



Universidade Federal do Rio Grande - FURG
Instituto de Ciências Biológicas
Pós-graduação em Biologia de Ambientes
Aquáticos Continentais



Partição de recursos alimentares e nicho isotópico de três espécies de sabiás em matas paludosas no sul do Brasil

Camila Ferreira Bosenbecker

Orientador: Leandro Bugoni

Rio Grande
2018



Universidade Federal do Rio Grande - FURG
Instituto de Ciências Biológicas
Pós-graduação em Biologia de Ambientes
Aquáticos Continentais



Partição de recursos alimentares e nicho isotópico de três espécies de sabiás em matas paludosas no sul do Brasil

Aluno: Camila Ferreira Bosenbecker

Orientador: Leandro Bugoni

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

Rio Grande
2018

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer a todos os amigos e familiares que me apoiaram e contribuíram de alguma maneira para a realização da minha dissertação.

Meus colegas de laboratório que sempre estiveram dispostos a irem para campo e ficar dias coletando. Além de auxiliarem na preparação das amostras, tanto na identificação, quanto na interpretação dos resultados.

À todos os meus amigos que me apoiaram e ajudaram a enfrentar diversas dificuldades na execução do trabalho, em especial meus colegas do BAC Karina, Elisa e Cássia.

Aos profissionais que me ajudaram a realizar as identificações das amostras de fezes, técnica Daiane Carrasco com as amostras de insetos e a Prof^a Sônia na identificação dos frutos.

À toda a equipe do Taim, pois além de cederem o espaço do alojamento sempre estiveram a disposição para ajudar a resolver qualquer problema que pudesse ocorrer nas coletas.

Aos membros da banca, o Prof^o Dr. Marco Aurélio Pizo Ferreira pela disponibilidade em avaliar minha dissertação e pelas considerações ao meu trabalho, à Prof^a Dra. Fabiana Schneck pelas considerações ao meu trabalho e também como coordenadora do PPG, estando sempre disposta a resolver eventuais problemas, auxiliando tanto na parte profissional como na parte pessoal, sendo uma ótima coordenadora. À capes pela concessão da bolsa, ao PPG e a FURG por deixarem eu realizar minha pesquisa na universidade e disponibilizarem o PROAP para auxílio financeiro aos estudantes.

E por último, mas não menos importante, gostaria de agradecer ao meu orientador Leandro Bugoni por permitir que eu executasse o trabalho, me apoiando em grande parte das ideias, e me dando alguns puxões de orelha quando necessário.

Obrigada a todos!

RESUMO

O nicho ecológico é definido como a amplitude das diversas condições e recursos necessários para a persistência de uma espécie. Dentre as várias dimensões de nicho, o nicho trófico é uma das mais comuns medidas de nicho, por representar um aspecto essencial para a sobrevivência das espécies. A utilização de diversas técnicas para análise de dieta pode fornecer melhor compreensão dos mecanismos de coexistência. Os sabiás (*Turdus* spp.) são espécies cosmopolitas, muitas vezes simpátricas, com dietas parecidas, e que possuem um importante papel na manutenção da biodiversidade de matas paludosas, através da dispersão de sementes dentro e entre fragmentos florestais. Neste contexto, o objetivo deste estudo foi avaliar os mecanismos de coexistência e partição de recursos alimentares de três espécies de sabiás. Foram utilizadas três metodologias para a análise de composição da dieta: análise de fezes, de isótopos estáveis, e análise de redes de interação a partir dos dados de dieta e isótopos. Foi demonstrado que existe partição de recurso entre os sabiás e corroborou-se a hipótese de que há diversos graus de sobreposição de nicho entre as três espécies. Os sabiás estudados tiveram um comportamento predominantemente frugívoro. A partir da análise das redes de interação pode-se observar que os sabiás consomem quase todas as categorias de alimentos, mostrando-se generalistas. Os frutos de plantas C3 foram um dos itens alimentares mais importantes nas redes, pois tiveram fortes ligações com as três espécies de sabiás na análise de redes de interação. A partir do grande consumo de frutos observado nas três análises, pode-se sugerir que os sabiás possuem importante papel na manutenção de áreas fragmentadas, pois são dispersores e a passagem das sementes pelo trato digestório das aves pode facilitar a germinação. Desta forma, devido à capacidade de deslocamento entre manchas florestais e áreas alteradas pelo homem, estas espécies de aves podem contribuir para a recuperação de áreas fragmentadas.

Palavras-chave: Dieta; Ecologia alimentar; Isótopos estáveis; Redes de interações; Sobreposição de nicho; *Turdus*.

ABSTRACT

The ecological niche, defined as the range of conditions and resources necessary for the persistence of a species. Among several niche dimensions, the trophic niche is amongst the most commonly measured dimension, as it represents a key aspect for species survival. The use of different techniques for diet analysis may provide a better understanding of the mechanisms of coexistence among species. Thrushes (*Turdus* spp.) are globally distributed and frequently sympatric species, with similar diets, and with an important role in the maintenance of the biodiversity in restinga forests, through the dispersion of seeds within and between fragments. In this context, the objective of this study was to evaluate the mechanisms of coexistence and partition of food resources of three *Turdus* species. Three methodologies for analysis of diet composition were used: fecal analysis, stable isotopes, and network analysis based on both diet and isotopes. The present study showed that there is resource partition between the three thrush species, which corroborates the hypothesis that there would be a niche overlap between species. The studied thrushes had a predominantly frugivorous diet. From the network analysis it can be observed that thrushes consume almost all food items, characterizing themselves as generalists. C3 fruits were one of the most important items in networks, because they had strong connections, for all three thrush species. Based on the high fruit consumption detected in the three analyzes, thrushes showed to be important seed dispersers, and thus key for the maintenance of fragmented areas, as the passage of seeds through the digestive tract of the birds could facilitate their germination. As such, due to their ability to move between forest patches and human-altered areas, thrushes can contribute to the recovery of fragmented areas.

Key-words: Diet; Feeding ecology; Network analysis; Niche overlap; Stable isotopes; *Turdus*.

APRESENTAÇÃO

Esta dissertação está organizada em três partes principais. A primeira é composta pela introdução geral onde são abordados temas como os aspectos conceituais de nicho, características biológicas dos organismos-modelo pesquisados, utilização de recursos alimentares por sabiás, amplitude e sobreposição de nicho trófico e isotópico, além da importância do papel das aves na dispersão de sementes em matas de restinga. A segunda parte possui um manuscrito (Capítulo 1) composto pelas seções tradicionais de um manuscrito, intitulado “Niches for thrushes: comparative dietary, isotopic and network approaches for sympatric *Turdus* species”, e formatado de acordo com as instruções aos autores indicadas, e exemplos de artigos recentes, do periódico *Oikos*. A terceira parte é composta pelas considerações finais da dissertação e as perspectivas futuras do trabalho.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	viii
LISTA DE TABELAS	ix
INTRODUÇÃO GERAL	10
Objetivo geral.....	24
Objetivos específicos.....	24
Referências	25
CAPÍTULO 1	32
Abstract	34
Introduction	35
Material and methods	38
Study area.....	38
Diet and blood sampling and analysis.....	39
Data analysis	41
Results	43
Discussion	46
References	51
CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPECTIVAS	70

LISTA DE FIGURAS

Introdução geral

Fig. 1. Modelos de estrutura de interações entre consumidores e itens alimentares. Rede de interação modular (A) e rede de interação aninhada (B).

Fig. 2. Indivíduos das espécies *Turdus rufiventris* (sabiá-laranjeira) (A) *T. amaurochalinus* (sabiá-poca) (B) e *T. albicollis* (sabiá-de-coleira) (C) no município de Santa Vitória do Palmar, Rio Grande do Sul. Fotos: Fernando Faria, Jeferson Vizentin-Bugoni e Camila Bosenbecker.

Fig. 3. Área de estudo (ponto vermelho) na Estação Ecológica do Taim (delimitações da ESEC), localizada na planície costeira do Rio Grande do Sul, sul do Brasil.

CAPÍTULO 1. Niches for thrushes: comparative dietary, isotopic and network approach for sympatric *Turdus* species.

Fig. 1 Map of the study area (red point) at the Taim Ecological Reserve (delimitation ESEC), located in the coastal plain of Rio Grande do Sul, southern Brazil.

Fig. 2 Frequency of occurrence (%) of plants and arthropods in feces of three species of *Turdus* spp.

Fig. 3 Values of $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ (‰) of potential food items (full symbols) and isotopic values in the blood of *Turdus* spp. sampled at the Taim Ecological Reserve (empty symbols). Source values are corrected with a source-consumer discrimination factor of 2.6‰ for $\delta^{15}\text{N}$ and 2.2‰ for $\delta^{13}\text{C}$.

Fig. 4 Isotopic niche of three *Turdus* species in the delta space (δ), based on areas of standard corrected ellipse (SEAc).

Fig. 5 Contribution of different food sources to the stable isotope values in the whole blood of *Turdus* at the Taim Ecological Reserve in southern Brazil, modelled by Bayesian stable isotope mixing models.

Fig. 6 Food-consumer bipartite network for three *Turdus* spp. and their food items in southern Brazil. Links represent the consumption of a resource (right column) by each species (left column).

LISTA DE TABELAS

Table 1 Contributions of potential dietary sources for the whole blood synthesis of three *Turdus* species sampled at the Taim Ecological Reserve in southern Brazil. Credibility Intervals (CI) of 95%.

MATERIAL SUPPLEMENTAR

Table S1 Diet composition of three *Turdus* species at the Taim Ecological Reserve, south Brazil, determined through fecal analysis. n = number of fecal samples collected.

Table S2. Isotopic values of potential food items used in Bayesian isotope mixing models and mean isotopic values in the blood of three species of thrushes (*Turdus* spp.) sampled at the Taim Ecological Reserve in 2016 and 2017.

INTRODUÇÃO GERAL

A construção conceitual de nicho vem sendo realizada há mais de um século, possuindo várias definições. O primeiro a propor o conceito de nicho, atualmente referido como “nicho grineliano”, foi Grinnell (1917, 1924), classificando-o como uma unidade de distribuição das espécies em função das suas limitações, considerando as características espaciais do ambiente. Mais tarde, Elton (1927), no que é hoje conhecido como “nicho eltoniano”, definiu nicho como uma propriedade da comunidade biótica, enfatizando o papel das relações tróficas através de seu alimento e seus inimigos. Sua intenção foi verificar o papel funcional das espécies em teias alimentares, sem levar em conta as condições abióticas.

O conceito moderno mais usual de nicho ecológico foi cunhado por Hutchinson (1957). Baseado na teoria de conjuntos, esta definição refere-se ao nicho como uma amplitude de condições e recursos que agem sobre uma espécie. Assim, Hutchinson (1957) definiu nicho ecológico como um hipervolume n -dimensional, em que n é o número de dimensões que constituem o nicho, formando um espaço multidimensional. Estas dimensões são formadas por fatores (i.e., condições ou recursos) que permitem que as espécies sobrevivam e reproduzam em determinado local, afetando diretamente o crescimento populacional (Hutchinson 1957).

O nicho ecológico pode ser classificado em nicho fundamental e nicho realizado. O nicho fundamental é formado pelos fatores que determinada espécie necessita para persistir em um local quando considerada isoladamente. Já o nicho realizado considera a influência de outras espécies, podendo ocorrer uma sobreposição de nichos, refletindo assim o efeito da competição interespecífica (Hutchinson 1957). MacArthur e Levins (1967) foram os primeiros a desenvolver um índice de sobreposição de nicho, baseado na equação de coexistência de Lotka-Volterra, considerando o limite ecológico de similaridade entre espécies competidoras. Assim, para espécies morfologicamente semelhantes coexistirem elas

necessitam de diferenciações na dimensão de seus nichos para evitar competição interespecífica (Cody 1968). No entanto, se duas espécies sobrepõem seus nichos completamente pode ocorrer uma extinção local. Duas espécies não podem ocupar exatamente o mesmo nicho e com isso uma espécie irá prevalecer e a outra será excluída, seguindo o princípio de exclusão competitiva de Gause (Gause 1934).

Uma maneira de analisar sobreposição é avaliar diferentes parâmetros de nicho, como a distribuição de padrões espaciais (Svendsen et al. 2015), diferentes tipos alimentares (Cherel et al. 2008) ou estratégias de forrageio (Mohd-Azlan et al. 2015). A teoria da sobreposição de nicho pressupõe que as espécies utilizam estratégias diferentes para obtenção de recursos para diminuir a sobreposição de nicho. As espécies são capazes de partilhar seus recursos explorando-os de diferentes maneiras (e.g., recursos distintos, diferentes tamanhos de presas ou modos de forrageio) (Schoener 1974). Além disso, a diminuição da sobreposição pode manifestar-se através de diferenças morfológicas para a obtenção de diferentes recursos.

O modo com que as espécies procuram e capturam o seu alimento no ambiente é denominada dinâmica de forrageamento. Um exemplo de diferenciação das dimensões de nicho é através desta dinâmica (Ulfstrand 1977). Em grupos com alta plasticidade ecológica e grande diversidade de formas, como as aves, a busca e captura de presas é diversificada, sendo diretamente relacionada com o formato de seus bicos. Um dos exemplos mais famosos que ilustram esta situação são os tentilhões estudados por Charles Darwin. No arquipélago de Galápagos, cada tentilhão possui um tipo de bico especializado no seu tipo de alimentação. Os tentilhões-dos-cactos (*Geospiza scandens*), por exemplo, possuem bicos finos e longos, alimentando-se de flores de polpa dos cactos. Já os tentilhões-do-solo-dos-galápagos (*Geospiza magnirostris*) possuem bicos robustos e ciscam no chão à procura de sementes grandes (Grant e Grant 2002). A variação no tamanho do bico relacionado com o tipo de alimento pode ser observada em diversas aves como as da família Turdidae (sabiás), que são

espécies generalistas e possuem bicos menos robustos para se alimentar de frutos e também capturar pequenos insetos (Sick 1997).

O nicho trófico é uma das dimensões de nicho mais estudadas, e pode ser calculado avaliando os recursos consumidos pelas espécies, que quando compartilhados podem afetar a amplitude e a sobreposição de nicho (Colwell e Futuyma 1971). A amplitude de nicho trófico é determinada pela diversidade de recursos consumida por uma espécie e, quando há uma grande quantidade de recursos partilhados, o índice de sobreposição de nicho aumenta (Colwell e Futuyma 1971). O nicho pode ser medido através do índice de amplitude de Levins (1968), que avalia a variação na utilização dos recursos através da proporção de itens alimentares na dieta de uma espécie.

O nicho trófico, para aves, usualmente vem sendo estudado através da análise de dieta, usando abordagens com técnicas de amostragem diretas, como a análise de fezes (Gasperin e Pizo 2009), observação de forrageio (Terborgh e Diamond 1970), análise de regurgitados espontâneos (Mallet-Rodrigues 2010), análise de pellets (Silva-Costa e Bugoni 2013) ou de conteúdos gastrointestinais de aves mortas (Foster 1987, Mallet-Rodrigues 2010). Estas são técnicas em geral com baixo custo e de fácil obtenção de grande número de amostras, além de permitirem a identificação dos itens alimentares em nível específico e, frequentemente, estimativa do tamanho das presas. Porém, estas metodologias apresentam limitações, como representar apenas a dieta recente dos animais, e não representar adequadamente informações sobre os alimentos de fácil digestão, limitando assim as informações da composição da dieta (Ralph et al. 1985).

