014; SCHLUTER & GRANT, 1984) and hence they should compete more. To assess mixed flocks beak traits we used Rodrigues (2019) database. We looked for beak traits, beak length, beak width, and beak depth because these traits

have shown influential in determining birds' diet (ABZHANOV ET AL., 2006). Unfortunately, we could not find the beak measures for all species sampled in mixed flocks, so we restricted our analyses for 59 from 73 species we found in the flocks.

In order to know the degree of niche overlap for each pair of species we found in the flocks, we did a principal component analysis (PCA) for all species beak traits. In this analysis, each species is plotted in a graph according to the weighted mean of scores based on its traits. The farther one species is plotted from another, the more different their beaks will be and hence, the greater will be their niche overlap (CARNES & SLADE, 1982). We could assess the niche overlap between a pair of species by calculating the distance between their respective points through a trigonometric calculation.

The value obtained by the trigonometric calculation provides us with the distance, and therefore the dissimilarity between two species. A similarity value could be easier to infer niche overlap, so we converted the dissimilarity data by converting the data into percentage values and then subtracting the total value from 100. This way we could assess the inverse value (similarity value) as the distance between values is conserved.

3.2.3 Statistical Analyses

To evaluate if niche overlap leads patterns in flocks composition, we compare beak similarity among species with negative and random co-occurrences, we also removed positive co-occurrence from these analyses we did for co-occurrence mean calculation. We compare the mean beak similarity using Student t-test when data were parametric and using Mann–Whitney test when data were non-parametric. We used Lilliefors' test for normality calculation since sampled data were > 70 . In order to know how much, niche overlap affects the co-occurrences we also included effect size tests in our analyses (FRITZ ET AL., 2012). We used d test for parametric data (Cohen, 1988) and r test for non-parametric data (ROSNOW & ROSENTHAL, 1996). For d test, we assumed $d < 0.2$ as a small effect size and $d > 0.8$ as great effect size, for r test, for r test, we assumed $r < 0.1$ as a small effect size and $r > 0.371$ as great effect size (BECKER 2000). To assess the effect of seasonal variation in species interaction inside the flocks, we repeat these calculations for the wet and dry season separately.

3 RESULTS

3.1 DESCRIPTIVE DATA

It was recorded 246 mixed flocks, being 105 flocks in the rainy season, and 146 flocks in the dry season. The abundance of individuals in the flocks were higher during the dry season (mean = 18.1 ± 3.0) than in the rainy season (mean = 9.9 ± 3.7). The flocks were composed by 73 species belonging to 20 different families participating in these flocks (sup. table 2). The flocks were also richer in species during the dry season (mean = 11.1 ± 2.4) than during the rainy season (mean of 6.8 ± 2.7) (Maldonado-Coelho & Marini 2003, table 1). The most representative family was Tyrannidae (n=19), followed Thraupidae (n=12) and Furnariidae (n=11).

3.2 CO-OCCURRENCE ANALYZES

In our co-occurrence analyzes, we obtained 4606 co-occurrences, being 1125 random co-occurrences, and 3481 negative co-occurrences (sup. table 3 and 4). There were only two positive co-occurrence, which corresponds to 0.7% of the total classifiable co-occurrences. Only two pairs of species showed the same co-occurrence pattern (negative co-occurrence) in all nine fragments, which also correspond to 0.7% of the total co-occurrence analyses. We found that negative co-occurrences could explain the most part of co-occurrence patterns in mixed flocks considering data from all seasons together. (Mann-Whitney test, $p = 0.019$) (Figure 2).

3.3 NICHE OVERLAP

We found that species with negative co-occurrence (Mdn = 84.18) have more niche overlap than species with random co-occurrences (Mdn = 81.74), (Mann-Whitney test, $p = < 0.001$, $r = 0.08$ (figure 3). However, the small effect size ($r < 0.1$) (ROSNOW & ROSENTHAL, 1996) suggest that the difference in niche overlap between pairs with negative and random co-occurrence are trivial.

3.4 SEASONAL VARIATION

We found significant difference between co-occurrence type (negative and random) across the seasons (Kruskal-Wallis, $p < 0.01$). We also found that there were no difference between negative co-occurrences ($R = 10.78$) and random co-occurrences ($R = 11.28$, $p = 0.92$) during the rainy season, while there were greater negative co-occurrence ($R = 30.61$) than random co-occurrence ($R = 21.33$) during the dry season, (considering, $p = 0.06$). Besides that, there were more negative co-occurrences during the dry season, than during the rainy season ($p < 0.01$), and more random co-occurrences during the dry season, than during the rainy season ($p = 0.04$) (figure 4). We found differences in niche overlap between pairs of species with negative co-occurrence (Mdn = 83.65) and pairs of species random co-occurrences (Mdn = 83.57) during the rainy season, (Mann-Whitney, $p = 0.07$, $r = 0.06$). However, to consider difference in niche overlap during the rainy season its necessary non-conservative approach for α value. Otherwise, during the dry season, the difference in niche overlap between pairs with negative ($M = 78.46$, $SD = 19.4$) and random co-occurrences ($M = 75.78$, $SD = 20$) were significant even for a conservative approach for α value (Stuart's t test, $p < 0.01$, $d = 0.14$) (figure 5). More similar in their beak morphology than pairs of species with random co-occurrences (Stuart's t test, $p < 0.01$, $d = 0.14$) (figure 5), although the effect size were still week. For both rainy and dry season, the effect size was small ($r < 0.1$; $d < 0.2$) (COHEN, 1988; ROSNOW & ROSENTHAL, 1996).

4 DISCUSSION

Our results corroborate the hypothesis that mixed flocks are structured according to assembly rules, however this structure varies temporally. During the dry seasons there were more negative than random co-occurrence and pairs of species with negative co-occurrences had more niche overlap than pairs of species with random co-occurrences (however the niche overlap had a small effect in co-occurrence differences $d = 0.14$). During the rainy season otherwise, there was no difference between negative and random co-occurrences, and there were a decrease in statistical significance for niche overlap. These patterns suggest that: 1) Deterministic elements plays a major role in structuring birds mixed flocks; 2) If niche

overlap plays any role in mixed flocks co-occurrence patterns, this role manifest through subtle differences; and 3) The assembly structure in mixed flocks change across seasons. These results can offer some insights about the adaptive role of mixed flocks, and how community assembles in a broader sense.