Diante das limitações relacionadas ao uso de técnicas diretas para análises de dieta, estudos ecológicos envolvendo relações tróficas passaram a utilizar metodologias complementares, como a técnica de análise de isótopos estáveis (IE) em tecidos biológicos. Os isótopos são átomos de um mesmo elemento com diferente massa atômica devido ao

diferente número de nêutrons (Fry 2006). Os isótopos pesados vibram lentamente em comparação com os leves, contendo menor energia e menor reatividade. Assim, os isótopos pesados são incorporados preferencialmente nos tecidos, pois formam reações mais estáveis e fortes, enquanto que os isótopos leves tendem a reagir nas reações metabólicas, como na respiração (no caso dos isótopos de carbono e oxigênio), ou na excreção, no caso do nitrogênio (Peterson e Fry 1987). Os elementos mais estudados em ecologia são os IE de carbono (C) e de nitrogênio (N). O carbono indica o fluxo de matéria no ambiente através das proporções de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, expresso como $\delta^{13}\text{C}$, enquanto o nitrogênio é utilizado para representar as relações tróficas com proporções de $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, expresso como $\delta^{15}\text{N}$ (Fry 2006). Desta forma, os valores de IE são obtidos através da razão entre a massa do isótopo pesado e a do leve, em comparação com um padrão (Peterson e Fry 1987). O padrão utilizado para a comparação com o N é o ar atmosférico e o padrão de C corresponde ao belemnito Viena Pee Dee (VPDB). A razão isotópica dos elementos é expressa em notação delta (δ), representadas em partes por mil (‰), por meio da equação (1) de Bond e Hobson (2012):

$$\delta^{13}\text{C} \text{ or } \delta^{15}\text{N} (\text{‰}) = [(R_{\text{amostra}}/R_{\text{padrão}}) - 1] \quad (\text{eq. 1})$$

Através da análise dos IEs pode-se obter informações da dieta do consumidor de acordo com a atividade metabólica do tecido conforme sua taxa de renovação, avaliando os itens assimilados em diferentes escalas de tempo (Peterson e Fry 1987). Desta forma, tecidos com alta taxa de renovação, como as células e o plasma do sangue, refletem a dieta recente da espécie, enquanto tecidos com renovação lenta como os ossos, refletem um período bastante anterior; ou ainda os tecidos inertes, como as penas e pelos, que refletem os valores isotópicos no período de crescimento do tecido, permanecendo inalterados desde sua síntese (Peterson e Fry 1987). Com isso, a análise de diferentes tecidos representa a dieta integrada de uma

espécie em diferentes escalas de tempo, permitindo assim detectar mudanças sazonais ou interanuais na dieta dos organismos estudados (Boecklen et al. 2011).

A cada nível trófico obtém-se valores mais altos de $\delta^{15}\text{N}$, entre 3 e 5‰ (Peterson e Fry 1987), estimando assim o nível trófico e a posição vertical de cada espécie na cadeia alimentar. Já o carbono pode ser utilizado para indicar o fluxo de matéria no ambiente e movimentos entre habitats (Peterson e Fry 1987), por ter menor variação ao longo da cadeia trófica. Isso é possível porque os valores isotópicos do carbono diferem em relação ao tipo de metabolismo fotossintético dos produtores (Peterson e Fry 1987). Em plantas C3 os valores isotópicos de carbono são baixos (-35‰ a -22‰), representando plantas arbustivas e arbóreas, predominantes em florestas (Peterson e Fry 1987). Já as plantas C4 apresentam valores isotópicos de carbono mais altos (-14‰ a -10‰), e representam as plantas herbáceas predominantes em áreas campestres, em particular as gramíneas (Peterson e Fry 1987). Plantas com via metabólica do tipo CAM apresentam valores isotópicos variáveis e semelhantes a plantas C4 (-14‰ a -10‰), e ocorrem em plantas de ambientes secos (Keeley et al. 1986). Além disso, através desta técnica é possível identificar a origem de contaminação em ambientes poluídos, já que locais que possuem alto aporte de nutrientes provenientes, por exemplo, de descargas de esgotos, possuem diferentes valores isotópicos de nitrogênio (Costanzo et al. 2001). Assim, essa técnica possibilita reconstruir processos ecológicos como padrões de migração, nicho isotópico e fontes de poluição (West et al. 2006).

Questões ecológicas relacionadas ao nicho isotópico vêm sendo abordadas na última década (Boecklen et al. 2011, Mancini e Bugoni 2014, Leal et al. 2017), calculando uma área (δ -espaço), no qual seus eixos são representados por valores isotópicos que fornecem informações sobre o habitat ($\delta^{13}\text{C}$) e sobre os recursos consumidos ($\delta^{15}\text{N}$) (Newsome et al. 2007). Através desta técnica pode-se avaliar a composição da dieta de uma espécie durante o período de síntese do seu tecido, suas relações tróficas dentro da comunidade, eventual

coexistência entre diferentes espécies (Bodey et al. 2014) e, com isso, avaliar a amplitude e sobreposição de nicho isotópico (Hobson 2011, Jackson et al. 2011). Porém, esta técnica é uma aproximação do nicho ecológico, pois os nichos isotópico e ecológico não são diretamente comparáveis devido a limitações metodológicas (e.g., não identificar os itens alimentares em nível específico ou tamanho das presas). Baseado em métricas de amplitude de nicho foi desenvolvido um método Bayesiano para calcular o δ -espaço do nicho isotópico denominado “Stable Isotope Bayesian Ellipses in R - SIBER” (Jackson et al. 2011). Esta técnica permite, a partir da variação dos valores isotópicos, determinar se as espécies são generalistas ou especialistas (Bearhop et al. 2004).

Espécies morfologicamente semelhantes possuem exigências ecológicas similares, porém existe um limite teórico máximo de similaridade e sobreposição de nicho para que elas possam coexistir (MacArthur e Levins 1967). A fim de reduzir a sobreposição de nicho as espécies frequentemente apresentam segregação ao longo de seu nicho espacial (Hinke et al. 2015), temporal (Schoener 1974) ou trófico (Cherel et al. 2008), refletindo diretamente nos valores isotópicos em seus tecidos. A segregação de nicho espacial ocorre a partir do deslocamento horizontal ou vertical (Hinke et al. 2015), por exemplo, fatores ambientais influenciando na distribuição de espécies. Já a segregação por nicho trófico pode ocorrer a partir do consumo de diferentes recursos alimentares (e.g., espécies ou tamanhos distintos) por espécies de consumidores simpátricos (Cherel et al. 2008).

Para avaliar a estrutura das relações tróficas de espécies simpátricas são utilizadas diferentes abordagens, a partir de dados da análise de dieta, análise de IE e redes de interações tróficas. A partir das redes de interações tróficas é possível avaliar as interações entre as espécies simpátricas e a relação com suas fontes alimentares. A estrutura da rede é composta por matrizes bipartidas representadas por vértices, em que de um lado ficam os consumidores e do outro os itens alimentares (Lewinsohn et al. 2006). As ligações entre estes dois grupos

representam o consumo de determinado recurso pela espécie, enquanto a espessura da linha representa a intensidade do consumo. Muitos índices calculados utilizam apenas dados de presença e ausência para a quantificar as redes de interações, podendo apresentar diferentes pesos em suas interações. Nas últimas décadas redes ponderadas vem sendo construídas quantificando as ligação entre consumidores e seus recursos (Vázquez et al. 2007, Almeida-Neto e Ulrich 2011, Dormann e Strauss 2014). Para análises tróficas esta abordagem é mais refinada pois utiliza a força das interações, sendo mais sensível do que apenas a presença e ausência do alimento na dieta.

A quantificação dos recursos alimentares pode ser feita a partir de análise de dieta (Kuhnen et al. 2017) ou até mesmo com análise de isótopos estáveis (Miranda et al. 2014, Dalerum et al. 2016). É possível, através desta técnica, verificar padrões de agrupamento entre as espécies e seus recursos (modular ou aninhado, Fig. 1). O padrão modular é observado quando diferentes espécies exploram diferentes subconjuntos de recursos, dando à rede uma formação em módulos (Prado e Lewinsohn 2004). No padrão aninhado as espécies são classificadas de acordo com a maior exploração dos recursos, a matriz de aninhamento é formada por linhas e colunas ordenadas pelo número de interações totais decrescentes (Bascompte et al. 2003).

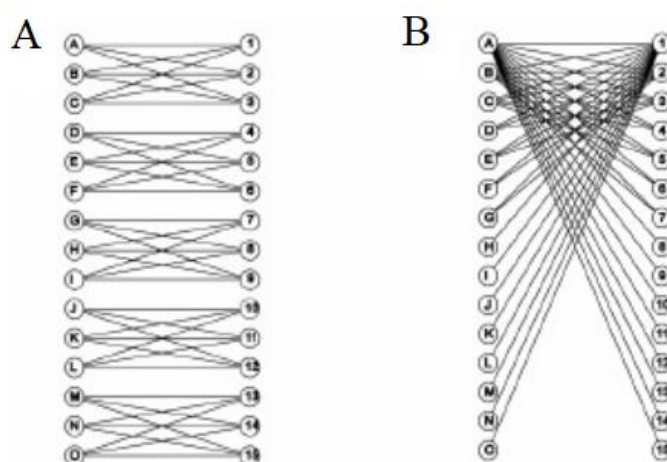


Fig. 1. Modelos de estrutura de interações entre consumidores e itens alimentares. Rede de interação modular (A) e rede de interação aninhada (B).

Os sabiás são aves que formam um grupo abundante e diverso, com cerca de 180 espécies compondo a família Turdidae e 87 espécies do gênero *Turdus* spp. (Collar 2017). As espécies do gênero destacam-se pela semelhança morfológica entre elas. Possuem características homogêneas como plumagem discreta de coloração cinza, marrom ou preta, tamanho entre 17 e 25 cm (Narosky e Yzurieta 2012).

Os sabiás são espécies adaptadas a diversos ambientes. Estão presentes em áreas antropizadas como parques e bosques (Collar 2017) e também em locais conservados como florestas primárias. Possuem uma grande capacidade de locomoção em áreas abertas, podendo estar presentes em manchas fragmentadas e degradadas (da Silveira et al. 2016). Possuem ocorrência ampla, vivem em ambientes abertos, algumas espécies são observadas no chão alimentando-se, enquanto outras são comuns dentro de ambientes florestais (Belton 1985). São cosmopolitas e ocorrem em todos os continentes, exceto Antártica (Collar 2017). O gênero *Turdus* é amplamente distribuído na América do Sul, com algumas espécies migratórias e outras residentes (Somenzari et al. 2018). No Brasil são registradas 15 espécies do gênero (Piacentini et al. 2015), no Rio Grande do Sul ocorrem 6 espécies, enquanto no extremo sul ocorrem apenas 3 espécies (Bencke et al. 2010, Franz et al. 2018).

Há registros de sabiás durante todo o ano na região sul do Brasil, como demonstrado através de capturas em Porto Alegre, de *Turdus albicollis*, e pelo menos parte do ano para *Turdus amaurochalinus* (Bugoni et al. 2002). As diferentes espécies de *Turdus* podem ocorrer simultaneamente em áreas úmidas na planície costeira do Rio Grande do Sul (Accordi e Barcellos 2006, Accordi e Hartz 2006), incluindo matas de restinga como as encontradas nas unidades de conservação Estação Ecológica (ESEC) do Taim (Mähler et al. 1996), Reserva Biológica do Mato Grande (Vizentin-Bugoni et al. 2015) e Parque Nacional da Lagoa do Peixe (Harrison et al. 2013). No Rio Grande do Sul há registros documentados de *T.*

amaurochalinus principalmente entre os meses de setembro a janeiro (Somenzari et al. 2018). Capllonch e Ortiz (2008) apresentaram a distribuição da espécie na América do Sul, mostrando que ela migra em direção à Bolívia e Peru, passando por importantes áreas úmidas no Brasil.

As espécies do gênero *Turdus* caracterizam-se pelo hábito alimentar onívoro e generalista, alimentando-se frequentemente de frutos e sementes (Snow e Snow 1963), além de pequenos invertebrados (Manhães et al. 2010). Recentes estudos demonstraram que a dieta dos sabiás é composta por grande variedade de recursos. Gasperin e Pizo (2009) e Nazaro e Blendinger (2017) observaram predominância de frutos na dieta das espécies de sabiás quando comparado com invertebrados. Além disso, as espécies mostram-se importantes dispersoras de sementes, alimentando-se de frutos inteiros que mantêm e ampliam a viabilidade e germinação de sementes ingeridas (D'Avila et al. 2010). Abraão et al. (2012) compararam a germinação de sementes de palmeira após serem ingeridas por seis espécies de aves, através da coleta de 661 sementes regurgitadas ou defecadas, observando que a taxa de germinação das sementes ingeridas por *Turdus rufiventris* foi maior se comparado com as outras aves frugívoras.

O sabiá-laranjeira (*T. rufiventris*) (Fig. 2a) possui uma coloração ferrugínea-alaranjada no ventre, e ocorre em borda de matas, parques e também em áreas urbanizadas, sendo comumente observado saltitando pelo chão ou em árvores, e ocorre até 2500 m de altitude (Sick 1997, Collar 2017). É uma das aves de gaiola mais perseguidas devido ao seu canto atraente. O sabiá-poca (*T. amaurochalinus*) (Fig. 2b) possui coloração pardo-oliváceo uniforme, é comum em paisagens abertas, borda de matas, parques e áreas urbanas, e ocorre durante todo o ano no sul do Brasil, mas é frequente o aparecimento de espécimes migrantes com flutuação em sua população. É visto saltitando pelo chão perto de vegetação que possa se abrigar. Possui canto característico com frases curtas, emitindo um “poc”, de onde veio seu

nome popular (Sick 1997, Collar 2017). O sabiá-de-coleira (*T. albicollis*) (Fig. 2c) possui este nome devido a características da base de sua garganta, que tem coloração esbranquiçada com rajados imitando um colar. Seu corpo possui coloração marrom-acinzentada e é conhecido como sabiá de interior de mata, habitando estratos médios da floresta. Diferente dos outros sabiás, o sabiá-de-coleira sai pouco para locais abertos (Sick 1997, Collar 2017). Segundo Sick (2001) existe um alto grau de dificuldade de identificação dos fatores ecológicos que influenciam a coexistência de *Turdus*, já que são espécies morfologicamente semelhantes possuindo uma competição reduzida.



Fig. 2. Indivíduos das espécies *Turdus rufiventris* (sabiá-laranjeira) (A) *T. amaurochalinus* (sabiá-poca) (B) e *T. albicollis* (sabiá-de-coleira) (C) no município de Santa Vitória do Palmar, Rio Grande do Sul. Fotos: Fernando Faria, Jeferson Vizentin-Bugoni e Camila Bosenbecker.

Estudos que avaliaram a dieta das aves de restinga no Brasil classificaram os sabiás de acordo com suas guildas tróficas. Em um trabalho realizado no sudeste brasileiro avaliando a dieta das aves através de observações de forrageio e análise de fezes, foram amostrados 77 indivíduos de *T. amaurochalinus*, e a dieta foi composta por 88% de frutos e 25% de artrópodes, classificando a espécie como frugívora (Gomes et al. 2008). Durães e Marini (2005) avaliaram a dieta das aves da Mata Atlântica através de análise de conteúdo estomacal, detectando que a dieta do *T. rufiventris* era composta de coleópteros, muitos frutos e sementes, enquanto que a de *T. albicollis* possuía larvas de coleóptero, díptero, himenóptero, ortóptero e uma grande quantidade de fruto, classificando o Sabiá-poca como espécie onívora.

Diferentes animais podem participar em conjunto da dispersão de sementes, de forma que a dispersão pode envolver mais de uma fase, fenômeno denominado diplocoria. Camargo et al. (2016) avaliaram a eficiência da dispersão de sementes pelas aves e pelas formigas e suas contribuições para a efetiva germinação. Em estudo realizado com o arbusto *Erythroxylum ambiguum* da Mata Atlântica brasileira, investigando duas fases de dispersão, a fase 1 foi realizada pelas aves que removem os frutos da planta-mãe, e a fase 2 pelas formigas, que removem estruturas da semente facilitando sua germinação (Camargo et al. 2016). Neste estudo observou-se que o sabiá-laranjeira foi a principal ave que visitou a planta-mãe. O estudo concluiu que aves e formigas possuem um papel complementar na dispersão de sementes de *E. ambiguum*, mas que as aves são mais efetivas pois realizam dispersão para longe da planta mãe, aumentando a sobrevivência da semente. Além disso, os custos da dispersão pelas aves são baixos, já que as aves não se alimentam da semente, apenas da polpa, e quando a semente é ingerida facilita o processo de germinação devido aos efeitos químicos e mecânicos do trato digestório, contribuindo para o desenvolvimento de plântulas (Cazetta e Galetti 2007, D'Avila et al. 2010). Este mesmo efeito foi observado por D'Avila et al. (2010) na planície costeira do Rio Grande do Sul. Aves frugívoras, incluindo os sabiás, são

ótimos dispersores de sementes da aroeira-vermelha (*Schinus terebinthifolius*), uma árvore pioneira nativa da América do Sul. A ingestão das sementes pelas aves e a passagem pelo seu trato digestório facilita o processo de germinação das sementes e, devido à capacidade de transporte por longas distâncias e entre diferentes ambientes, as aves podem realizar a manutenção de fragmentos.

As áreas úmidas são locais ricos e com alta biodiversidade, o que levou, em 1971, ao estabelecimento da Convenção de Zonas Úmidas de Importância Internacional, ou tratado de Ramsar, com o objetivo de determinar medidas para a conservação e manejo de áreas úmidas. Nesta convenção foi definido como áreas úmidas os locais naturais ou artificiais que estão sob influência do ambiente aquático, que possuem seu substrato inundado permanente ou temporariamente (Ramsar 2013). As áreas úmidas caracterizam-se por estarem entre os ambientes mais produtivos do mundo, possuindo uma alta biodiversidade (Ramsar 2013). Dentre os ambientes classificados como áreas úmidas estão marismas, manguezais, pântanos, áreas ao longo de rios, córregos, dentre outros (Ramsar 2013).

As matas paludosas da planície costeira do Rio Grande do Sul são ambientes que possuem grande acúmulo de matéria orgânica no solo, associado à alta saturação hídrica, incluídas, portanto, no conceito de áreas úmidas (Waechter e Jarenkow 1998). Estas matas são naturalmente fragmentadas e descontínuas e a ocupação destas áreas para atividades humanas como loteamentos, drenagem de banhados e uso agrícola e pecuário causa a destruição ou alteração destes locais, tornando-os ainda mais restritos (Waechter 1985, Waechter e Jarenkow 1998). A ESEC Taim é uma unidade de conservação de proteção integral e uma área declarada como Reserva da Biosfera da Mata Atlântica. Em 2017, a ESEC Taim foi reconhecida pela Convenção sobre Zonas Úmidas de Importância Internacional como um “sítio Ramsar”. Esse título reconhece a importância do local para a biodiversidade, destaca os serviços ecossistêmicos prestados e reforça a necessidade de valorização da unidade (Ramsar

2013). A ESEC faz parte também da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica com formações pioneiras de Mata Atlântica dentro do seu bioma.

A ESEC está localizada na planície costeira do Rio Grande do Sul (32°20'–33°00'S; 52°20'–52°45'W), entre as lagoas Mirim, Mangueira e o oceano Atlântico (Fig. 3). Possui uma alta diversidade de espécies, sendo uma área crítica para aves migratórias como o cisne-de-pescoço-preto (*Cygnus melancoryphus*), um dos principais locais da América do Sul para a conservação de Pelecaniformes e uma importante área de reprodução para garças e colhereiros (Britto e Bugoni 2015, Faria et al. 2016). As matas localizadas na ESEC do Taim têm um papel importante no ambiente, com diversos epífitos vasculares que mantêm a fisionomia do local, com a presença de matas de restinga e matas paludosas (Morellato e Haddad 2000, Ribeiro et al. 2009). Apresentam espécies de plantas raras e de interesse científico (Waechter 1985), espécies frutíferas como a capororoca-do-banhado (*Myrsine lorentziana*), coqueiros (*Syagrus romanzoffiana*), pitangueira-do-mato (*Myrcia palustris*), dentre outros (Waechter 1985). As matas de restinga da ESEC do Taim possuem um solo arenoso com presença de cactáceas, enquanto que as matas paludosas possuem solos ricos em matéria orgânica e estão inundados a maior parte do ano, com o predomínio de figueiras (*Ficus* spp.) e corticeiras-do-banhado (*Erythrina crista-galli*) (Waechter 1985).

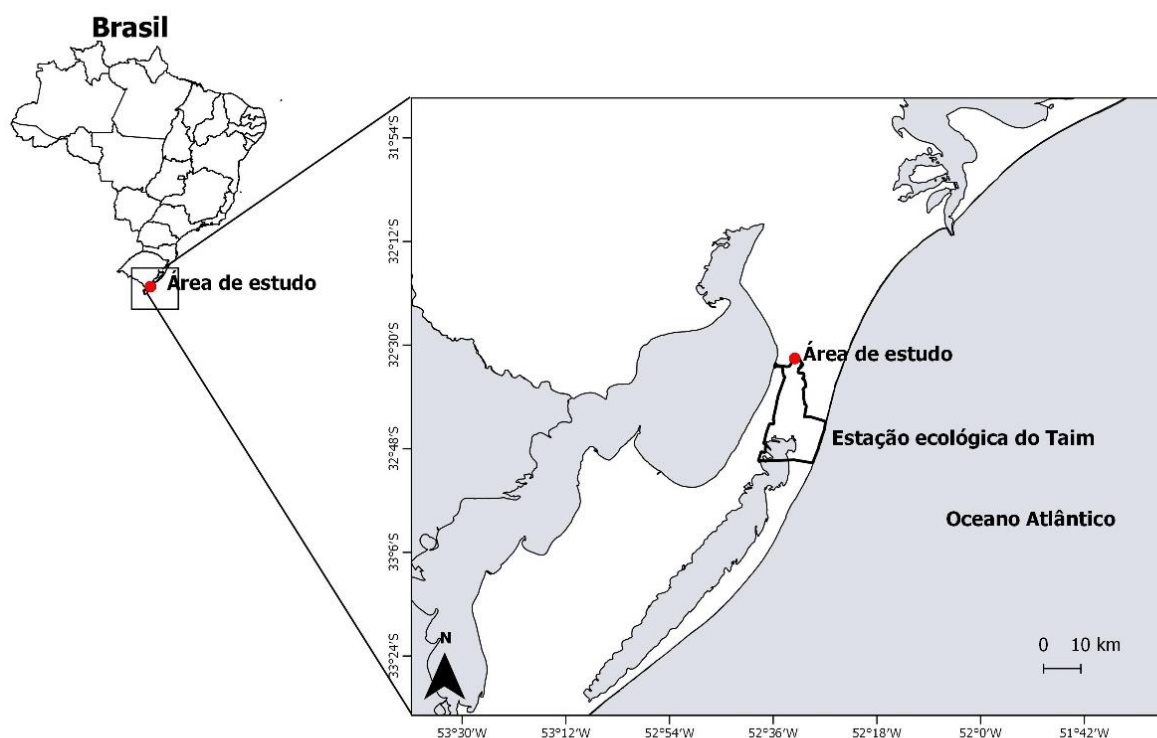


Fig. 3. Área de estudo (ponto vermelho) na Estação Ecológica do Taim (delimitações da ESEC), localizada na planície costeira do Rio Grande do Sul, sul do Brasil.

As aves em geral e especialmente os sabiás possuem papel chave na manutenção da biodiversidade de matas paludosas. Sua alta capacidade de locomoção entre diferentes habitats promove um importante papel ecológico na dispersão de sementes a longas distâncias (Emer et al. 2018, da Silveira et al. 2016). As aves contribuem com o aumento da taxa de germinação das sementes, mostrando-se um grupo que auxilia na recuperação fragmentos de mata em áreas úmidas (Ortiz-Pulido et al. 2000).

Os *Turdus* são espécies morfologicamente semelhantes, e entender os mecanismos de partição de recursos e padrões estruturais de interação trófica auxilia na compreensão da ecologia das espécies e no funcionamento e dinâmica destes ambientes. Além disso, trabalhos que estudam a ecologia trófica de *Turdus* spp. têm utilizado técnicas de análise direta da dieta

(e.g., Foster 1987, Gasperin e Pizo 2009). A utilização de metodologias diretas em conjunto com análises indiretas, como a análise de IE e redes de interações tróficas, podem fornecer abordagens complementares, mais amplas e robustas, para estudos de sobreposição de nichos. Com isso, a utilização de diversas técnicas pode fornecer uma melhor compreensão dos mecanismos de coexistência de espécies morfologicamente similares, usando como modelo de estudo os sabiás.

Objetivo geral

Avaliar os mecanismos de coexistência e partição de recursos alimentares de três espécies de *Turdus* (*T. rufiventris*, *T. amaurochalinus* e *T. albicollis*) em matas paludosas na planície costeira do sul do Brasil.

Objetivos específicos

Determinar os itens alimentares predominantes na dieta e as fontes de alimento assimiladas no sangue das espécies de *Turdus*.

Analisar a amplitude e a sobreposição de nicho trófico e isotópico entre as três espécies de *Turdus*.

Verificar o padrão estrutural de interações tróficas entre os sabiás e suas fontes alimentares, através de redes bipartidas.

Hipóteses

Espera-se que exista sobreposição de nicho trófica e isotópica entre as três espécies de sabiás

Espera-se encontrar um padrão de aninhamento na duas redes de interações

Referências

- Abraão, D. B. L. et al. 2012. Differential seed germination of a keystone palm (*Euterpe edulis*) dispersed by avian frugivores. - J. Trop. Ecol. 28: 615–618.
- Accordi, I. A. e Barcellos, A. 2006. Composição da avifauna em oito áreas úmidas da Bacia Hidrográfica do Lago Guaíba, Rio Grande do Sul. - Rev. Bras. Ornitol. 14: 101–115.
- Accordi, I. A. e Hartz, M. 2006. Distribuição espacial e sazonal da avifauna em uma área úmida costeira. - Rev. Bras. Ornitol. 14: 117–135.
- Almeida-Neto, M. and Ulrich, W. 2011. A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. - Environ. Model. Softw. 26: 173–178.
- Bascompte, J. et al. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. - Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 100: 9383–9387.
- Bearhop, S. et al. 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. - J. Anim. Ecol. 73: 1007–1012.
- Belton, W. 1985. Birds of Rio Grande do Sul, Brazil. Part 2. Formicariidae through Corvidae. - American Museum of Natural History.
- Bencke, G. A. et al. 2010. Revisão e atualização da lista das aves do Rio Grande do Sul, Brasil. - Iheringia, Ser. Zool. 100: 519–556.
- Bodey, T. W. et al. 2014. Species versus guild level differentiation revealed across the annual cycle by isotopic niche examination. - J. Anim. Ecol. 83: 470–478.
- Boecklen, W. J. et al. 2011. On the use of stable isotopes in trophic ecology. - Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 42: 411–440.
- Bond, A. L. e Hobson, K. A. 2012. Reporting stable-isotope ratios in ecology: recommended terminology, guidelines and best practices. - Waterbirds 35: 324–331.
- Britto, V. O. e Bugoni, L. 2015. The contrasting feeding ecology of great egrets and roseate spoonbills in limnetic and estuarine colonies. - Hydrobiologia 744: 187–210.

- Bugoni, L. et al. 2002. Biometry, molt and brood patch parameters of birds in southern Brazil. - Ararajuba 10: 85–94.
- Camargo, P. H. S. A. et al. 2016. Bird and ant synergy increases the seed dispersal effectiveness of an ornithochoric shrub. - Oecologia 181: 507–518.
- Capllonch, P. e Ortiz, D. 2008. Migratory patterns of the creamy-bellied thrush *Turdus amaurochalinus* in Argentina. - Rev. Bras. Ornitol. 16: 12–22.
- Cazetta, E. e Galetti, M. 2007. Frugivoria e especificidade por hospedeiros na erva-de-passarinho *Phoradendron rubrum* (L.) Griseb. (Viscaceae). - Rev. Bras. Bot. 30: 345–351.
- Cherel, Y. et al. 2008. Resource partitioning within a tropical seabird community: new information from stable isotopes. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 366: 281–291.
- Cody, M. L. 1968. On the methods of resource division in grassland bird communities. - Am. Nat. 102: 107–147.
- Collar, N. 2017. Thrushes (Turdidae). - In: Hoyo, J. et al. (eds.), Handbook of the Birds of the World Alive. Lynx Editions.
- Colwell, R. K. e Futuyma, D. J. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. - Ecology 52: 567–576.
- Costanzo, S. D. et al. 2001. A new approach for detecting and mapping sewage impacts. - Mar. Pollut. Bull. 42: 149–156.
- da Silveira, N. S. et al. 2016. Effects of land cover on the movement of frugivorous birds in a heterogeneous landscape. - PLoS ONE 11: e0156688.
- D'Avila, G. et al. 2010. The role of avian frugivores on germination and potential seed dispersal of the Brazilian Pepper *Schinus terebinthifolius*. - Biota Neotrop. 10: 45–51.
- Dalerum, F. et al. 2016. Network topology of stable isotope interactions in a sub-Arctic raptor guild. - Oecologia 182: 511–518.

Dormann, C. F. and Strauss, R. 2014. A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. - *Methods Ecol. Evol.* 5: 90–98.

Durães, R. e Marini, M. A. 2005. A quantitative assessment of bird diets in the Brazilian Atlantic Forest, with recommendations for future diet studies. - *Ornitol. Neotrop.* 16: 65–83.

Elton, C. S. 1927. *Animal ecology* (Jackson e Sidgwick, Eds.). - University of Chicago Press.

Emer, C. et al. 2018. Seed-dispersal interactions in fragmented landscapes - a metanetwork approach. - *Ecol. Lett.* 21: 484–493.

Faria, F. A. et al. 2016. Cocoli Heron (*Ardea cocoi*) connects estuarine, coastal, limnetic and terrestrial environments: an assessment based on conventional dietary and stable isotope analysis. - *Estuar. Coast.* 39: 1271–1281.

Foster, M. S. 1987. Feeding methods and efficiencies of selected frugivorous birds. - *Condor* 89: 566–580.

Franz, I. et al. 2018. Four decades after Belton: a review of records and evidences on the avifauna of Rio Grande do Sul, Brazil. - *Iheringia, Ser. Zool.* 108: 1–38.

Fry, B. 2006. *Stable isotope ecology*. - Springer.

Gasparin, G. e Pizo, M. A. 2009. Frugivory and habitat use by thrushes (*Turdus* spp.) in a suburban area in south Brazil. - *Urban Ecosyst.* 12: 425–436.

Gause, G. F. 1934. *The struggle for existence*. - Williams and Wilkins.

Gomes, V. S. da M. et al. 2008. Birds foraging for fruits and insects in shrubby restinga vegetation, southeastern Brazil. - *Biota Neotrop.* 8: 21–31.

Grant, P. R. e Grant, B. R. 2002. Unpredictable evolution in a 30-year study of Darwin's finches. - *Science* 296: 707–711.

- Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California thrasher. - Auk 34: 427–433.
- Grinnell, J. 1924. Geography and evolution. - Ecology 5: 225–229.
- Harrison, N. M. et al. 2013. Observations of the under-described avifauna of the Mostardas Peninsula, Rio Grande do Sul, Brazil. - CheckList 9: 391–399.
- Hinke, J. T. et al. 2015. Spatial and isotopic niche partitioning during winter in chinstrap and Adélie penguins from the South Shetland Islands. - Ecosphere 6: 1–32.
- Hobson, K. A. 2011. Isotopic ornithology: a perspective. - J. Ornithol. 152: 49–66.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. - Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 22: 415–427.
- Jackson, A. L. et al. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. - J. Anim. Ecol. 80: 595–602.
- Keeley, J. E. et al. 1986. The use of stable isotope in the study of photosynthesis in freshwater plants. - Aquat. Bot. 26: 213–223.
- Kuhnen, V. V. et al. 2017. Diet overlap and spatial segregation between two neotropical marsupials revealed by multiple analytical approaches. - PLoS ONE 12: e0181188.
- Leal, G. R. et al. 2017. Feeding and foraging ecology of Trindade petrels *Pterodroma arminjoniana* during the breeding period in the South Atlantic Ocean. - Mar. Biol. 164: 211.
- Lewinsohn, T. M. et al. 2006. Matrizes, redes e ordenações: a detecção de estrutura em comunidades interativas. - Oecol. Bras. 10: 90–104.
- MacArthur, R. e Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. - Am. Nat. 101: 377–385.
- Mähler, J. K. F. et al. 1996. Lista comentada das espécies de aves da Estação Ecológica do Taim, Rio Grande do Sul. - Acta Biol. Leopold. 18: 69–103.