4.1 ASSEMBLY STRUCTURE IN BIRDS MIXED FLOCKS.

For decades, there have been an extensive debate about whether the composition of local communities are structured according to assembly rules (CODY & DIAMOND, 1975; CONNOR & SIMBERLOFF, 1979; CONNOR, COLLINS, & SIMBERLOFF, 2013; DIAMOND, PIMM, & SANDERSON, 2015; GOTELLI & MCCABE, 2002; SIEPIELSKI & MCPEEK 2010). The several studies which attempted to apply the assembly rule concept to bird mixed flocks, found that: mixed flocks are assembled according to negative association between close related species (GRAVES & GOTELLI, 1993); mixed flocks are assembled according to negative association in guild structure, but with no relationship with morphology (body size) (COLORADO & RODEWALD, 2014); and that mixed flocks are assembled according to positive association in phylogeny, guild structure and morphology (body size) (Sridhar et al., 2012). Our results are in accordance with the first and the second study, in the sense that negative associations are the main factor in structuring of mixed flocks, while they diverge from the third study since we found no evidence that positive associations are relevant for structuring the flocks (only 0.07% of total classifiable co-occurrences) (figure 4).

Our results together with Graves & Gotelli (1993) and Colorado & Rodewald (2014) support the idea that mixed flocks obeys an assembly rules based on deterministic process, since we found that the most interactions between members of mixed flock deviate from the random expectation (table) (DRAKE, 1990; SIMBERLOFF, 1984; WEIHER & KEDDY, 1999). In addition, the amount of negative co-occurrences observed in our analyses give some support to the first assembly rule proposed by Diamond (1975) that there are forbidden combination between species in assembly. However, our results show that only 0,7% of the total classicable co-occurrences presented a negative co-occurrence in all 9 fragments. This suggest that the forbidden combination in mixed flocks are somewhat more variable than the rule propose. So, instead of the classic “some pairs of species never coexist, either by

themselves or as part of a larger combination” (DIAMOND 1975); our results support a more flexible version of this rule: some pairs of species prone to compose mixed-flocks are less likely to co-occur in the same flock.

With regard to the second assembly rule proposed by Diamond (1975): “species co-occurring in the same place should have less niche overlap than random assembled species”, our results can provide only a weak support (CASE, 1983; CHASE & LEIBOLD, 2003). Unlike Colorado & Rodewald (2014), we found a significant relationship between morphological trait and co-occurrence. However the small effect size in beak similarity can suggest that 1-) Niche partitioning in mixed flocks members manifests through subtle differences in beak morphology; or 2-) The effect of beak morphology in co-occurrence patterns is trivial. There are some empirical support to the hypothesis that subtle differences in beak morphology can provide niche partitioning in birds diet. Many studies with birds from *Geopiza* genus (Darwin finches) showed that subtle differences in beak ratio can help these birds to use different kinds of food (ABZHANOV ET AL., 2006; DE LEÓN ET AL. 2014, SCHLUTER & GRANT, 1984; SOONS ET AL., 2010). Such subtle differences in beak morphology could also allow why pair of species with negative co-occurrence the relationship between. So species in mixed flocks would be more prone to avoid other if similar diet in order to avoid interspecific competition. This could explain why species if negative co-occurrences are more similar in beak morphology than species with random co-occurrences. The small effect beak morphology could be explained by the fact that other factors such as differences in foraging behavior (COULSON & LACK, 1971 P. 23; INOUYE, 1978; JONES, MANDELIK, & DAYAN, 2001) and foraging stratum (LACK, 1945) could also play a role in niche partitioning of the mixed flock members. Therefore, the weak of beak morphology could reflect the small role that this trait plays in the mixed flocks’ niche partitioning.

These results have implications for the adaptive role of the mixed flocks. There are unsolved discussion about what would be the potential advantages of mixed flocks in relation to conspecific flocks (DIAMOND, 1981; MORSE, 1970; SRIDHAR, BEAUCHAMP, & SHANKER, 2009; TERBORGH, 1990). The two main hypotheses: 1) in mixed flocks, members have less niche overlap than conspecific flocks. So the member of mixed flocks could benefit from group life at the same time they reduce the competition costs with other members (GRAVES & GOTELLI, 1993); and 2) Members of mixed flocks can benefit from sensorial accuracy, and foraging

capacities from members of other species. So the presence of some species facilitate the presence of other species (GOODALE & KOTAGAMA, 2005; HSIEH & CHEN, 2011; KREBS, 1973). Our findings holds the niche overlap reduction hypothesis, since the predominance of negative co-occurrences are what we expected in a niche partitioning scenario (DAYAN & SIMBERLOFF, 2005; GÓMEZ, BRAVO, BRUMFIELD, TELLO, & CADENA, 2010). Even though the two hypotheses are not necessarily exclusive (MÖNKKÖNEN, FORSMAN, HELLE, & MONKKONEN, 1996) our finding does not confer sustentation to the facilitation hypothesis. That is because this hypothesis predicts a positive association between the members (HSIEH & CHEN, 2011; SRIDHAR ET AL., 2012), and we found too little positive co-occurrences (only 0,7% of total classifiable co-occurrences). Therefore, if there is any effect of facilitation between the species composing mixed flocks, our results suggest that there are no preferential choice for one particular facilitator.

4.2 WHEN DO RULES MATTER?

Many studies have shown that seasonal variations have effect in mixed flocks compositions (BELL, 1980; DAVIS, 1946; DEVELEY & PERES, 2000; JAYARATHNA, KOTAGAMA, & GOODALE, 2013; MALDONADO-COELHO & MARINI, 2004; OGASAWARA, 1975). Our results complement those studies in the sense that not only the flock composition varies with seasons, but the assembly rules underlying the flocks compositions also changes. We found an increase in both negative ($p < 0.01$), and random ($p = 0.04$) co-occurrence from the dry season relating to the rainy season. In addition, during the dry season there were more negative than random co-occurrences ($p = 0.06$) (figure x); which match with an assembly rules structure (DRAKE, 1990; GRAVES & GOTELLI, 1993; WEIHER & KEDDY, 1999). And species with negative co-occurrence presented more similar beaks than species with random co-occurrence, ($p < 0.01$, $d = 0.14$) which however week, give some support to an interspecific hypothesis to explain the patterns. During the rainy season on the other hand, the co-occurrences patterns became more random, in such way that mixed flocks wasn't assembled mainly by assembly rules anymore. There was no difference between negative and random co-occurrence, and species with negative co-occurrence presented more similar beaks than species with random co-occurrence only for a $p = 0.07$. This suggest that assembly rules in mixed flocks are constrained

by temporal variation (CHESSON, 2000, LOREAU, 1992).