Mallet-Rodrigues, F. 2010. Técnicas para amostragem da dieta e procedimentos para estudos do forrageamento de aves. - In: Matter, S. V. et al. (eds.), Ornitologia e Conservação: Ciência Aplicada, Técnicas de Pesquisa e Levantamento. Technical Books Ed., pp. 459–472.

Mancini, P. L. e Bugoni, L. 2014. Resources partitioning by seabirds and their relationship with other consumers at and around a small tropical archipelago. - ICES J. Mar. Sci. 71: 2599–2607.

Manhães, M. A. et al. 2010. Diet of understory birds in two Atlantic Forest areas of southeast Brazil. - J. Nat. Hist. 44: 469–489.

Miranda, M. et al. 2014. Interaction patterns within a multi-herbivore assemblage derived from stable isotopes. - Ecol. Complex. 20: 51–60.

Mohd-Azlan, J. et al. 2015. The role of habitat heterogeneity in structuring mangrove bird assemblages. - Diversity 7: 118–136.

Morellato, L. P. C. e Haddad, C. F. B. 2000. Introduction: the Brazilian Atlantic Forest. - Biotropica 32: 786–792.

Narosky, T. e Yzurieta, D. 2012. Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay. (V. Mazzini Ed.). Asociación Ornitológica del Plata.

Nazaro, M. G. e Blendinger, P. G. 2017. How important are arthropods in the diet of fruit-eating birds? - Wilson J. Ornithol. 129: 520–527.

Newsome, S. D. et al. 2007. A niche for isotopic ecology. - Front. Ecol. Environ. 5: 429–436.

Ortiz-Pulido, R. et al. 2000. Frugivoría por aves en un paisaje fragmentado: consecuencias en la dispersión de semillas. - Biotropica 32: 473–488.

Peterson, B. e Fry, B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. - Annu. Rev. Ecol. Syst. 18: 293–320.

Piacentini, V. Q. et al. 2015. Annotated checklist of the birds of Brazil by the Brazilian Ornithological Records Committee. - Rev. Bras. Ornitol. 23: 91–298.

Prado, P. I. e Lewinsohn, T. M. 2004. Compartments in insect - plant associations and their consequences for community structure. - J. Anim. Ecol. 73: 1168–1178.

Ralph, P. C. et al. 1985. Analysis of droppings to describe diets of small birds. - J. Field Ornithol. 56: 165–174.

Ramsar, 2013. The Ramsar Convention Manual: a guide to the Convention on Wetlands (Ramsar, Iran, 1971). - Ramsar Convention Secretariat.

Ribeiro, M. C. et al. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. - Biol. Conserv. 142: 1141–1153.

Sabino, U. et al. 2017. Diet of some passerines in south coast of Espírito Santo state, Brazil - Pap. Avulsos Zool. 57: 387–391.

Schoener, T. 1974. Resource partitioning ecological communities. - Science 185: 27–39.

Sick, H. 1997. Ornitologia brasileira - Nova fronteira S.A.

Silva-Costa, A. e Bugoni, L. 2013. Feeding ecology of kelp gulls (*Larus dominicanus*) in marine and limnetic environments. - Aquat. Ecol. 47: 211–224.

Snow, D. W. e Snow, B. K. 1963. Breeding and the annual cycle in three Trinidad thrushes. - Wilson Bull. 75: 27–41.

Somenzari, M. et al. 2018. An overview of migratory birds in Brazil. - Pap. Avulsos Zool. 58: 1–22.

Svendsen, G. M. et al. 2015. Environmental niche overlap between common and dusky dolphins in north Patagonia, Argentina. - PLoS ONE 10: e0126182.

Terborgh, J. e Diamond, J. M. 1970. Niche overlap in feeding assemblages of New Guinea birds. - *Wilson Bull.* 82: 29–52.

Ulfstrand, S. 1977. Foraging niche dynamics and overlap in a guild of passerine birds in a south Swedish coniferous woodland. - *Oecologia* 27: 23–45.

Vázquez, D. P. et al. 2007. Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. - *Oikos* 116: 1120–1127.

Vizentin-Bugoni, J. et al. 2015. Birds of the Reserva Biológica do Mato Grande and surroundings, Rio Grande do Sul, Brazil. - *CheckList* 11: 1–15.

Waechter, J. L. 1985. Aspectos ecológicos da vegetação de restinga no Rio Grande do Sul. - *Comun. Mus. Ciênc. Tecnol. PUCRS, sér. Bot.* 33: 49–68.

Waechter, J. L. e Jarenkow, J. A. 1998. Composição e estrutura do componente arbóreo nas matas turfosas do Taim, Rio Grande do Sul. - *Biotemas* 11: 45–69.

West, J. B. et al. 2006. Stable isotopes as one of nature's ecological recorders. - *Trends Ecol. Evol.* 21: 408–414.

CAPÍTULO 1

**Niches for thrushes: comparative dietary, isotopic and network approaches for
sympatric *Turdus* species**

Camila Bosenbecker and Leandro Bugoni

**Niches for thrushes: comparative dietary, isotopic and network approach for sympatric
Turdus species**

Camila Bosenbecker and Leandro Bugoni

C. Bosenbecker (camila.bosenbecker@gmail.com), L. Bugoni, Laboratório de Aves Aquáticas e Tartarugas Marinhas (LAATM), Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Rio Grande (FURG), Campus Carreiros, 96203-900, Rio Grande, Rio Grande do Sul, Brazil - Programa de Pós-Graduação em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Rio Grande (FURG), Campus Carreiros, Avenida Itália s/n, 96203-900, Rio Grande, Rio Grande do Sul, Brazil.

Abstract

The modern concept of ecological niche was defined as a n -dimensional hypervolume formed by conditions and resources that species need to survive and breed, supplying their ecological demands. The resource partitioning and the structural patterns of trophic interaction of sympatric, phylogenetically close and morphologically similar thrushes (*Turdus* spp.) had been investigated in southern Brazil, aimed to evaluate the mechanisms of coexistence and partition of food resources among three *Turdus* species. Three complementary approaches had been used: traditional dietary analysis, stable isotopes in whole blood, and bipartite network analysis based on both diet and isotopes. Samples were collected at the Taim Ecological Reserve, from September 2016 to September 2017. The present study demonstrated resource partition and niche overlap between the three thrush species, which are phylogenetically close, and have similar diets. It had been demonstrated that thrushes consume almost all food categories included in both diet and isotope networks, confirming that species are generalist. Fruits from C3 plants were one of the most important food items in networks, with wide links with the three thrush species. The large contribution of fruits as demonstrated by the three analyzes can have important ecological implications. The consumption of fruits by thrushes is a key aspect for seed dispersion, as the passage of seeds by the digestive tract of birds could facilitate their germination. In addition, the present study brought a new approach to the network analysis based on the output of stable isotope mixing models, allowing comparisons between traditional dietary analysis and the isotopic approach, which reflects food items effectively assimilated in consumer tissues.

Keywords: Bipartite network; diet; ecological niche; feeding ecology

Introduction

The construction of the niche concept has occurred along over a century (Grinnell 1917, 1924, Elton 1927). The concept of ecological niche currently used was coined by Hutchinson (1957), which defined it as a n-dimensional hypervolume formed by conditions and resources that species need to survive and breed, supplying their ecological demands. According to the principle of competitive exclusion of Gause, two species with identical niches cannot coexist (Gause 1934). However, closely-related evolutionary lineages tend to be morphologically similar, resulting in species with similar tools to cope with their environment, and thus, they usually have similar ecological requirements. Notwithstanding, there is a maximum limit of similarity and niche overlap among species that allows their coexistence (MacArthur and Levins 1967). To reduce niche overlap species usually exploit resources in slightly different ways (Schoener 1974), through different foraging modes (Mohd-Azlan et al. 2015) or consumption of different resources (Cherel et al. 2008). Where resources are overabundant, competition can be relaxed with species sharing a large proportion of the resource, and thus overlap can be much larger (Colwell and Futuyma 1971). During the “century-old” development of the niche concept and its applications, one of the most studied niche dimensions had been the trophic niche, i.e., the evaluation of resources consumed by species.

In birds, the trophic niche has been studied through fecal analysis (e.g. Gasperin and Pizo 2009), pellets analysis (e.g. Silva-Costa and Bugoni 2013), gastrointestinal contents of dead birds (Foster 1987, Mallet-Rodrigues 2010) and direct observations at a distance or by video recordings (Dong et al. 2016). These direct low cost techniques allow obtaining large numbers of samples, the identification of specimens at a low taxonomic level, frequently at specific level, and often the prey size. However, these methodologies present restrictions, such as only informing the recent diet of the consumers and do not providing information

about easily digestible foods, thus limiting or biasing information on diet composition (Ralph et al. 1985, Barrett et al. 2007).

Due mainly to these limitations, other techniques to complement dietary analysis have been used, such as molecular methods in feces or stomach contents (e.g. Deagle et al. 2005) or intrinsic markers in consumer tissues, such as stable isotope analysis (SIA; Barrett et al. 2007). Stable isotopes are atoms of the same element with different atomic masses due to the different number of neutrons (Fry 2006). Through the SIA technique, one may evaluate the composition of the diet of a consumer during the period of tissue synthesis, according to its metabolic activity at different time scales (Bodey et al. 2014), allowing the detection of seasonal changes in the diet of the species (Boecklen et al. 2011). Nitrogen is used to represent trophic levels, as it increases by about 3 to 5‰ from prey to consumers (Wolf et al. 2009), and ratios are expressed as the proportion of $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, or $\delta^{15}\text{N}$ (Fry 2006). Carbon can be used to indicate the flow of matter in the environment and movements between habitats, because changes in every trophic level are minimal (about 1‰), and is expressed as the proportions of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, or $\delta^{13}\text{C}$ (Peterson and Fry 1987). Ecological issues related to the niche concept have also been addressed using SIA (Boecklen et al. 2011, Mancini and Bugoni 2014, Leal et al. 2017). From different elements it is possible to calculate an area (δ -space) in which its axes are represented by isotopic values that provide information on the habitat ($\delta^{13}\text{C}$), trophic level ($\delta^{15}\text{N}$) and the resources consumed (both elements) (Newsome et al. 2007). Through this technique it is possible to evaluate eventual coexistence between sympatric species (Bodey et al. 2014), and thus analyze the breadth (or width) and overlap of isotopic niches (Hobson 2011, Jackson et al. 2011).

In order to evaluate the structure of the trophic relationships of sympatric species, different approaches are used, based on data from diet analysis, SIA and trophic interaction networks. From the networks of trophic interactions it is possible to evaluate the similarity in

links between sympatric species and the relation with their food sources through bipartite matrices (Lewinsohn et al. 2006). The network structure shows in one side the consumers and on the other side its food items, with links representing the consumption of a given resource by the species, and the line thickness representing the intensity of consumption (Lewinsohn et al. 2006). So, it is possible through this technique to identify patterns of grouping between species and their resources (Bascompte et al. 2003, Prado and Lewinsohn 2004).

Thrushes (*Turdus* sp.) are birds that form an abundant group, with about 180 species composing the family Turdidae (Collar 2017). In Brazil 15 species of this genus and 18 in the family are recorded (Piacentini et al. 2015), while in Rio Grande do Sul state there are 6 *Turdus* species (Franz et al. 2018). Thrushes stand out for the morphological similarity between them (Collar 2017), with an omnivorous and generalist food habit, often feeding on fruits and seeds (Snow and Snow 1963), as well as small invertebrates (Manhães et al. 2010). Recent studies have shown that the diets of thrushes are composed by a large variety of resources, with an omnivorous habit, but with predominance of frugivorous diets (Durães and Marini 2005, Gomes et al. 2008, Vogel et al. 2011, Sabino et al. 2017). The predominance of fruit in the diet of thrushes and a lower proportion of invertebrates had been reported (Gasperin and Pizo 2009, Nazaro and Blendinger 2017). *Turdus* sp. have high locomotion abilities, adapted to different environments, such as fragmented and human-altered patches (da Silveira et al. 2016). In addition, they are important seed dispersers, as they often eat whole fruits, in addition to maintain and increase the seed viability and germination (D'Avila et al. 2010). Due to the ability to move long distances between different environments, thrushes are key species for the maintenance of forest fragments, and the recovery of degraded areas, playing an important ecological role as seed dispersers (Ortiz-Pulido et al. 2000, da Silveira et al. 2016).

In this context, understanding the resource partitioning and the structural patterns of trophic interaction of sympatric, phylogenetically close and morphologically similar thrushes is important from a theoretical perspective to further advance the comprehension of the mechanisms of coexistence between morphologically similar species. In this context, this study aims to evaluate the mechanisms of coexistence and partition of food resources by three *Turdus* species in southern Brazilian coastal plains. We expected an overlap of trophic and isotopic niches among thrush species, as the species have similar diets, and nesting pattern for the two networks of interactions. In addition, the use of SIA provides a complement to diet analyzes and may together provide a broader and more robust approach to niche overlapping.

Material and methods

Study area

This study was carried out at the Taim Ecological Reserve, a conservation area under the category of total protection, where only research and management is allowed, in southern Brazilian coastal plains. It is located between Mirim and Mangueira Lagoons, and the Atlantic Ocean (Waechter 1985) (Fig. 1). The area includes a system of lagoons interconnected by large wetlands and extensive dune regions, restinga forests and grasslands (Waechter 1985). The soil is geologically recent, resulting from a marine deposition process, classified as hydromorphic, with accumulation of organic matter in depressions carried by lacustrine waters and wind (Ferreira et al. 1995). Climatic characteristics with accumulation of organic matter over the soil, and the flat terrain, result in water clogged in swamp forests (Motta-Marques et al. 2013). The climate in the region is subtropical-humid with annual average temperature between 13°C and 24°C, and annual rainfall of 1200–1500 mm (Klein 1998) with absence of dry season, but rainfall decreasing slightly in spring and summer. Due to the

location in the subtropics, evapotranspiration is much higher in spring/summer, resulting in hydric deficit in warm months and surplus in winter (Tagliani 2011).

The Taim Reserve has an area of about 32,806 ha, in the municipalities of Rio Grande and Santa Vitória do Palmar (32°20'–33°00'S and 52°20'–52°45'W). This area is part of the Atlantic Forest Biosphere Reserve (UNESCO 1998) and in 2017 had been endorsed as a “Ramsar site” by the Convention on Wetlands of International Importance, which recognized it as a key place for biodiversity (Ramsar 2013).

The Atlantic Forest was originally distributed all along the Brazilian coast, but now only 12% of its original area persists, mostly as woodlots of variable size (Ribeiro et al. 2009). It is characterized by a large diversity of habitats, with the presence of restinga forests and swamp forests (Morellato and Haddad 2000, Ribeiro et al. 2009) in lowland areas near the coast. In the southern region of Brazil there are pioneer formations of the Atlantic Forest with restinga forests and swamp forests. Restinga forests are over sandy soils with presence of cactuses, while in the swamp forests fig trees and cork trees predominate (Waechter 1985). Forests inside and around the Taim Reserve are naturally fragmented, heterogeneous and discontinuous.

Diet and blood sampling and analysis

Samples were collected in nine expeditions, from September 2016 to September 2017. The feeding ecology of birds was assessed by two methodologies, one based on the collection of fresh feces of mist netted birds for the analysis of diet composition, which reflects recent feeding by birds. It is a simple, low cost technique, which did not cause important stress to animals (Mallet-Rodrigues 2010); the second approach is based on the SIA in whole blood, which allows the detection of food sources ingested and assimilated (Peterson and Fry 1987). For both techniques birds were captured with six mist nets, 36 mm mesh size (12 m × 2.6 m), settled in locations adjacent or inside forest patches, in shadow areas, where intense transit of

birds of interest had been observed. Nets were open before sunrise and closed after sunset. Captured birds were identified based on Narosky & Yzurieta (2012), and placed in cotton bags for 15 min for the collection of feces and regurgitated material (Sarmiento et al. 2014).

Feces samples were individually stored in vials with 70% ethanol. A total of 100–200 μ l of blood from the brachial or tarsal vein of birds were collected with syringe and needle (4 mm), stored in plastic vials and frozen. Birds were marked with individually coded aluminum bands provided by CEMAVE/ICMBIO, avoiding resampling individuals.

Potential food sources (fruits and invertebrates) were manually collected based on observations of birds foraging in the area or food items present in feces. These items were frozen for later SIA, and were also used as a reference for the identification of the fragments in fecal samples.

In laboratory, feces and potential food items were screened in a stereomicroscope, identified at the lowest possible taxonomic level using identification guides (e.g. Carrano-Moreira 2015) and consult with experts. Food items were first counted individually and after had their reconstituted volume estimated based on the average volume of items of similar size in a reference collection. To quantify the items present in the diet the volumetric method was used following Hellawell & Abel (1971) modified by Bastos et al. (2013). With a millimetric paper under a petri dish, food items were compacted with glass slide, forming blocks of 1 mm³ of volume.

For SIA, sugar from the potential fruits was extracted using acetone, for the elimination of carotenoids that affect isotopic values (Rossmann 1997). Blood samples and potential sources were lyophilized for 8 h, homogenized, weighed and placed in sterilized tin capsules (5 × 9 mm). Samples were analyzed in isotope ratio mass spectrometers at the Stable Isotope Center at the University of New Mexico (UNM) in USA.

To determine the isotopic values of consumers and their foods, the isotopic ratio (R) of each element in the samples ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$), represented in delta notation (δ), expressed in parts per thousand (‰) was obtained. Atmospheric air and Vienna Pee Dee belemnite (VPDB) were the international standards for N and C, respectively, using the equation in Bond and Hobson (2012):

$$\delta^{13}\text{C} \text{ or } \delta^{15}\text{N} (\text{‰}) = [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}) - 1] \quad (\text{eq. 1})$$

Isotopic reference materials were interspersed with samples for drift calibration, and the precision of the measurements was 0.08‰ and 0.03‰ for $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$, respectively.

Data analysis

From the quantification of food items present in the diet were calculated, for each thrush species, the frequency of occurrence (FO), as the proportion of samples in which the food item was present; relative frequency of occurrence (FO%), i.e. FO as the percentage of the total number of samples examined. Numerical contribution of each item recorded in feces (N); numerical proportion of food items in the diet (N%); prey-specific numeric contribution (PN%), when only samples in which a given food item occurred were used in calculations. Total volume of each prey in the diet (V), as well as the relative proportion by volume contribution of the food item, in relation to the total volume of the sample (V%); relative prey-specific volume contribution (PV%), only using samples in which a given food item occurred. Prey-Specific Relative Importance Index (PSIRI%) using these parameters was calculated according to Brown et al. (2012), but PM% had the switched by PV%.

$$PSIRI\% = \frac{[(PN\% + PV\%) * FO\%]}{2} / 100 \quad (\text{eq. 2})$$

The food niche breadth of each species was calculated using the Levins' (1968) index:

$$B = 1/\sum p_i^2 \quad (\text{eq. 3})$$

where B is the Levins' measure of the niche breadth; p_i is the proportion of food items belonging to food category i , standardized as

$$\hat{B}_A = \frac{\hat{B} - 1}{n - 1} \quad (\text{eq. 4})$$

where: $\hat{B}_A$ is the Levins' standardized niche breadth index; $\hat{B}$ is Levins' measure of niche breadth and n is the number of food items (Hurlbert 1978). Standardize niche breadth is thus expressed on a scale from 0 to 1.

The trophic niche overlap between species was calculated using the Pianka's (1973) index.

$$O_{kj} = \frac{\sum_i^n p_{ij} p_{ik}}{\sqrt{\sum_i^n p_{ij}^2 \sum_i^n p_{ik}^2}} \quad (\text{eq. 5})$$

Where O_{kj} is the Pianka's overlap between species k and j ; p_{ij} represents the proportion of resource i that is used by species j ; p_{ik} = the proportion of resource i that is used by species k , and n represents the total number of food items.

In addition, the dietary data of each species was used to classify the predominant and secondary diet type of each bird species, as proposed by Lopes et al. (2016).

Stable Isotope Bayesian Ellipses in R (SIBER package) was used to calculate the isotopic niche of the three species of thrush through the area of the standard ellipse adjusted for small sample sizes (SEAc), calculating the size of the niche and the percentage of overlap between thrush species (Jackson et al. 2011).

To determine the contribution of the different dietary sources for the diet of each species, the Bayesian Stable isotope Mixing Models in R were used (SIAR, Parnell et al. 2010). The selection of the sources used in the model was based on food items found in feces, and information on foraging and diet available in bibliographic sources. Some sources were grouped, as suggested by Post (2002) according to their similar ecological characteristics and

isotopic values, and after a visual graphical evaluation. Samples were classified into five food groups: arthropods were grouped into four different guilds (omnivorous, predators, herbivorous and detritivorous), and fruits (C3 and C4-CAM photosynthetic pathways) (Supplementary material Table S2). The trophic discrimination factors used in models were based in a controlled experiment with the omnivorous (insectivorous–frugivorous) passerine *Habia fuscicauda* ($2.6 \pm 0.2\text{‰}$ for $\delta^{15}\text{N}$ and $2.2 \pm 0.1\text{‰}$ for $\delta^{13}\text{C}$) (Herrera and Reyna 2007).

To analyze the structural patterns of the trophic interactions with their food sources, bipartite networks were built, considering each thrush species and their food sources, as in groups mentioned above. Two weighted matrices were constructed, the first using FO% values of food items in feces, and the second one using the mean of contribution data generated by the output for each isotopic source used in the isotopic mixing models (mean of the 95% credibility intervals). This created two networks of interactions, allowing comparison between species, as well as between both approaches, i.e. isotopic vs. dietary. In networks, nodes represent the species, the links represent the consumption of a given resource by a species, and the line thickness represents the intensity of consumption. The WNODF metric was used to verify whether there is a pattern of grouping between species and their food resources (nestedness) (Almeida-Neto and Ulrich 2011). The observed values of WNODF were compared with those obtained from the null model with 1000 randomizations, to access metric significances. The null model used was *vaznull*, which converts the original data to binary matrix and randomizes interactions, maintaining the marginal totals and the connectivity of the original matrix (Vázquez et al. 2007). All analyzes were run in R-package bipartite.

Results

A total of 217 food items were identified in feces samples of the three thrush species,

belonging to 18 taxa (Table S1). There was a wide variety of food resources in diets, such as arachnids (scorpions and spiders), terrestrial crustaceans, different orders of insects (ants, beetles and termites) and fruits (*Ficus cestrifolia*, *Opuntia vulgaris* and *Myrcine* sp.). Plants were present in over 85% of samples of the three species, compared to a lower occurrence of arthropods (FO = 69.2%, 45% and 50%, Fig. 2). However, the largest contribution, in number, varied according to thrush species, with *Myrcine* sp. (N% = 20) for *T. amaurochalinus*, Hymenoptera (N% = 29.1) for *T. albicollis* and unidentified seeds (N% = 42.1) for *T. rufiventris* (Table S1). The prey-specific index of relative importance (PSIRI%) demonstrated unidentified plant fragments as the most important items for *T. amaurochalinus* and *T. rufiventris* (PSIRI% = 13.4 and 28.1, respectively), while for *T. albicollis* was the fruit *F. cestrifolia* (PSIRI% = 13.5).

Following the classification of Lopes et al. (2016) *T. amaurochalinus* and *T. rufiventris* were classified as Frugivorous Secondly Insectivorous (FR_{IN}), as both species had diets composed by over 35% of fruit volume in relation to the total, and secondarily insectivorous, as they presented this item between 10% and 35% of its volume. On their turn, *T. albicollis* was classified as frugivorous only (FR), because insects were present in its diet in much lower proportion, i.e. only 6.1% of the volume.

The trophic niche width, measured by standardized Levins index had $\hat{B}_A = 0.38$ for *T. amaurochalinus*, followed by $\hat{B}_A = 0.35$ and $\hat{B}_A = 0.34$ for *T. albicollis* and *T. rufiventris*, respectively. The Pianka index indicated a high overlap (> 0.6) in the diet of the species. The largest overlap was found between *T. amaurochalinus* × *T. albicollis* ($O = 0.9$), followed by *T. amaurochalinus* × *T. rufiventris* ($O = 0.7$). The lowest, but still high, overlap was between *T. albicollis* × *T. rufiventris*, with $O = 0.6$.

The nitrogen isotopic values ($\delta^{15}\text{N}$) in the blood of birds had mean $\pm$ SD from $10.0 \pm 1.5\text{‰}$ (n = 36) for *T. amaurochalinus* to 11.6 ± 1.0 (n = 8) for *T. rufiventris*, with *T. albicollis*

in between these values ($n = 21$). For carbon ($\delta^{13}\text{C}$), values varied from $-25.0 \pm 0.7\text{‰}$ for *T. rufiventris* to $-23.4 \pm 1.5\text{‰}$ for *T. amaurochalinus* (Fig. 3, Table S2, Supplementary material). Thus, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values, from higher to lower, followed opposite patterns between the three species. The species with the highest amplitude of isotopic niche was *T. amaurochalinus* ($\text{SEAc} = 5.8$), followed by *T. albicollis* ($\text{SEAc} = 4.3$) and *T. rufiventris* ($\text{SEAc} = 1.6$, Fig. 4). The highest isotopic niche overlap was between *T. amaurochalinus* $\times$ *T. albicollis* (21%), followed by *T. albicollis* $\times$ *T. rufiventris* (12%). The lowest overlap was $<1\%$ among *T. amaurochalinus* $\times$ *T. rufiventris*, indicating minimal overlap in isotopic niche (Fig. 4).

For Bayesian stable isotope mixing models, food sources were pooled in categories. Using credibility intervals of 95% ($\text{IC}_{95\%}$) invertebrate predators were the main food source for *T. amaurochalinus* ($\text{IC}_{95\%} = 0.1\text{--}0.4$, Table 1, Fig. 5A) and *T. rufiventris* ($\text{IC}_{95\%} = 0.1\text{--}0.7$, Table 1, Fig. 5B), while *T. albicollis* had values for all sources with similar contribution (Table 1, Fig. 5C). In addition, C3 fruits were important for the three species: *T. amaurochalinus* ($\text{IC}_{95\%} = 0.1\text{--}0.4$), *T. albicollis* ($\text{IC}_{95\%} = 0.08\text{--}0.42$) and *T. rufiventris* ($\text{IC}_{95\%} = 0.04\text{--}0.5$).

From the resource-consumer network analysis nestedness pattern was not found between food items and any *Turdus* species for any of the analyzed networks (Fig. 6). In addition, there were no differences between the observed network and the expected results for bipartite networks ($\text{NODF} = 18.8$, $\text{IC}_{95\%} = 17.8\text{--}55.3$; $\text{NODF} = 33.3$, $\text{IC}_{95\%} = 28.8\text{--}37.2$). Thus, the network analyses allow us to infer that thrushes are generalists, as they consume much of the items present in the network.

When analyzing the structure of interactions in networks among thrushes, C3 plants were the food items with the greatest contribution to all three species. For networks based on the output of isotopic mixing models, invertebrate predators also had high importance, whereas for the dietary network they were not key food items. The C4-CAM fruits were food

items with the lowest contribution for both dietary and isotopic networks. The network based on diet data for *T. rufiventris* had its food items more evenly distributed, failing to demonstrate the importance of invertebrate predators or omnivorous arthropods. However, *T. amaurochalinus* was linked to all food sources, i.e., consumed all food categories included in the network, with higher contribution of C3 fruits. Omnivorous arthropods and C3 plants were the most important food items for the network of *T. albicollis*, which differs from the classification of this species as strictly frugivorous - FR. Overall, networks based on diet and on stable isotopes were highly congruent (Fig. 6). Exceptions were the much higher contribution of invertebrate predators in the isotopic network of *T. amaurochalinus*, and a massive contribution of C3 and C4-CAM fruits for *T. albicollis* and *T. rufiventris*, respectively, in the dietary network.

Discussion

The present study demonstrated resource partitioning between three thrush species, which are phylogenetically close relatives and morphologically similar species, and have very similar diets in forest fragments in coastal plains of southern Brazil. The postulated hypothesis of niche overlap between the three *Turdus* species was corroborated. The greatest trophic and isotopic niche overlap between *T. amaurochalinus* and *T. albicollis* may have occurred as there is a partition of key resources between the two species, i.e. the most frequent item for both was fruits of *F. cestrifolia*, a food item not found in the diet of *T. rufiventris*. While *T. albicollis* lives predominantly in forested environments, *T. amaurochalinus* is also found foraging in open areas. Thus, *T. amaurochalinus* may be increasing habitats used for foraging, reducing the effect of overlap and facilitating coexistence among species, as expected by niche overlap theory (Schoener 1974).

The species with the smallest overlap isotopic and trophic niche was *T. rufiventris*

with the other species. This low overlap can occur because the species lives in border areas and is often observed feeding on open areas, including places with strong anthropic alterations, such as backyards and gardens; when inside forests it is seen foraging on the understory, or in the soil (Belton 1985). This preference for forest edges had been demonstrated by high occurrence and foraging in the forest-open area transition (da Silveira et al. 2016). Thus, *T. amaurochalinus* and *T. rufiventris* forage on areas avoided by *T. albicollis* a species which is usually observed inside forests only (Belton 1985). In a study with marked individuals in a mosaic of forest-open areas *T. albicollis* was detected inside forested patches only, while *T. rufiventris* and *T. amaurochalinus* were recaptured at forest sites other than those where they were marked, indicating movement between patches (Gasperin and Pizo 2009).

The trophic overlap between *T. rufiventris* and *T. amaurochalinus* was high (> 0.6), while the isotopic overlap was less than 1%. This difference between the two techniques may have occurred because there is a difference in the time scale between SI and diet methods: while diet reflects feeding up to a few hours before sampling, SIA in whole blood of birds reflects the assimilated diet over a time window of 3 to 4 weeks (Peterson and Fry 1987). In addition, feces analysis has limitations, detecting foods that are not easily digested, thus favoring food items with easily diagnosable hard remains and potentially biasing diet composition information (Ralph et al. 1985). In feces hard structures predominated, such as exoskeletons of arthropods and seeds, while the SI analysis represents effectively assimilated food items, including those that are easily digested, such as fruit pulp, slugs, and earthworms. Thus, birds may be moving and consuming foods that did not appear in feces analysis, and may not have been considered in the mixing models. Because thrushes are generalist species, as demonstrated in this study and elsewhere (Manhães et al. 2010), a consumption of a much wider variety of food items than detected in fecal analysis is a real possibility.

Both fecal and SI approaches indicated a frugivorous pattern for *T. rufiventris* and *T. amaurochalinus*, showing that in addition to being consumed as an energetic source, proteins in fruits are assimilated by tissues of thrushes. The isotopic results also showed the importance of the invertebrate predators as a food source for thrushes, corroborating the method proposed by Lopes et al. (2016) based on diet, and indicating its potential use derived from isotopic data. Both approaches would indicate *T. rufiventris* and *T. amaurochalinus* as frugivorous-secondarily insectivorous species. The isotopic results for *T. albicollis* demonstrated even proportion of all food categories included in the mixing model.