It is expected that competitive pressure be released in situations where there are plenty of resources (CHESSON 2000; CODY, 1999, P 190; DIAMOND, 1975; DHONDT & EYCKERMAN, 1980), while in situation of shortage higher (CODY, 1999, P. 198; DHONDT & EYCKERMAN, 1980; KUBO & IWASA, 1996). In addition, that temporal variation in resource availability can reduce the effect of competitive processes, and therefore change the assembly structure (ARMSTRONG & MCGEHEE, 1976; CHESSON 2000; KUBO & IWASA, 1996; MILLER & CHESSON, 2009), but see (RICKLEFS, 1966). Therefore, one possible explanation for seasonal variation in mixed flocks assemblage is that the shortage of food during the dry season makes the birds needier to form flocks, at the same time it increases interspecific competition pressure acting in flocks' assemblage. This explanation match the two main patterns found in the seasonal variation: the increase in co-occurrences from the rainy season to the dry season, and the difference in the assemblage structure between the two seasons. However, this explanation makes two assumptions. The first one is that there are shortage of food during the dry season and/or and abundance of food during the rainy season. Moreover, the second one is that mixed flocks enhance foraging efficiency of the members. A previous study about seasonality and mixed flocks composition in Atlantic forest, evidenced an increase arthropods abundance during the rainy season (DEVELY, 2000), since 72 from 73 species in our analyses includes arthropods in their diet (WILMAN ET AL., 2014), this find gives support to the first assumption. For the assumption that flocks enhance foraging efficiency, the support is somewhat controversial. That is because another unsolved discussion about mixed flocks is whether the adaptive function are directed to increase foraging efficiency or to avoid predators (BEAUCHAMP, 2005; HUTTO, 1988; MORSE, 1977; SRIDHAR, BEAUCHAMP, & SHANKER, 2009; THIOLLAY, 1999). The detailed discussion about this topic is beyond the scope of this thesis, however, we should point out that the two statements are not necessarily exclusive, and may even be complementary (MARTÍNEZ ET AL. 2018; SRIDHAR, BEAUCHAMP, & SHANKER, 2009). If a specie can avoid predators by forming mixed flocks, it will have more time and energy to invest in foraging (MARTÍNEZ ET al. 2018). Therefore, even though the mixed flocks are formed in order to avoid predators, it also could support the second assumption.

Other explanation for the seasonal influence in mixed flocks assemble

patterns, is that the rainy season match the breeding season for most part of species composing mixed flocks in Atlantic Forest (DEVELY, 2000). Then the mixed flocks' members could be less prone to form mixed flocks because they need to invest energy and time in breeding activities like mate selection, and offspring feeding (POWELL, 1985). In addition, offspring could demand a different kind of food than that the species usually use, which could change parent feeding behavior. This hypothesis explains the increment in co-occurrences in the dry season related to the rainy season; however, it does not explain the presence of an assembly structure in the dry season, and the absence of assembly structure during the rainy season. It is possible that both, seasonal food availability and breeding activities, operate together in order to generate variation in mixed flocks' co-occurrence patterns.

4.3 LESSONS FOR COMMUNITY ASSEMBLY

To extend the patterns found in mixed flocks to community assembly is a tricky task. That is because the same elements present in mixed flocks that allows the control of confounding variables also can make them an unrealistic model. The environmental filter act in species pool (species in the region), but not in the assembly sorting (species in the flocks) (DÍAZ, CABIDO, & CASANOVES, 1999; MAGURA & LÖVEI, 2017); dispersion is not a limiting factor (CONNOR, COLLINS, & SIMBERLOFF, 2013); and the flocks assemblage are not influenced by speciation or populational drift (HUBBELL, 2011; RICKLEFS, 2006). In addition, the interspecific competitive in the mixed flocks happens at a behavioral level (FARINE ET AL. 2014; TERBORGH, 1990) Species that experience a high competitive pressure in a flock, can leave it, or they can simply avoid flocks with too many competitors. The same species still will be alive and can participate in other flocks. On natural communities on the other hand, interspecific competition happens at selection level (DHONDT, 2012; DIAMOND 1975; WEIHER & KEDDY, 1999). Species, which experiences high competitive pressure, suffer a decrease in their fitness, and can be locally extinct. Despite these, mixed flocks assembly patterns found in this study could still give insights that help us to understand how communities are organized in a broader sense. Our results give empirical support to the proposal that agonistic elements plays a role in groups' assemblage (DIAMOND, 1975; FOX & BROWN, 1993; GRAVES & GOTELLI, 1993; HILLERISLAMBERS et al. 2012), at least for a subset of

local communities. Besides this, our finds also illustrate how interspecific competition and temporal variations could interact in order to generate patterns in natural communities (ADLER & DRAKE, 200; CHESSON ET AL., 2004; RICKLEFS, 1966; WARNER & CHESSON, 1985). If temporal variations change the competitive pressure in the same way that seasonal effects changes mixed flocks' co-occurrence patterns, then the competitive pressure could be released to the point that it has no organizational effect. This could help to explain how similar species can coexist in the same place, and why is so difficult to find competition-mediated assembly at community scale.

5 CONCLUSIONS

We concluded that mixed flocks co-occurrence patterns present an assembly structure. Although the increment in negative co-occurrences during the period of shortage of food suggest that interspecific competition is a possible explanation for co-occurrence patterns, we found that niche overlap provides only a weak explanation for these patterns. Besides that, we found that co-occurrence patterns in mixed flocks are conditioned to seasonality, with the presence of assembly structure during the dry season, and an absence during the rainy season. We propose that if competitive pressure in natural communities behave at the same way than co-occurrence patterns in mixed flocks, the co-occurrence of similar species could be explained by temporal variations in resource availability. We suggest that further studies in biomes with less seasonality could be important to determine how far seasonal variations can influence mixed flocks co-occurrence patterns. Besides that, long-term studies assessing the effect of seasonal variation on mixed flocks' patterns would be important for a better understanding how seasonality acts on mixed flocks' patterns. At least, studies that integrates co-occurrence analyses and demographic data are important to understand how participation in the flocks influence population dynamics of the members, and therefore how participating in mixed flocks influence can influence the dynamics of local communities.

6 ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful for all the help provided by ECOFRAG and LEEC staff in the Universidade Federal de Alfenas. We are also grateful to Pib-Pós for funding.

REFERENCES

- ABZHANOV, A., KUO, W. P., HARTMANN, C., GRANT, B. R., GRANT, P. R., & TABIN, C. J. (2006). The calmodulin pathway and evolution of elongated beak morphology in Darwin's finches. **Nature**, 442(7102), 563-567.
doi:10.1038/nature04843
- ADLER, P. B., HILLERISLAMBERS, J., & LEVINE, J. M. (2007). A niche for neutrality. **Ecology Letters**, 10(2), 95-104. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00996.x
- ADLER, P., & DRAKE, J. (2008). Environmental variation, stochastic extinction, and competitive coexistence. **The American Naturalist**, 172(5), E186-E195.
doi:10.1086/591678
- ALATALO, R. V., GUSTAFSSON, L., & LUNDBERG, A. (1986). Interspecific competition and niche changes in Tits (*Parus* spp.): evaluation of nonexperimental data. **The American Naturalist**, 127(6), 819-834. doi:10.1086/284527
- ARMSTRONG, R. A., & MCGEHEE, R. (1976). Coexistence of species competing for shared resources. *Theoretical Population Biology*, 9(3), 317-328. doi:10.1016/0040-5809(76)90051-4
- BEAUCHAMP, G. (2005). Does group foraging promote efficient exploitation of resources? **Oikos**, 111(2), 403-407. doi:10.1111/j.0030-1299.2005.14136.x
- BECKER LA. Effect size [online]. Available from URL Becker LA. Effect size [online]. Available from URL: <http://web.uccs.edu/lbecker/Psy590/es.htm> [Accessed 2019 March 9]
- BELL, H. L. (1980). Composition and seasonality of mixed-species feeding flocks of insectivorous birds in the Australian capital territory. *Emu - Austral Ornithology*, 80(4), 227-232. doi:10.1071/mu9800227
- BIBBY, C. J. (2000). *Bird census techniques*. Amsterdam, Netherlands: Elsevier.

Brandl, R., Kristin, A., & Leisler, B. (1994). Dietary niche breadth in a local community of passerine birds: an analysis using phylogenetic contrasts. **Oecologia**, 98(1), 109-116. doi:10.1007/bf00326096

CASE, T. J. (1983). Niche overlap and the assembly of island lizard communities. **Oikos**, 41(3), 427. doi:10.2307/3544102

CHASE, J. M., & LEIBOLD, M. A. (2003). *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. Chicago, IL: University of Chicago Press.

CHESSON, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 31(1), 343-366. doi:10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343

CHESSON, P., GEBAUER, R. L., SCHWINNING, S., HUNTLY, N., WIEGAND, K., ERNEST, M. S., ... WELTZIN, J. F. (2004). Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. **Oecologia**, 141(2), 236-253. doi:10.1007/s00442-004-1551-1

CODY, M. L. (1999). Assembly rules at different scales in plant and bird communities. in *Ecological Assembly Rules*, 165-205. doi:10.1017/cbo9780511542237.007

CODY, M. L., & DIAMOND, J. M. (1975). *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

COLORADO, G. J., & RODEWALD, A. D. (2014). Assembly patterns of mixed-species avian flocks in the Andes. **Journal of Animal Ecology**, 84(2), 386-395. doi:10.1111/1365-2656.12300

CONNOR, E. F., COLLINS, M. D., & SIMBERLOFF, D. (2013). The checkered history of checkerboard distributions. **Ecology**, 94(11), 2403-2414. doi:10.1890/12-1471.1

CONNOR, E. F., & SIMBERLOFF, D. (1979). The Assembly of Species Communities: Chance or Competition? **Ecology**, 60(6), 1132. doi:10.2307/1936961

CONNOR, E. F., & SIMBERLOFF, D. (1984). 18. Neutral Models of Species' Co-occurrence Patterns. **Ecological Communities**, 316-331.

doi:10.1515/9781400857081.316

DAVIS, D. E. (1946). A seasonal analysis of mixed flocks of birds in Brazil. **Ecology**, 27(2), 168-181. doi:10.2307/1932511

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

doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00791.x

DE LEÓN, L. F., PODOS, J., GARDEZI, T., HERREL, A., & HENDRY, A. P. (2014). Darwin's finches and their diet niches: the sympatric coexistence of imperfect generalists. **Journal of Evolutionary Biology**, 27(6), 1093-1104.

doi:10.1111/jeb.12383

DEVELEY, P. F., & PERES, C. A. (2000). Resource seasonality and the structure of mixed species bird flocks in a coastal Atlantic forest of southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 16(1), 33-53. doi:10.1017/s0266467400001255

DHONDT, A. A. (2012). Interspecific competition in birds. New York, NY: Oxford University Press.

DHONDT, A. A., & EYCKERMAN, R. (1980). Competition between the great tit and the blue tit outside the breeding season in field experiments. **Ecology**, 61(6), 1291-1296. doi:10.2307/1939036

DIAMOND, J. M. (1973). Distributional Ecology of New Guinea Birds: Recent ecological and biogeographical theories can be tested on the bird communities of New Guinea. **Science**, 179(4075), 759-769. doi:10.1126/science.179.4075.759

DIAMOND, J. M. (1981). Mixed-species foraging groups. **Nature**, 292(5822), 408-409. doi:10.1038/292408a0

DIAMOND, J. M., & GILPIN, M. E. (1982). Examination of the null model of Connor and Simberloff for species co-occurrences on Islands. **Oecologia**, 52(1), 64-74.

doi:10.1007/bf00349013

DIAMOND, J., PIMM, S. L., & SANDERSON, J. G. (2015). The checkered history of checkerboard distributions: comment. **Ecology**, 96(12), 3386-3388. doi:10.1890/14-1848.1

DRAKE, J. A. (1990). Communities as assembled structures: Do rules govern pattern? **Trends in Ecology & Evolution**, 5(5), 159-164. doi:10.1016/0169-5347(90)90223-z

ELTON, C., & NICHOLSON, M. (1942). The ten-year cycle in numbers of the lynx in Canada. **The Journal of Animal Ecology**, 11(2), 215. doi:10.2307/1358

FARINE, D. R., APLIN, L. M., GARROWAY, C. J., MANN, R. P., & SHELDON, B. C. (2014). Collective decision making and social interaction rules in mixed-species flocks of songbirds. **Animal Behaviour**, 95, 173-182.

doi:10.1016/j.anbehav.2014.07.008

FOX, B. J., & BROWN, J. H. (1993). Assembly rules for functional groups in north american desert rodent communities. **Oikos**, 67(2), 358. doi:10.2307/3545483

FRITZ, C. O., MORRIS, P. E., & RICHLER, J. J. (2012). Effect size estimates: Current use, calculations, and interpretation. *Journal of Experimental Psychology: General*, 141(1), 2-18. doi:10.1037/a0024338

GOODALE, E., & KOTAGAMA, S. W. (2005). Testing the roles of species in mixed-species bird flocks of a Sri Lankan rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, 21(6), 669-676. doi:10.1017/s0266467405002609

GOTELLI, N. J. (1999). How Do Communities Come Together? **Science**, 286(5445), 1684a-1685. doi:10.1126/science.286.5445.1684a

GOTELLI, N. J. (2000). Null model analysis of species co-occurrence patterns. **Ecology**, 81(9), 2606. doi:10.2307/177478

GOTELLI, N. J., & MCCABE, D. J. (2002). Species Co-Occurrence: A Meta-Analysis of J. M. Diamond's Assembly Rules Model. **Ecology**, 83(8), 2091. doi:10.2307/3072040

GOTELLI, N. J., & MCCABE, D. J. (2002). Species co-occurrence: A meta-Analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. **Ecology**, 83(8), 2091. doi:10.2307/3072040

GRANT, B. R., & GRANT, P. R. (1996). High Survival of Darwin's Finch Hybrids: Effects of Beak Morphology and Diets. **Ecology**, 77(2), 500-509. doi:10.2307/2265625

GRAVEL, D., CANHAM, C. D., BEAUDET, M., & MESSIER, C. (2006). Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. **Ecology Letters**, 9(4), 399-409. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00884.x