The studied thrushes had a frugivorous diet even presenting a great variety of resources in feces samples, but with plants as the most important food items, both in fecal analysis and in isotope mixing models. Several studies indicated that thrushes have fruit feeding preferences (Sabino et al. 2017, Nazaro and Blendinger 2017), but even when predominant frugivorous, invertebrates are also part of the diet (Gasperin and Pizo 2009). Thus, the classification of both species as FR_{IN} in this study corroborates the range of studies cited above. In contrast, the most abundant food item in number for *T. albicollis* was Hymenoptera, even with the classification indicating the species as frugivorous. However, the numerical contribution represents the number of each item recorded in the feces, and thus, even Hymenoptera having a high PN%, these invertebrates are small in size, with low volume in samples. When using the PSIRI, an index that considers in addition to the numerical frequency, volume and frequency of occurrence (Brown et al. 2012), *T. albicollis* had fruits of *F. cestrifolia* as the most important item. As such, stable isotopes analysis, which reflect assimilated diet, seem to demonstrate that some prey numerically abundant or frequent, but small in size, did not contribute substantially for the tissue synthesis in birds.

Studies using stable isotopes for the construction of consumer-food bipartite networks are scarce. In birds, as long as we know, it had been used only by Dalerum et al. (2016), who

used an adaptation of the method by Miranda et al. (2014), this later based on herbivore mammals in Africa. For the construction of the interaction networks in both studies, raw isotopic values were used, grouping resources into categories according to the average of the credibility intervals of the isotopic values and links were represented by the number of consumers who contributed to a given category. From this, two networks were constructed, one for carbon and another for nitrogen (Dalerum et al. 2016). As our goal was to compare the diet analysis with SI analysis, another approach was used (see material and methods section), i.e. the output of Bayesian mixing models. The use of mixing models makes it possible to depict the contribution of each source in the diet of each species, based on simultaneous use of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values. In addition, Dalerum et al. (2016) used the number of individual consumers to represent the thickness of links between consumers and their food resources, while in our study we used the proportion of isotopic contributions of food items to the diet of consumers, as a better representation of the magnitude of each food item ingested and assimilated.

As an additional contribution, the current approach based on the construction of networks using the same categories from the dietary method for grouping food items in SIA approach, allows a direct comparison between networks derived from feces and SI analyses. From another point of view, because diet analysis and stable isotopes have different taxonomic resolutions in terms of food items/sources, building comparative networks make it possible the testing of foods effectively assimilated and thus important for consumers.

Based on both networks, it had been demonstrated that thrushes consume almost all food categories included in networks, again confirming that the studied thrushes are generalists. The highest number of interactions between frugivorous animals and plants in the Atlantic Forest was reported for birds, where *T. rufiventris* was the bird that consumed the highest diversity of resources (Bello et al. 2017). C3 fruits in the current study were one of the

most important items in the networks, with strong links with all three thrush species. This was the item with highest contribution in the diet-based network, and also one of the most important in the analysis of isotopic-based network, emphasizing frugivory in these species, and demonstrate by diet and isotopic methods, and reported in previous studies (Sabino et al. 2017, Nazaro and Blendinger 2017). Our results in addition to other suggest that thrushes are key species in trophic networks of the restinga forests, because they had the highest number of interactions (Scherer et al. 2007), ingested a largest variety of fruits (Scherer et al. 2007, this study), and are abundant species in these ecosystems (Bispo and Scherer-Neto 2010, Harrison et al. 2013, Vizentin-Bugoni et al. 2015). The C4-CAM fruits had low contribution in networks, with the exception of *T. rufiventris* that had this item as an important contribution in its diet network, showing that consuming this item may not be important for tissue synthesis, due to its low contribution in the isotope network.

The large contribution of fruits as demonstrated by the fecal analyzes, SIA, and in the networks can have important ecological implications. The consumption of fruits by thrushes and other birds that ingest whole seeds is a key aspect for seed dispersion in fragmented areas, because the passage of seeds by the birds' digestive tract facilitates their germination (D'Avila et al. 2010, Abraão et al. 2012). In the same region of the current study, Silva (2010) showed that thrushes are the main species dispersing *F. cestrifolia* in restinga forests, as the three species had a high occurrence in records of birds feeding on fig trees, besides contributing to the increase of the germination rate of the seeds ingested whole. *Ficus* was an important food item also in the current study. In addition to *F. cestrifolia*, thrushes are also important seed dispersers of Brazilian Pepper (*Schinus terebinthifolius*), a pioneer tree native from South America, important in the recovery of degraded areas. The passage of seeds through the digestive tract is effective in increasing the rate of germination, probably due to chemical and physical actions of the digestion in thrushes (D'Avila et al. 2010). With a high fruit

consumption observed in the three analyses used (diet, isotopes and networks analysis) thrushes had been demonstrated to be important species for the maintenance of fragmented areas, due to their ability to disperse seeds at long distances, helping recovery of degraded areas (Emer et al. 2018). Because thrushes are common in forest all around the globe (Collar 2017) its role could also be important in several ecosystems.

In conclusion, the present study demonstrated the partition of resources and the niche overlap between sympatric thrushes. *Turdus* are morphologically similar species, with very similar diets and with variable levels of niche overlap. In addition, the present study brought a new approach to the network analysis based on the output of stable isotope mixing models, allowing comparisons between traditional dietary analysis and the isotopic approach, which reflects food items effectively assimilated in consumer tissues. It had been demonstrated the importance of fruits in the analysis of feces, SI and in bipartite networks based on both data sets. Thus, the study provides evidences on the importance of thrushes for seed dispersal, as they are omnivorous species, but predominantly frugivorous, are abundant in forest fragments throughout the year moving between forest patches and human-altered areas, and thus could contribute for the recovery fragmented areas.

References

- Abraão, D. B. L. et al. 2012. Differential seed germination of a keystone palm (*Euterpe edulis*) dispersed by avian frugivores. - *J. Trop. Ecol.* 28: 615–618.
- Almeida-Neto, M. and Ulrich, W. 2011. A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. - *Environ. Model. Softw.* 26: 173–178.
- Barrett, R. T. et al. 2007. Diet studies of seabirds: a review and recommendations. - *ICES J. Mar. Sci.* 64: 1675–1691.

- Bascompte, J. et al. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. - Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 100: 9383–9387.
- Bastos, R. F. et al. 2013. Dieta e estratégia alimentar de *Characidium rachovii* (Characiformes, Crenuchidae) em riachos de planície costeira do sul do Brasil. - Iheringia, Sér. Zool. 103: 335–341.
- Bello, C. et al. 2017. Atlantic frugivory: a plant–frugivore interaction data set for the Atlantic Forest. - Ecology 98: 1729.
- Belton, W. 1985. Birds of Rio Grande do Sul, Brazil. Part 2. Formicariidae through Corvidae. - American Museum of Natural History.
- Bispo, A. Â. and Scherer-Neto, P. 2010. Taxocenose de aves em um remanescente da Floresta com Araucária no sudeste do Paraná, Brasil. - Biota Neotrop. 10: 121–130.
- Bodey, T. W. et al. 2014. Species versus guild level differentiation revealed across the annual cycle by isotopic niche examination. - J. Anim. Ecol. 83: 470–478.
- Boecklen, W. J. et al. 2011. On the use of stable isotopes in trophic ecology. - Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 42: 411–440.
- Bond, A. L. and Hobson, K. A. 2012. Reporting stable-isotope ratios in ecology: recommended terminology, guidelines and best practices. - Waterbirds 35: 324–331.
- Brown, S. C. et al. 2012. Breaking with tradition: redefining measures for diet description with a case study of the Aleutian Skate *Bathyraja aleutica* (Gilbert 1896). - Environ. Biol. Fishes 95: 3–20.
- Carrano-Moreira, A. F. 2015. Insetos - manual de coleta e identificação (AF Carrano-Moreira, Ed.). - Technical Books.
- Cherel, Y. et al. 2008. Resource partitioning within a tropical seabird community: new information from stable isotopes. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 366: 281–291.

- Collar, N. 2017. Thrushes (Turdidae). - In: Hoyo, J. et al. (eds.), Handbook of the birds of the world alive. Lynx Editions.
- Colwell, R. K. and Futuyma, D. J. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. - Ecology 52: 567–576.
- da Silveira, N. S. et al. 2016. Effects of land cover on the movement of frugivorous birds in a heterogeneous landscape. - PLoS ONE 11: e0156688.
- Dalerum, F. et al. 2016. Network topology of stable isotope interactions in a sub-Arctic raptor guild. - Oecologia 182: 511–518.
- D'Avila, G. et al. 2010. The role of avian frugivores on germination and potential seed dispersal of the Brazilian Pepper *Schinus terebinthifolius*. - Biota Neotrop. 10: 45–51.
- Deagle, B. E. et al. 2005. Molecular scatology as a tool to study diet: analysis of prey DNA in scats from captive Steller sea lions. - Mol. Ecol. 14: 1831–1842.
- Dong, H. Y. et al. 2016. Winter diet and food selection of the Black-necked Crane *Grus nigricollis* in Dashanbao, Yunnan, China. - PeerJ 4: e1968.
- Durães, R. and Marini, M. A. 2005. A quantitative assessment of bird diets in the Brazilian Atlantic forest, with recommendations for future diet studies. - Ornitol. Neotrop. 16: 65–83.
- Elton, C. S. 1927. Animal ecology (Jackson and Sidgwick, Eds.). - University of Chicago Press.
- Emer, C. et al. 2018. Seed-dispersal interactions in fragmented landscapes - a metanetwork approach. - Ecol. Lett. 21: 484–493.
- Ferreira, C. J. S. et al. 1995. Atlas digital da estação ecológica do TAIM. - Bol. Gaúcho Geogr. 1: 146–147.
- Foster, M. S. 1987. Feeding methods and efficiencies of selected frugivorous birds. - Condor 89: 566–580.

- Franz, I. et al. 2018. Four decades after Belton: a review of records and evidences on the avifauna of Rio Grande do Sul, Brazil. - *Iheringia, Ser. Zool.* 108: e2018005.
- Fry, B. 2006. Stable isotope ecology. - Springer.
- Gasperin, G. and Pizo, M. A. 2009. Frugivory and habitat use by thrushes (*Turdus* spp.) in a suburban area in south Brazil. - *Urban Ecosyst.* 12: 425–436.
- Gause, G. F. 1934. The struggle for existence. - Williams and Wilkins.
- Gomes, V. S. M. et al. 2008. Birds foraging for fruits and insects in shrubby restinga vegetation, southeastern Brazil. - *Biota Neotrop.* 8: 21–31.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. - *Auk* 34: 427–433.
- Grinnell, J. 1924. Geography and evolution. - *Ecology* 5: 225–229.
- Harrison, N. M. et al. 2013. Observations of the under-described avifauna of the Mostardas Peninsula, Rio Grande do Sul, Brazil. - *Check List* 9: 391–399.
- Hellawell, J. M. and Abel, R. 1971. A rapid volumetric method for the analysis of the food of fishes. - *J. Fish Biol.* 3: 29–37.
- Herrera, L. G. M. and Reyna, J. C. E. 2007. Stable carbon and nitrogen isotopic discrimination in whole blood of Red-Throated Ant Tanagers *Habia fuscicauda*. - *J. Ornithol.* 148: 235–240.
- Hobson, K. A. 2011. Isotopic ornithology: a perspective. - *J. Ornithol.* 152: 49–66.
- Hurlbert, S. H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. - *Ecology* 59: 67–77.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. - *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 22: 415–427.
- Jackson, A. L. et al. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. - *J. Anim. Ecol.* 80: 595–602.

- Klein, A. H. F. 1998. Clima regional. - In: Seeliger, U. et al. (eds.), Os ecossistemas costeiro e marinho do extremo sul do Brasil. Ed. Ecoscientia.
- Leal, G. R. et al. 2017. Feeding and foraging ecology of Trindade petrels *Pterodroma arminjoniana* during the breeding period in the South Atlantic Ocean. - Mar. Biol. 164: 211.
- Levins, R. 1968. Evolution in changing environments. - Princeton Univ. Press.
- Lewinsohn, T. M. et al. 2006. Matrizes, redes e ordenações: a detecção de estrutura em comunidades interativas. - Oecol. Bras. 10: 90–104.
- Lopes, L. E. et al. 2016. A classification scheme for avian diet types. - J. Field Ornithol. 87: 309–322.
- MacArthur, R. and Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. - Am. Nat. 101: 377–385.
- Mallet-Rodrigues, F. 2010. Técnicas para amostragem da dieta e procedimentos para estudos do forrageamento de aves. - In: Matter, S. V. et al. (eds.), Ornitologia e conservação: ciência aplicada, técnicas de pesquisa e levantamento. Technical Books.
- Mancini, P. L. and Bugoni, L. 2014. Resources partitioning by seabirds and their relationship with other consumers at and around a small tropical archipelago. - ICES J. Mar. Sci. 71: 2599–2607.
- Manhães, M. A. et al. 2010. Diet of understorey birds in two Atlantic Forest areas of southeast Brazil. - J. Nat. Hist. 44: 469–489.
- Miranda, M. et al. 2014. Interaction patterns within a multi-herbivore assemblage derived from stable isotopes. - Ecol. Complex. 20: 51–60.
- Mohd-Azlan, J. et al. 2015. The role of habitat heterogeneity in structuring mangrove bird assemblages. - Diversity 7: 118–136.

- Morellato, L. P. C. and Haddad, C. F. B. 2000. Introduction: the Brazilian Atlantic forest. - *Biotropica* 32: 786–792.
- Motta-Marques, D. et al. 2013. O Sistema Hidrológico do Taim. - In: Tabarelli, M.; Rocha, C. F. D. R. & Piccoli, H., Lacerda, O. R. e L. D. de (eds.), *Dez anos do Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração no Brasil: achados, lições e perspectivas*. Editora Universitária da UFPE, pp. 197- 224.
- Narosky, T. e Yzurieta, D. 2012. Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay. (V. Mazzini Ed.) Asociación Ornitológica del Plata.
- Nazaro, M. G. and Blendinger, P. G. 2017. How important are arthropods in the diet of fruit-eating birds ? - *Wilson J. Ornithol.* 129: 520–527.
- Newsome, S. D. et al. 2007. A niche for isotopic ecology. - *Front. Ecol. Environ.* 5: 429–436.
- Ortiz-Pulido, R. et al. 2000. Frugivoría por aves en un paisaje fragmentado: consecuencias en la dispersión de semillas. - *Biotropica* 32: 473–488.
- Parnell, A. C. et al. 2010. Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. - *PLoS ONE* 5: e9672.
- Peterson, B. and Fry, B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18: 293–320.
- Piacentini, V. Q. et al. 2015. Annotated checklist of the birds of Brazil by the Brazilian Ornithological Records Committee. - *Rev. Bras. Ornitol.* 23: 91–298.
- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. - *Annu. Rev. Ecol. Syst* 4: 53–74.
- Post, D. M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. - *Ecology* 83: 703–718.
- Prado, P. I. and Lewinsohn, T. M. 2004. Compartments in insect - plant associations and their consequences for community structure. - *J. Anim. Ecol.* 73: 1168–1178.

- Ralph, P. C. et al. 1985. Analysis of droppings to describe diets of small birds. - J. Field. Ornithol. 56: 165–174.
- Ramsar 2013. The Ramsar Convention Manual: a guide to the Convention on Wetlands (Ramsar, Iran, 1971). - Ramsar Convention Secretariat.
- Ribeiro, M. C. et al. 2009. The Brazilian Atlantic forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. - Biol. Conserv. 142: 1141–1153.
- Rossmann, A. 1997. Determination of the carbon-13 content of sugars and pulp from fruit juices by isotope-ratio mass spectrometry (internal reference method) an European interlaboratory comparison. - Anal. Chim. Acta 340: 21–29.
- Sabino, U. et al. 2017. Diet of some passerines in south coast of Espírito Santo state, Brazil - Pap. Avulsos Zool. 57: 387–391.
- Sarmiento, R. et al. 2014. Partitioning of seed dispersal services between birds and bats in a fragment of the Brazilian Atlantic Forest. - Zoologia 31: 245–255.
- Scherer, A. et al. 2007. Padrões de interações mutualísticas entre espécies arbóreas e aves frugívoras em uma comunidade de restinga no Parque Estadual de Itapuã, RS, Brasil. - Acta Bot. Bras. 21: 203–212.
- Schoener, T. 1974. Resource partitioning ecological communities. - Science 185: 27–39.
- Silva, F. R. da 2010. Frugivoria e dispersão de sementes de *Ficus organensis* (Moraceae) por aves em um fragmento de mata de restinga, Pelotas, RS. - Rev. Bras. Ornitol. 18: 19–25.
- Silva-Costa, A. and Bugoni, L. 2013. Feeding ecology of kelp gulls (*Larus dominicanus*) in marine and limnetic environments. - Aquat. Ecol. 47: 211–224.
- Snow, D. W. and Snow, B. K. 1963. Breeding and the annual cycle in three Trinidad thrushes. - Wilson Bull. 75: 27–41.