GRAVES, G. R., & GOTELLI, N. J. (1993). Assembly of avian mixed-species flocks in Amazonia. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 90(4), 1388-1391. doi:10.1073/pnas.90.4.1388

GROSCH, K. (2003). Hybridization between two insectivorous bird species and the effect on prey-handling efficiency. **Evolutionary Ecology**, 17(1), 1-17. doi:10.1023/a:1022451219527

GÓMEZ, J. P., BRAVO, G. A., BRUMFIELD, R. T., TELLO, J. G., & CADENA, C. D. (2010). A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat filtering in community assembly of Neotropical forest birds. **Journal of Animal Ecology**, 79(6), 1181-1192. doi:10.1111/j.1365-2656.2010.01725.x

HARRISON, N. M., & WHITEHOUSE, M. J. (2011). Mixed-species flocks: an

example of niche construction? **Animal Behaviour**, 81(4), 675-682.

doi:10.1016/j.anbehav.2011.01.013

HASTINGS, A. (1987). Can Competition Be Detected Using Species Co-Occurrence Data? **Ecology**, 68(1), 117-123. doi:10.2307/1938811

HILLERISLAMBERS, J., ADLER, P., HARPOLE, W., LEVINE, J., & MAYFIELD, M. (2012). Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 43(1), 227-248.

doi:10.1146/annurev-ecolsys-110411-160411

HSIEH, F., & CHEN, C. (2011). Does niche-overlap facilitate mixed-species flocking in birds? **Journal of Ornithology**, 152(4), 955-963. doi:10.1007/s10336-011-0678-1

HUBBELL, S. P. (2011). The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography (MPB-32). Princeton, NJ: Princeton University Press.

HUTCHINSON, G. E. (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? **The American Naturalist**, 93(870), 145-159. doi:10.1086/282070

HUTTO, R. L. (1988). Foraging behavior patterns suggest a possible cost associated with participation in mixed-species bird flocks. **Oikos**, 51(1), 79. doi:10.2307/3565809

INMEET. (2020). Balanço hídrico climatológico mensal. Retrieved June 14, 2020, from <https://sisdagro.inmet.gov.br/sisdagro/app/climatologia/bhclimatologicomensal/index>

JAYARATHNA,, E., KOTAGAMA, A., & GOODALE, S. W. (2013). The seasonality of mixed-species flocking in a Sri Lankan rainforest, in relation to the breeding of the nuclear species, the Orange-billed Babbler *Turdoides rufescens*. *Forktail* , 29, 138-139.

KEDDY, P. A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science**, 3(2), 157-164.

doi:10.2307/3235676

KREBS, J. R. (1973). Social learning and the significance of mixed-species flocks of chickadees (*Parus* spp.). **Canadian Journal of Zoology**, 51(12), 1275-1288.

doi:10.1139/z73-181

KUBO, T., & IWASA, Y. (1996). Phenological pattern of tree regeneration in a model for forest species diversity. **Theoretical Population Biology**, 49(1), 90-117.

doi:10.1006/tpbi.1996.0004

LACHENBRUCH, P. A., & COHEN, J. (1988). Statistical power analysis for the behavioral sciences (2nd ed.). **Journal of the American Statistical Association**, 84(408), 1096. doi:10.2307/2290095

LACK, D. (1945). The **ecology** of closely related species with special reference to cormorant (*Phalacrocorax carbo*) and shag (*P. aristotelis*). **The Journal of Animal Ecology**, 14(1), 12. doi:10.2307/1395

LACK, D. (1953). Darwin's Finches. **Scientific American**, 188(4), 66-72.

doi:10.1038/scientificamerican0453-66

LACK, D. (1964). A long-term study of the great tit (*Parus major*). **The Journal of Animal Ecology**, 33, 159. doi:10.2307/2437

LEDERER, R. J. (1975). Bill size, food size, and jaw Forces of insectivorous birds. , 92(2), 385-387. doi:10.2307/4084573

LEIBOLD, M. A., & MCPEEK, M. A. (2006). Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. **Ecology**, 87(6), 1399-1410. doi:10.1890/0012-9658(2006)87[1399:cotnan]2.0.co;2

LOREAU, M. (1992). Time scale of resource dynamics and coexistence through time partitioning. **Theoretical Population Biology**, 41(3), 401-412. doi:10.1016/0040-5809(92)90037-t

MAPBIOMAS. (2019). MapBiomas Brasil. Retrieved March 19, 2019, from <https://plataforma.mapbiomas.org/map#transitions>

MAGURA, T., & LÖVEI, G. L. (2017). Environmental filtering is the main assembly rule of ground beetles in the forest and its edge but not in the adjacent grassland. *Insect Science*, 26(1), 154-163. doi:10.1111/1744-7917.12504

MALDONADO-COELHO, M., & MARINI, M. Â. (2004). Mixed-species bird flocks from Brazilian Atlantic Forest: the effects of forest fragmentation and seasonality on their size, richness and stability. *Biological Conservation*, 116(1), 19-26. doi:10.1016/s0006-3207(03)00169-1

MARTIN, C. A., BOLDUC, P., RAINVILLE, V., RHEAULT, G., DESROCHERS, L., GIACOMAZZO, M., ... PROULX, R. (2018). Importance of the study context in community assembly processes: a quantitative synthesis of forest bird communities. *Ecosphere*, 9(3). doi:10.1002/ecs2.2142

MARTÍNEZ, A. E., PARRA, E., MUELLERKLEIN, O., & VREDENBURG, V. T. (2018). Fear-based niche shifts in neotropical birds. *Ecology*, 99(6), 1338-1346. doi:10.1002/ecy.2217

MILLER, A., & CHESSON, P. (2009). Coexistence in disturbance - prone communities: how a resistance - resilience trade - off generates coexistence via the storage effect. *The American Naturalist*, 173(2), E30-E43. doi:10.1086/595750

MÖNKKÖNEN, M., FORSMAN, J. T., HELLE, P., & MONKKONEN, M. (1996). Mixed-species foraging aggregations and heterospecific attraction in boreal bird communities. *Oikos*, 77(1), 127. doi:10.2307/3545592

MORSE, D. H. (1970). Ecological aspects of Some mixed-species foraging flocks of birds. *Ecological Monographs*, 40(1), 119-168. doi:10.2307/1942443

MORSE, D. H. (1977). Feeding behavior and predator avoidance in heterospecific groups. **BioScience**, 27(5), 332-339. doi:10.2307/1297632

OGASAWARA, K. (1975). Analysis of mixed flocks of tits in the Botanical Garden of Tohoku University, Sendai. **Journal of the Yamashina Institute for Ornithology**, 7(6), 637-651. doi:10.3312/jyio1952.7.6_637

PIANKA, E. R. (1992). The state of art in community ecology. *Herpetology: Current Research on the Biology of Amphibians and Reptiles*, 141 - 162.