- Tagliani, P. R. A. 2011. Ecologia da paisagem da Restinga da Lagoa dos Patos : uma contribuição para o manejo e conservação da Reserva da Biosfera (Tagliani P. R. A., Ed.). - Editora FURG.
- UNESCO (Organização das Nações Unidas para a Educação, a Ciência e a Cultura. Educação Ambiental) 1998. As grandes orientações da Conferência Tbilisi. - IBAMA.
- Vázquez, D. P. et al. 2007. Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. - *Oikos* 116: 1120–1127.
- Vizentin-Bugoni, J. et al. 2015. Birds of the Reserva Biológica do Mato Grande and surroundings, Rio Grande do Sul, Brazil. - *Check List* 11: 1–15.
- Vogel, H. F. et al. 2011. Coexistência entre *Turdus leucomelas* Vieillot, 1818 e *Turdus rufiventris* Vieillot, 1818 (Aves: Passeriformes) em um fragmento urbano de floresta com araucárias, sul do Brasil. - *Biota Neotrop.* 11: 35–45.
- Waechter, J. L. 1985. Aspectos ecológicos da vegetação de restinga no Rio Grande do Sul. - *Comun. Mus. Cienc. Tecnol. PUCRS, ser. Bot.* 33: 49–68.
- Wolf, N. et al. 2009. Ten years of experimental animal isotopes ecology. - *Funct. Ecol.* 23: 17–26.

Table 1. Contributions of potential dietary sources for the whole blood synthesis of three *Turdus* species sampled at the Taim Ecological Reserve in southern Brazil. Credibility Intervals (CI) of 95%.

Sources/ Birds	Omnivorous	Predators	Herbivorous	Detritivorous	C3 Fruits	C4-CAM Fruits
<i>T. amaurochalinus</i>	0–0.20	0.16–0.48	0–0.33	0–0.35	0.11–0.44	0–0.05
<i>T. albicollis</i>	0–0.27	0.05–0.38	0.002–0.35	0–0.35	0.08–0.42	0–0.08
<i>T. rufiventris</i>	0–0.17	0.12–0.72	0–0.28	0–0.28	0.04–0.54	0–0.04

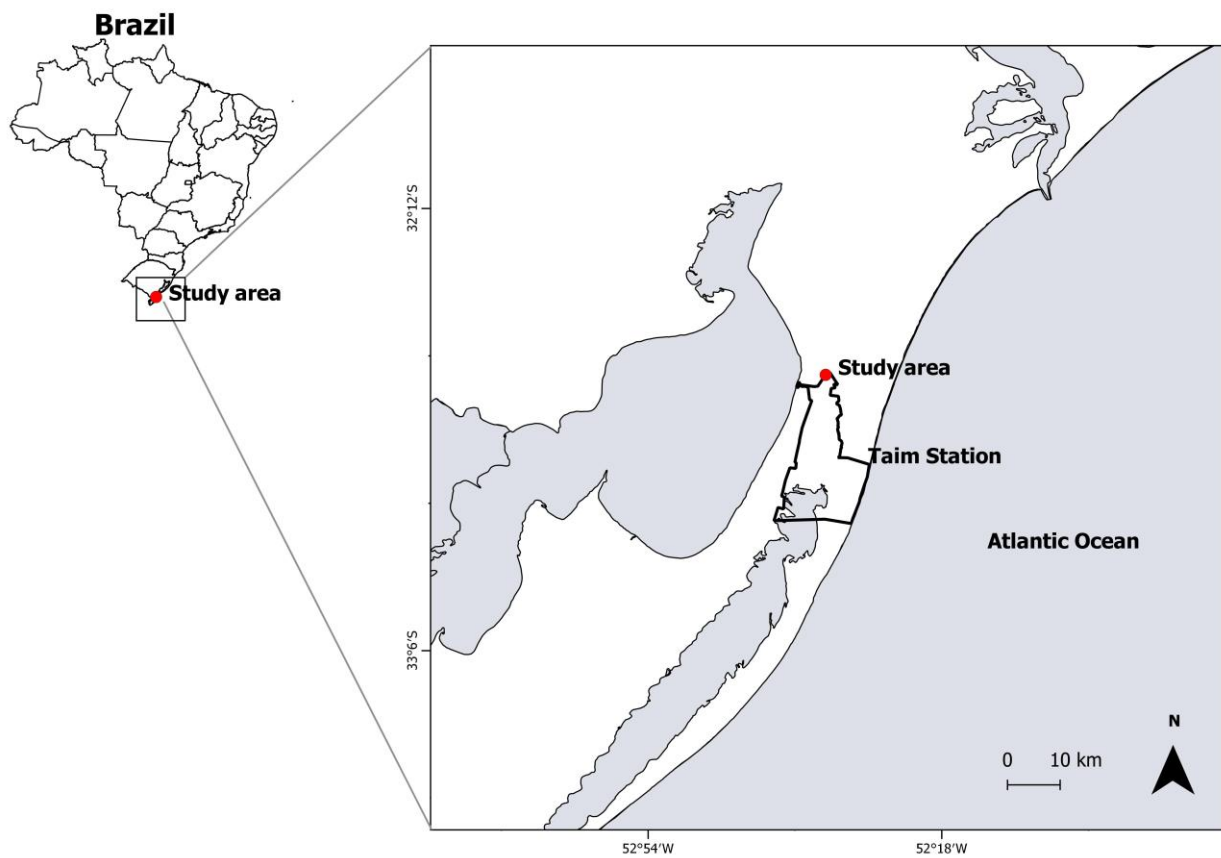


Figure 1. Map of the study area (red point) at the Taim Ecological Reserve (delimitation ESEC), located in the coastal plain of Rio Grande do Sul, southern Brazil.

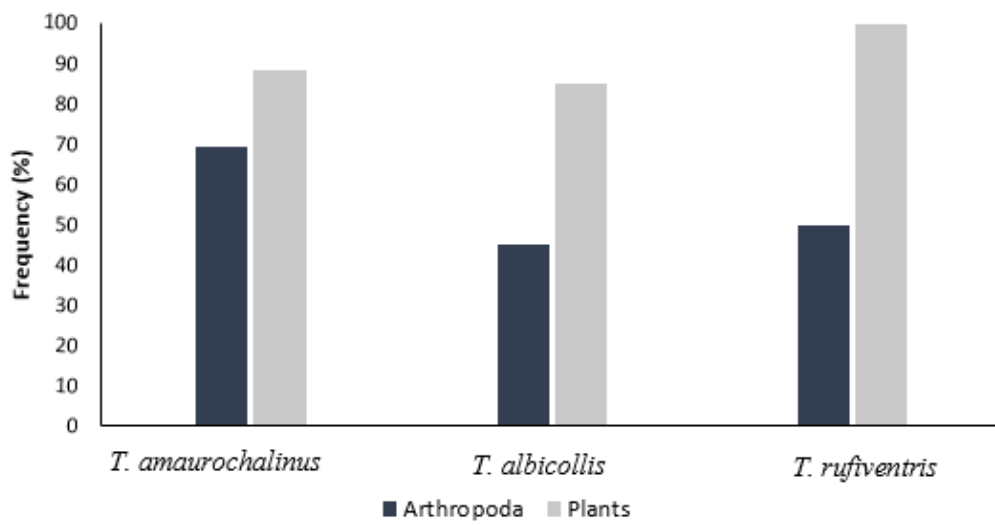


Figure 2. Frequency of occurrence (%) of plants and arthropods in feces of three species of *Turdus* spp.

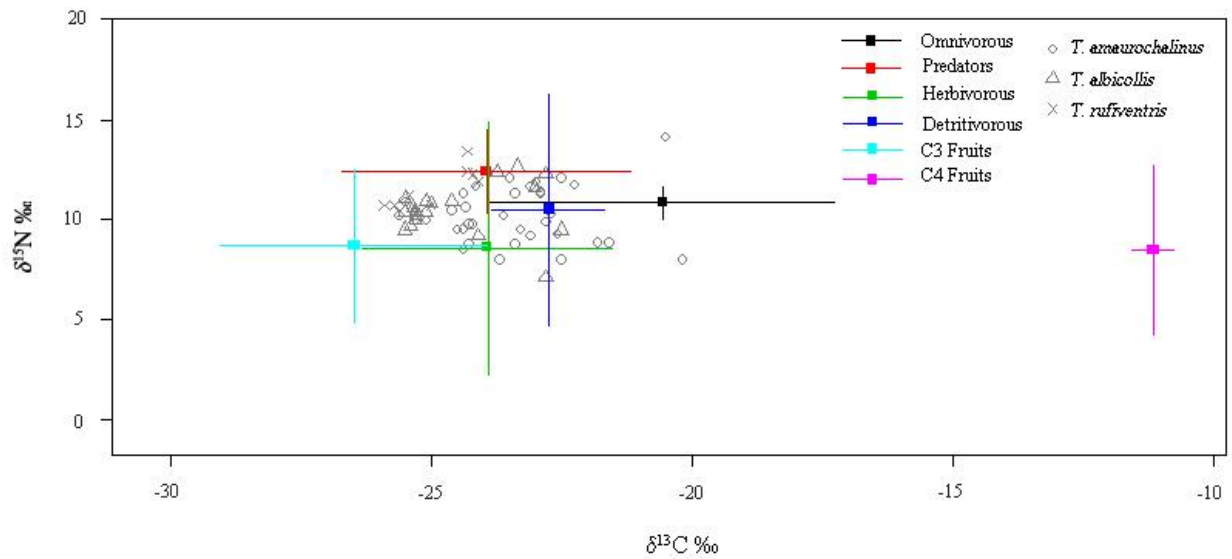


Figure 3. Values of $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ (‰) of potential food items (full symbols) and isotopic values in the blood of *Turdus* spp. sampled at the Taim Ecological Reserve (empty symbols). Source values are corrected with a source-consumer discrimination factor of 2.6‰ for $\delta^{15}\text{N}$ and 2.2‰ for $\delta^{13}\text{C}$.

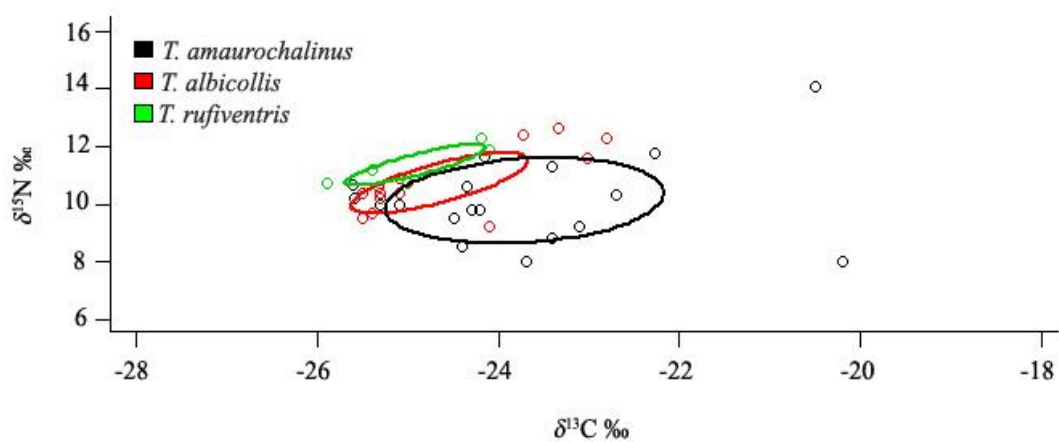
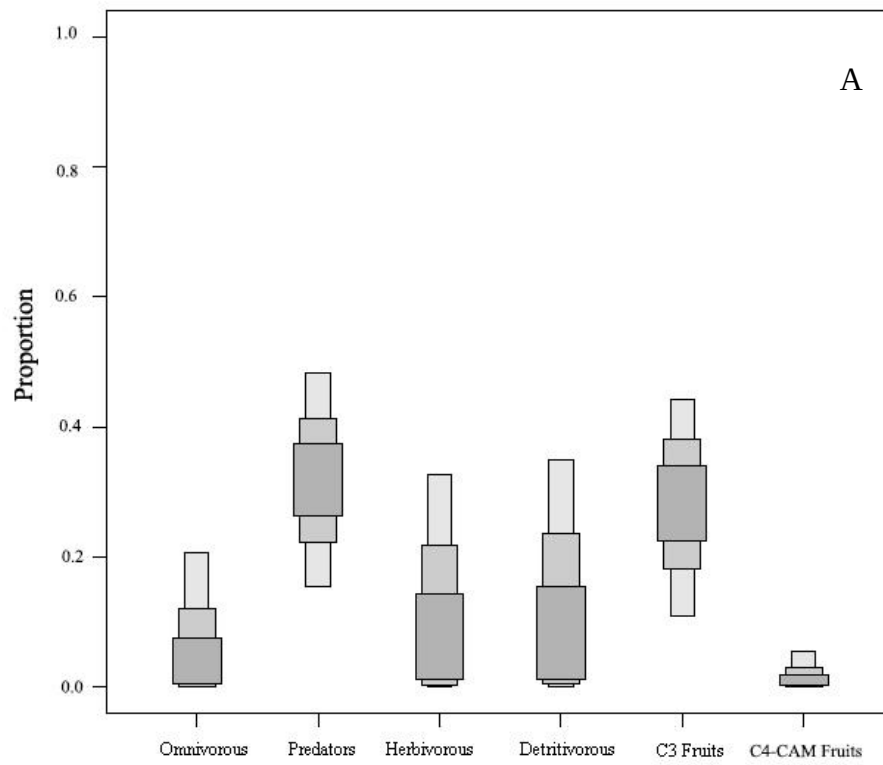
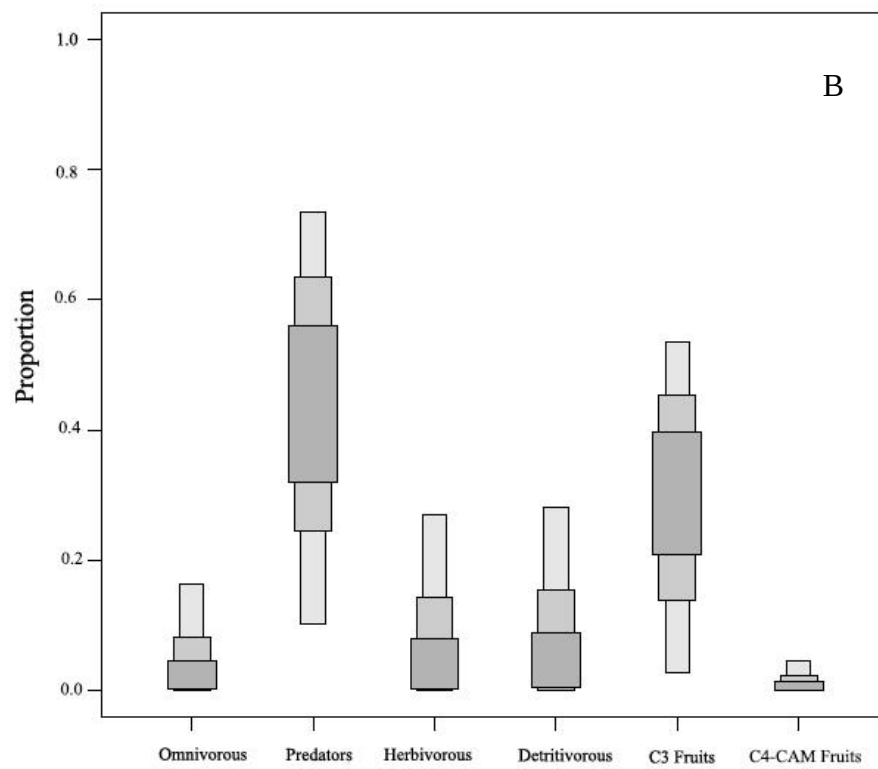


Figure 4. Isotopic niche of three *Turdus* species in the delta space (δ), based on areas of standard corrected ellipses (SEAc).