POWELL, G. V. (1985). Sociobiology and adaptive significance of interspecific foraging flocks in the neotropics. **Ornithological Monographs**, (36), 713-732. doi:10.2307/40168313

RICKLEFS, R. E. (1966). The temporal component of diversity among species of birds. *Evolution*, 20(2), 235. doi:10.2307/2406576

RICKLEFS, R. E. (2006). Evolutionary diversification and the origin of the diversity-environment relationship. **Ecology**, 87(sp7), S3-S13. doi:10.1890/0012-9658(2006)87[3:edatoo]2.0.co;2

RODRIGUES, R. C., HASUI, É., ASSIS, J. C., PENA, J. C. C., MUYLEAERT, R. L., TONETTI, V. R., ... RIBEIRO, M. C. (2019). ATLANTIC BIRD TRAITS: a data set of bird morphological traits from the Atlantic forests of South America. **Ecology**. <https://doi.org/10.1002/ecy.2647>

ROSNOW, R. L., & ROSENTHAL, R. (1996). Computing contrasts, effect sizes, and counternulls on other people's published data: General procedures for research consumers. **Psychological Methods**, 1(4), 331-340. doi:10.1037//1082-989x.1.4.331

ROTHSTEIN, S. I. (1973). Relative variation of avian morphological features: relation to the niche. **The American Naturalist**, 107(958), 796-799. doi:10.1086/282879

SCHLUTER, D., & GRANT, P. R. (1984). Ecological correlates of morphological evolution in a Darwin's finch, *Geospiza difficilis*. **Evolution**, 38(4), 856.

doi:10.2307/2408396

SCHOENER, T. W. (1965). The Evolution of Bill Size Differences Among Sympatric Congeneric Species of Birds. *Evolution*, 19(2), 189. doi:10.2307/2406374

SIEPIELSKI, A., & MCPEEK, M. (2010). On the evidence for species coexistence: A critique of the coexistence programme. **Ecology**, 100415162859029.

doi:10.1890/10-0154

SIMBERLOFF, D. (1984). 14. Properties of Coexisting Bird Species in Two Archipelagoes. **Ecological Communities**, 234-253.

doi:10.1515/9781400857081.234

SOONS, J., GENBRUGGE, A., PODOS, J., ADRIAENS, D., AERTS, P., DIRCKX, J., & HERREI, A. (2015). Is Beak Morphology in Darwin's Finches Tuned to Loading Demands? *PLOS ONE*, 10(6), e0129479. doi:10.1371/journal.pone.0129479

SOONS, J., HERREL, A., GENBRUGGE, A., AERTS, P., PODOS, J., ADRIAENS, D., ... DIRCKX, J. (2010). Mechanical stress, fracture risk and beak evolution in Darwin's ground finches (*Geospiza*). *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1543), 1093-1098. doi:10.1098/rstb.2009.0280

SRIDHAR, H., BEAUCHAMP, G., & SHANKER, K. (2009). Why do birds participate in mixed-species foraging flocks? A large-scale synthesis. **Animal Behaviour**, 78(2), 337-347. doi:10.1016/j.anbehav.2009.05.008

SRIDHAR, H., SRINIVASAN, U., ASKINS, R. A., CANALES-DELGADILLO, J. C., CHEN, C., EWERT, D. N., ... SHANKER, K. (2012). Positive relationships between association strength and phenotypic similarity characterize the assembly of mixed-species bird flocks worldwide. **The American Naturalist**, 180(6), 777-790.

doi:10.1086/668012

- STONE, L., & ROBERTS, A. (1990). The checkerboard score and species distributions. **Oecologia**, 85(1), 74-79. doi:10.1007/bf00317345
- TEMPERTON, V. M., HOBBS, R. J., NUTTLE, T., & HALLE, S. (2004). Assembly rules and restoration **ecology**: bridging the gap between theory and practice. Washington, DC: Island Press.
- TERBORGH, J. (1990). Mixed flocks and polyspecific associations: Costs and benefits of mixed groups to birds and monkeys. **American Journal of Primatology**, 21(2), 87-100. doi:10.1002/ajp.1350210203
- THIOLLAY, J. (1999). Frequency of mixed species flocking in tropical forest birds and correlates of predation risk: an intertropical comparison. *Journal of Avian Biology*, 30(3), 282. doi:10.2307/3677354
- VEECH, J. A. (2012). A probabilistic model for analysing species co-occurrence. *Global Ecology and Biogeography*, 22(2), 252-260. doi:10.1111/j.1466-8238.2012.00789.x
- VELLEND, M. (2010). Conceptual Synthesis in Community Ecology. **The Quarterly Review of Biology**, 85(2), 183-206. doi:10.1086/652373
- VELLEND, M. (2012). The Community Concept. **Ecology**. doi:10.1093/obo/9780199830060-0011
- WARNER, R. R., & CHESSON, P. L. (1985). Coexistence mediated by recruitment fluctuations: a field guide to the storage effect. **The American Naturalist**, 125(6), 769-787. doi:10.1086/284379
- WEIHER, E., & KEDDY, P. (1999). Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats. Cambridge, England: Cambridge University Press.
- WILMAN, H., BELMAKER, J., SIMPSON, J., DE LA ROSA, C., RIVADENEIRA, M. M., & JETZ, W. (2014). EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world's

birds and mammals. **Ecology**, 95(7), 2027-2027. doi:10.1890/13-1917.1

WOODWARD, F. I., & DIAMENT, A. D. (1991). Functional approaches to predicting the ecological effects of global change. **Functional Ecology**, 5(2), 202. doi:10.2307/2389258

YODZIS, P. (1981). The structure of assembled communities. **Journal of Theoretical Biology**, 92(2), 103-117. doi:10.1016/0022-5193(81)90386-6

ANEX

FIGURES

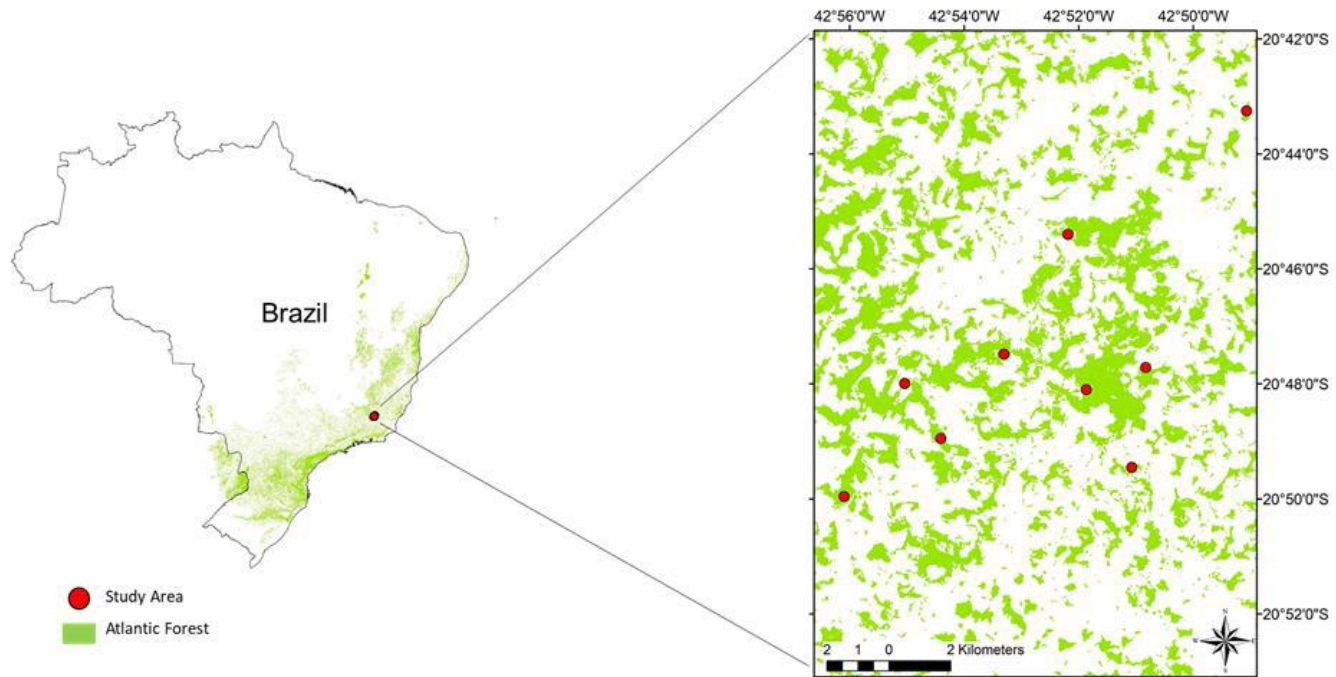


Figure 1. Map of the area where mixed flocks composition data were sampled. The green patch are the Atlantic forest remnants, and the red spot mark the fragments where the study were conducte

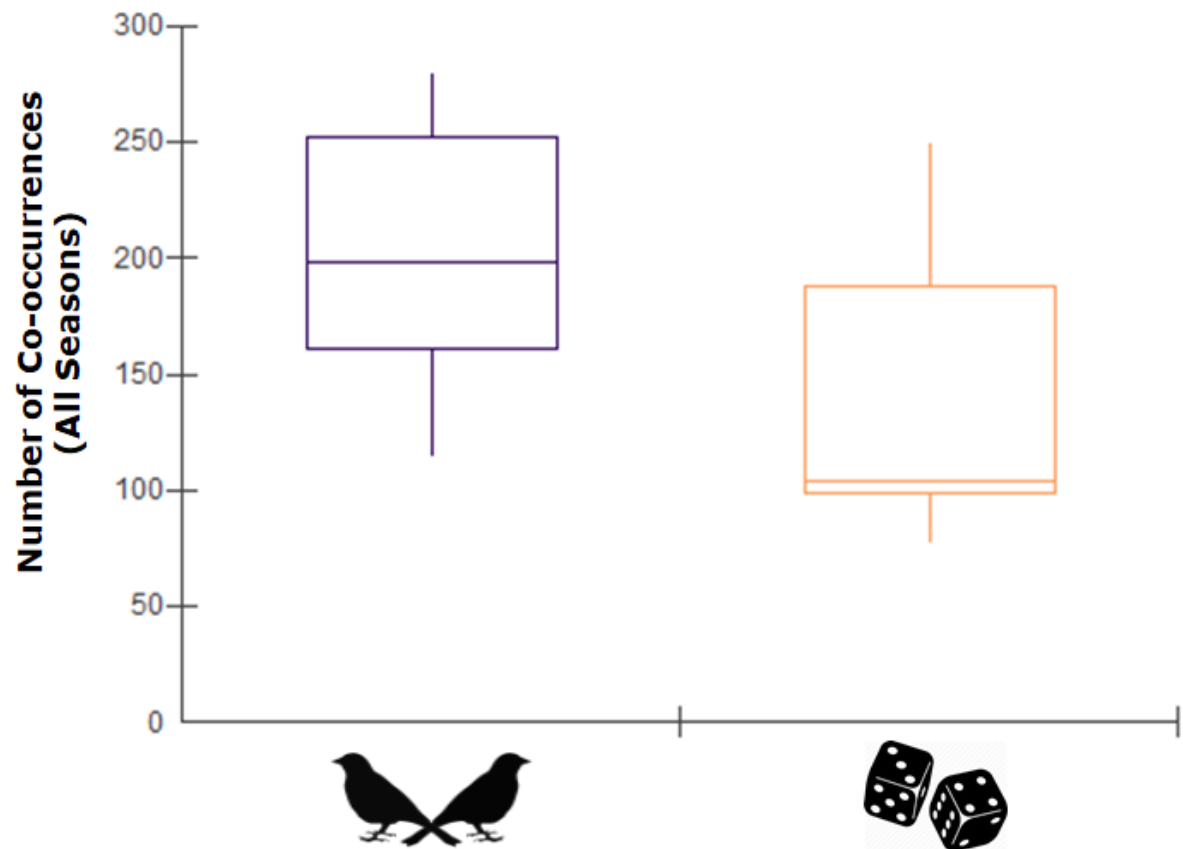


Figure 2. Boxplot graph showing the median difference between negative and random co-occurrences (wilcoxon test $p = 0.019$) considering both dry and rainy season. The two birds turning their back to each other represents the negative co-occurrences, and the two dices represent the random co-occurrences.