T. amaurochalinus



T. rufiventris



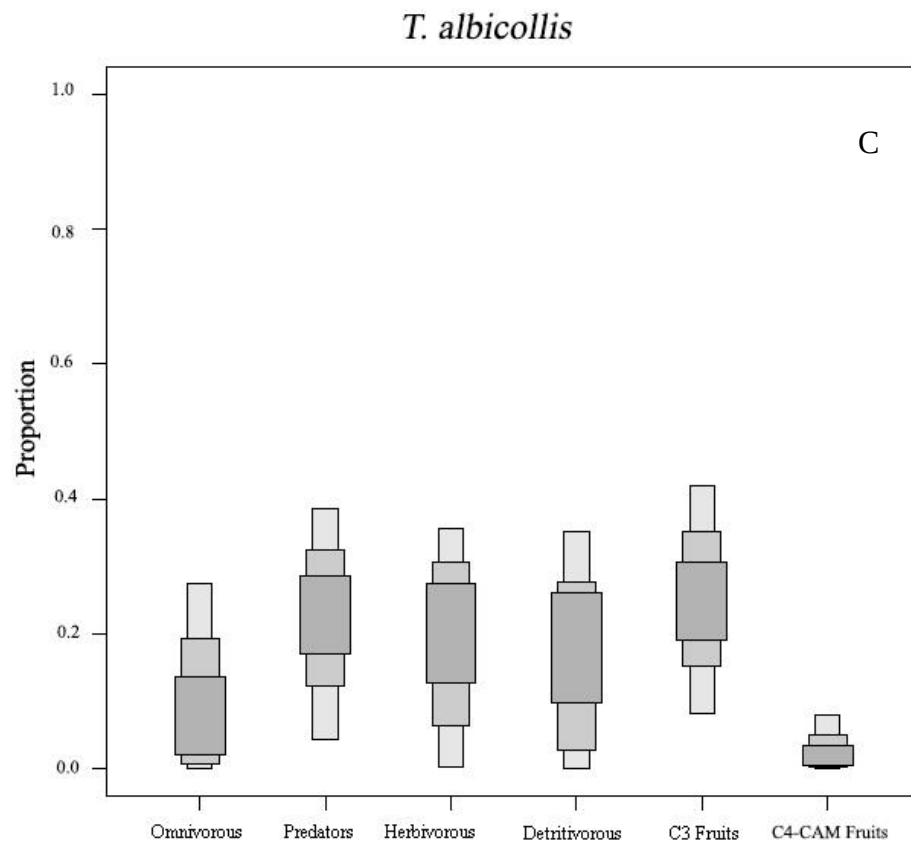


Figure 5. Contribution of different food sources to the stable isotope values in the whole blood of *Turdus* at the Taim Ecological Reserve in southern Brazil, modelled by Bayesian stable isotope mixing models.

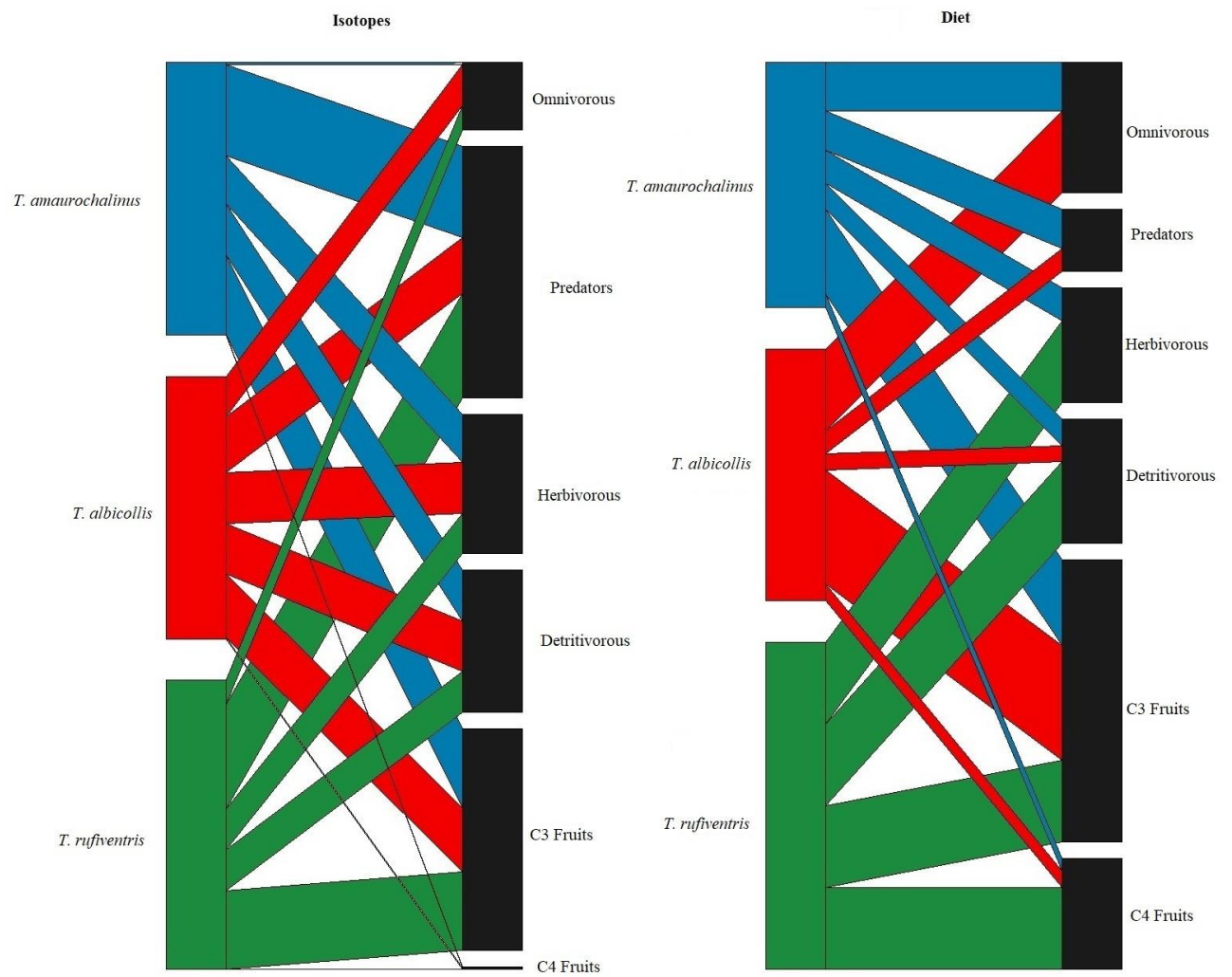


Figure 6. Food-consumer bipartite network for three *Turdus* species and their food items in southern Brazil. Links represent the consumption of a resource (right column) by each species (left column).

Supplementary material

Table S1. Diet composition of three *Turdus* species at the Taim Ecological Reserve, south Brazil, determined through fecal analysis. n = number of fecal samples collected. Frequency of occurrence (FO%), prey-specific numeric contribution (PN%), relative prey-specific volume contribution (PV%), prey-Specific Relative Importance Index (PSIRI%).

Taxa	<i>T. amaurochalinus</i> (n = 26)				<i>T. albicollis</i> (n = 20)				<i>T. rufiventris</i> (n = 4)			
	FO%	PN%	PV%	PSIRI%	FO%	PN%	PV%	PSIRI%	FO%	PN%	PV%	PSIRI%
Arthropoda	69.23	41.05	11.55	18.21	45.00	43.69	9.03	11.86	50.00	21.05	17.78	9.71
Chelicerata	-	-	-	-	10.00	2.91	0.80	0.19	-	-	-	-
Araneae	-	-	-	-	5.00	1.94	0.37	0.07	-	-	-	-
Scorpiones	-	-	-	-	5.00	0.97	0.43	0.04	-	-	-	-
Crustacea	11.54	3.16	0.38	0.21	10.00	6.80	2.08	0.44	-	-	-	-
Decapoda	11.54	3.16	0.38	0.21	10.00	1.94	0.83	0.16	-	-	-	-
Isopoda	-	-	-	-	5.00	4.85	1.25	0.11	-	-	-	-
Hexapoda	61.54	37.89	10.78	14.98	40.00	33.98	6.14	8.02	50.00	21.05	17.78	9.71
Insecta NI	42.31	12.63	1.70	2.81	20.00	3.88	1.78	0.76	25.00	5.26	1.75	1.00
Larvae	15.38	9.47	5.89	0.71	-	-	-	-	-	-	-	-
Isoptera	3.85	5.26	0.02	0.04	-	-	-	-	-	-	-	-
Blattodea	-	-	-	-	5.00	0.97	0.19	0.04	25.00	5.26	2.56	0.58

Coleoptera	11.54	3.16	0.94	0.15	-	-	-	-	25.00	5.26	12.82	1.86
Hymenoptera	15.38	6.32	2.21	0.61	25.00	29.13	4.17	2.11	-	-	-	-
Lepidoptera	3.85	1.05	0.01	0.02	-	-	-	-	-	-	-	-
Diptera	-	-	-	-	-	-	-	-	25.00	5.26	0.64	0.34
Plants	88.46	49.47	71.26	53.40	85.00	46.60	60.96	45.71	100.00	68.42	44.72	56.57
Plant fragments NI	46.15	12.63	33.87	13.49	25.00	4.85	10.98	2.72	75.00	15.79	35.41	28.12
Seed NI	3.85	1.05	0.05	0.02	5.00	22.33	3.46	0.21	25.00	42.11	2.56	2.40
Caryophyllales												
<i>Opuntia vulgaris</i>	3.85	1.05	2.00	0.06	5.00	0.97	3.33	0.09	25.00	5.26	0.13	0.80
Sapindaceae												
<i>Allophylus edulis</i>	3.85	1.05	1.02	0.04	-	-	-	-	-	-	-	-
Myrtales												
<i>Myrcine</i> sp.	23.08	20.00	10.81	2.48	20.00	8.74	13.70	2.38	25.00	5.26	6.63	1.61
Moraceae												
<i>Ficus cestrifolia</i>	50.00	13.68	23.52	11.31	50.00	9.71	29.48	13.51	-	-	-	-
NI	34.62	9.47	17.58	4.36	45.00	9.71	30.02	11.39	50.00	10.53	37.50	14.06

Table S2. Isotopic values of potential food items used in Bayesian isotope mixing models and mean isotopic values in the blood of three species of thrushes (*Turdus* spp.) sampled at the Taim Ecological Reserve in 2016 and 2017.

Taxa (sample size n)	Mean $\pm$ SD $\delta^{13}\text{C}$ (‰)	Mean $\pm$ SD $\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Birds		
<i>Turdus amaurochalinus</i> (36)	-23.4 $\pm$ 1.5	10.0 $\pm$ 1.5
<i>Turdus albicollis</i> (21)	-24.4 $\pm$ 1.1	10.4 $\pm$ 1.3
<i>Turdus rufiventris</i> (8)	-25.0 $\pm$ 0.7	11.6 $\pm$ 1.0
Potential food sources		
Omnivorous	-23.21	8.36
Hymenoptera: Formicidae sp. 1 (2)	-21.81	8.02
Hymenoptera: Formicidae sp. 2 (1)	-24.62	8.70
Predators	-26.13	9.82
Odonata (1)	-27.11	9.09
Araneae (2)	-25.15	10.56
Herbivorous	-26.12	6.01
Hemiptera: Pentatomidae (1)	-27.55	2.27
Lepdoptera (larvae) (2)	-25.58	4.48
Orthoptera (3)	-26.72 $\pm$ 0.3	4.68 $\pm$ 0.1
Hemiptera: Reduviidae (3)	-24.38 $\pm$ 0.1	8.93 $\pm$ 0.3
Diptera: Tipulidae (3)	-26.36 $\pm$ 0.06	9.68 $\pm$ 0.08
Detritivorous	-24.93	7.90
Coleoptera (larve) (2)	-24.22	11.68
Coleoptera: Scarabaeidae (1)	-25.07	4.71
Blattodea (3)	-25.50 $\pm$ 1.9	7.08 $\pm$ 2.3
Isoptera (3)	-24.93 $\pm$ 0.2	8.11 $\pm$ 0.3

C4-CAM Fruits	-13.35	5.88
<i>Bromelia antiacantha</i> (3)	-13.18 ± 0.1	3.78 ± 0.5
<i>Cereus uruguayanus</i> (3)	-13.54 ± 0.1	5.83 ± 1.3
<i>Opuntia vulgaris</i> (3)	-13.33 ± 0.06	8.04 ± 0.4
C3 Fruits	-28.66	6.11
<i>Passiflora</i> sp. 1 (3)	-26.75 ± 0.2	7.71 ± 0.7
<i>Passiflora</i> sp. 2 (2)	-28.01 ± 0.6	6.76 ± 0.9
<i>Solanum sisymbriifolium</i> (3)	-29.92 ± 2.2	8.64 ± 1.1
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (3)	-27.38 ± 0.4	8.17 ± 0.3
<i>Sideroxylon obtusifolium</i> (3)	-27.80 ± 0.8	5.48 ± 1.1
<i>Allophylus edulis</i> (3)	-28.39 ± 0.6	5.70 ± 1.0
<i>Eugenia uruguensis</i> (3)	-28.62 ± 0.4	6.63 ± 0.3
<i>Ficus cestrifolia</i> (3)	-29.10 ± 0.4	4.25 ± 0.3
<i>Chrysophyllum marginatum</i> (3)	-29.70 ± 0.2	5.49 ± 0.2
<i>Myrcine</i> sp. (3)	-30.96 ± 0.1	2.29 ± 0.1

CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPECTIVAS

O presente trabalho teve como objetivo avaliar os mecanismos de coexistência e partição de recursos alimentares de três espécies de *Turdus* spp. em matas paludosas na planície costeira do sul do Brasil. Para isso, foram utilizadas análises de fezes, isótopos estáveis (IE) e construção de redes de interações tróficas. A análise de fezes em conjunto com análise de IE fornece abordagens complementares, mais amplas e robustas, para estudos de sobreposição de nichos. Além disso, o presente estudo trouxe uma nova abordagem para a análise de redes baseada na saída do modelo de mistura de isótopos estáveis, permitindo comparações entre análises dietéticas tradicionais e a abordagem isotópica refletindo itens alimentares efetivamente assimilados nos tecidos dos consumidores. Desta forma, sugere-se que sejam realizados novos estudos que apliquem este tipo de análise utilizando outras espécies como modelo.

Os resultados deste trabalho demonstraram sobreposição de nicho e partição de recursos entre as espécies de sabiás simpátricos. As espécies tiveram um comportamento frugívoro, mesmo apresentando grande variedade de recursos nas amostras de fezes. A grande contribuição dos frutos, como demonstrado nas três análises tem importantes implicações ecológicas. O consumo de frutos pelos sabiás pode ser um aspecto fundamental para a dispersão de sementes, pois a passagem destas pelo trato digestivo das aves facilita sua germinação, demonstrando a importância das espécies para a manutenção de áreas florestais fragmentadas. Desta forma, sugere-se que estudos futuros que utilizem sabiás como modelos na recuperação de áreas degradadas sejam realizados. Além disso, estudos adicionais que avaliem as relações tróficas dos sabiás com outras espécies, em especial as frugívoras, devem ser realizados para tentar entender o padrão das redes de interações com maior número de consumidores.