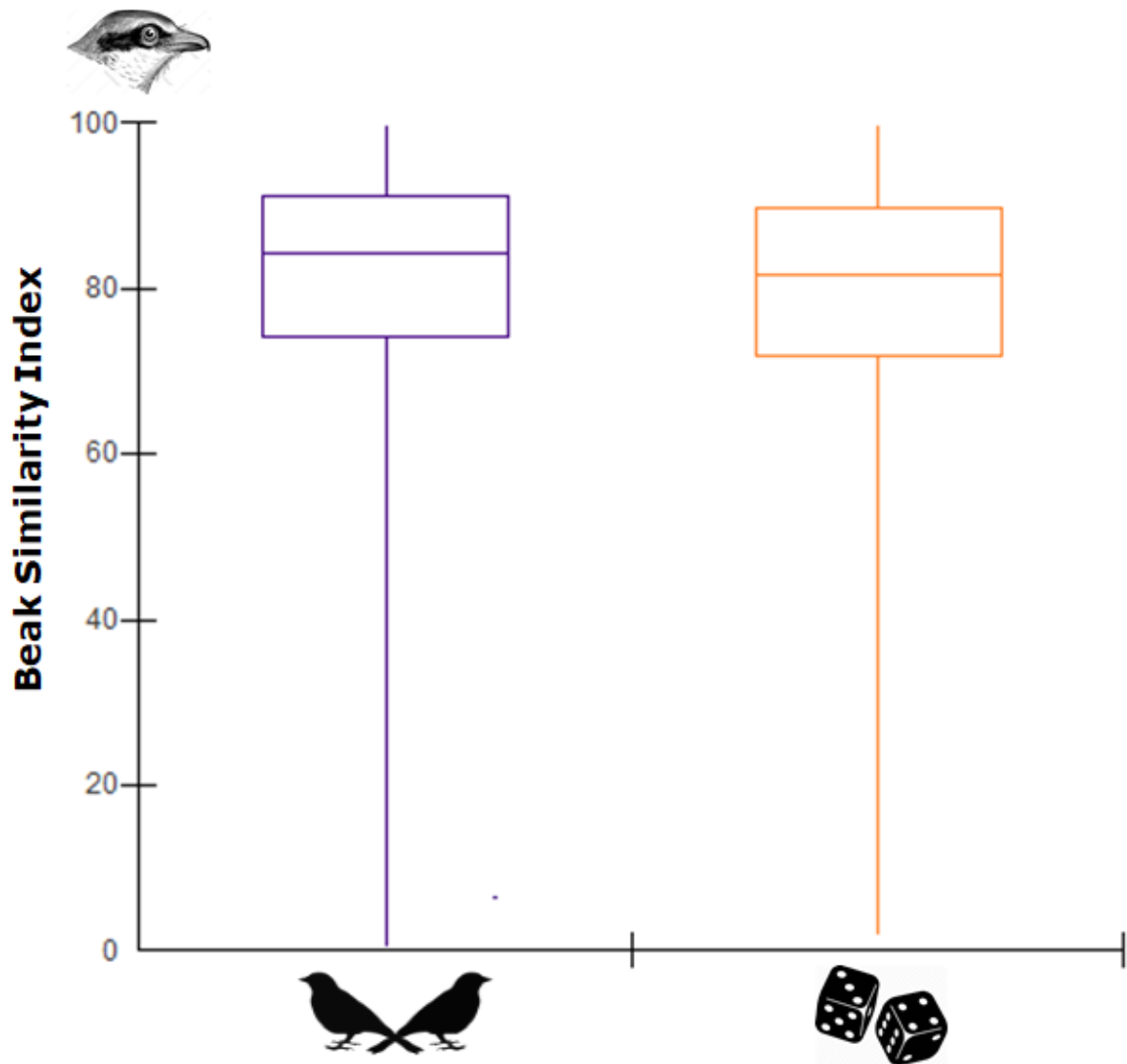


Figure 4. Boxplot graph showing the median difference between negative and random co-occurrences separated by seasons. The weeping cloud represents the co-occurrences in the rainy season, while the sun represents the co-occurrences in the dry season.

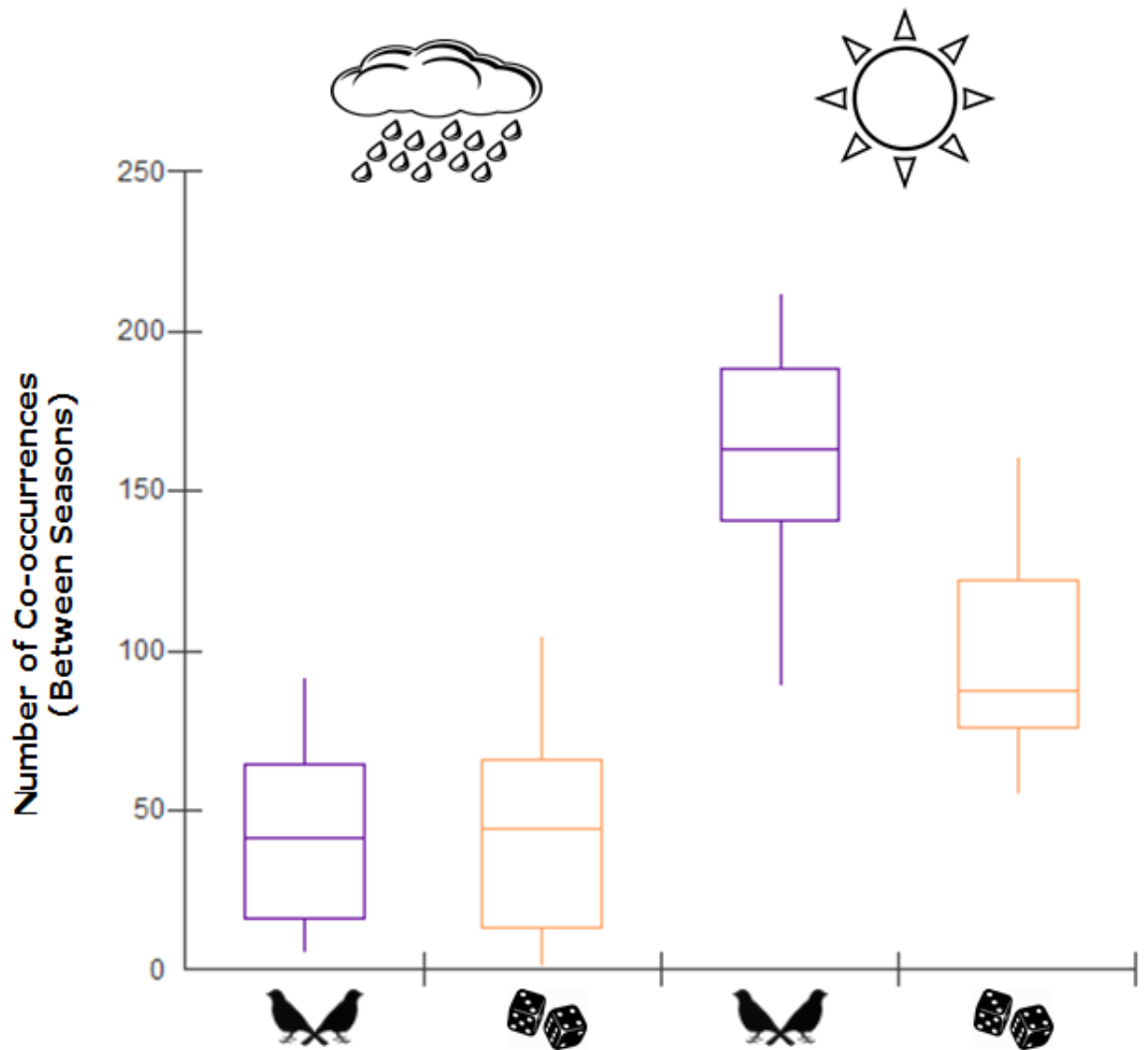


Figure 4. Boxplot graph showing the median difference between negative and random co-occurrences separated by seasons. The weeping cloud represents the co-occurrences in the rainy season, while the sun represents the co-occurrences in the dry season.