



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Instituto de Biociências
Câmpus do Litoral Paulista



CONECTIVIDADE ENTRE ECOSSISTEMAS TERRESTRE, ÁGUA DOCE E MARINHO VIA FLUXO DE MATÉRIA ORGÂNICA

MONIQUE D'ASSUNÇÃO FORTUNA

SÃO VICENTE – SP

2020

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

“Júlio de Mesquita Filho”

INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS
CÂMPUS DO LITORAL PAULISTA

**CONECTIVIDADE ENTRE ECOSSISTEMAS TERRESTRE, ÁGUA
DOCE E MARINHO VIA FLUXO DE MATÉRIA ORGÂNICA**

MONIQUE D’ASSUNÇÃO FORTUNA

RONALDO A. CHRISTOFOLETTI (Orientador)

Tese apresentada ao Instituto de Biociências, Câmpus do Litoral Paulista, UNESP, para obtenção do título de Doutor no Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade de Ambientes Costeiros.

SÃO VICENTE – SP

2020

F745c	Fortuna, Monique D'Assunção Conectividade entre Ecossistemas Terrestre, Água doce e Marinho via Fluxo de Matéria Orgânica / Monique D'Assunção Fortuna. -- São Vicente, 2020 100 p. Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, São Vicente Orientador: Ronaldo Adriano Christofolletti 1. Ecologia de paisagem. 2. Ecologia costeira. 3. Cadeias Alimentares (Ecologia). 4. Ressurgência (Oceanografia). 5. Isótopos. I. Título.
-------	---

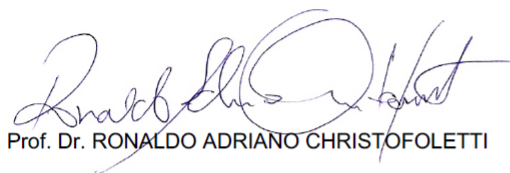
Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências, São Vicente. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

ATA DA DEFESA PÚBLICA DA TESE DE DOUTORADO DE MONIQUE D'ASSUNÇÃO FORTUNA, DISCENTE DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE DE AMBIENTES COSTEIROS, DO INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS - CÂMPUS DO LITORAL PAULISTA.

Aos 18 dias do mês de novembro do ano de 2020, às 14:00 horas, por meio de Videoconferência, realizou-se a defesa de TESE DE DOUTORADO de MONIQUE D'ASSUNÇÃO FORTUNA, intitulada **Conectividade entre ecossistemas terrestre e marinho via fluxo de matéria orgânica**. A Comissão Examinadora foi constituída pelos seguintes membros: Prof. Dr. RONALDO ADRIANO CHRISTOFOLETTI (Orientador - Participação Virtual) do Depto Ciências do Mar / UNIFESP, Profa. Dra. TÂNIA MARCIA COSTA (Participação Virtual) do Instituto de Biociências - Câmpus do Litoral Paulista / Unesp (por meio de videoconferência), Prof. Dr. CARLOS EDUARDO LEITE FERREIRA (Participação Virtual) da Univ.Federal Fluminense-Rio de Janeiro-RJ, Prof. Dr. LUIZ ANTONIO MARTINELLI (Participação Virtual) da Divisão de Funcionamento de Ecossistemas / UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO, Prof. Dr. PAULO DA CUNHA LANA (Participação Virtual) do Setor de Ciências da Terra/Centro de Estudos do Mar / Universidade Federal do Paraná. Após a exposição pela doutoranda e arguição pelos membros da Comissão Examinadora que participaram do ato, de forma virtual, a discente recebeu o conceito final APROVADA.

Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que após lida e aprovada, foi assinada pelo Presidente da Comissão Examinadora.



Prof. Dr. RONALDO ADRIANO CHRISTOFOLETTI

AGRADECIMENTOS

Agradeço a física Maria Goeppert-Mayer (1906-1972) por suas descobertas sobre os isótopos estáveis que junto de outros cientistas me permitiram desenvolver este trabalho. Durante o doutorado tive contato com muitas pessoas, fiz novas amizades, fortaleci amizades antigas e recebi a ajuda de muita gente! Sou grata a todos que cruzaram meu caminho e que me auxiliaram a realizar esta jornada.

Agradeço ao Ronaldo, pela orientação que vai além de um projeto científico, mas pelo desenvolvimento da profissional que me tornei. Gratidão a todos os membros do Laboratório de Ecologia e Gestão Costeira (Aline, André, Pôla, Fábio, João, Alexandre, Marcelo, Matheus, Maitê) pelas conversas, reuniões científicas, cafés, bolos, viagens, saídas de campo, revisões e colaborações.

Agradeço ao Plínio Camargo, pela atenção de todas as vezes que fui ao CENA (Esalq/USP), por ter viabilizado todas as análises de isótopos estáveis e pelas discussões científicas. Também sou grata a todos os professores, estudantes e funcionários do CENA, especialmente a Fabiana Fracassi que com seu modo materno acolhe, ensina, escuta, ajuda e acalma a todos.

Agradeço ao Sérgio Navarrete, o ecólogo que sempre admirei e que tive o prazer de ser orientada durante o sanduíche no Chile e a honra de ter sido acolhida por ele e sua família (Evie e Julien). Gratidão aos colegas de laboratório (Clara, Juan, Mirtala, Lucas, Erasmo, Simone, David, Mauro, José, Nicolás, Fran, Nicole), funcionários (Glenda, Ivan, Jaime, Tatiana, Rodrigo) e professores (Miriam, Dulce, Alejandro) da Estación Costera de Investigaciones Mariñas e da Universidad Católica de Chile. Agradeço aos amigos que fiz (Natalí, José, Allie, Montserrat, Ainara, Marina, Marcela, Marion, Brooke, Alejandra, Carolina, Joon, Vladimir, Rodrigo, Mono, Bea, Yayo) e a família (Claudia, Antônio, Diego, Sebastián, Lucas, Tomás e Clara) que me acolheu com tanto amor e comida “rica”, foram momentos incríveis que aqueceram os 11 meses em terras frias chilenas.

Gratidão a todos que me ajudaram nas saídas de campo e no processamento das infinitas amostras (Carol, Giu, Leonardo, Gabriela, Gabi, Emmanuele, Fernando, Débora, Cássio, Priscila, Loreal, Lester, Larissa, Gustavo, Dayane, Nicholas, Mariana, Gabriel, Marla e Andres). Gratidão aos amigos/amigas pela escuta, apoio e vibrações (Beatriz, Ana Lu, Mari, Cinthia, Sayão, Ana C, Creusa, Bel, Wal, Brunna, Dylbert, Debora, Rafaella, Vicky, Cida, Rute, Biga, Angélica, Tânia).

Minha profunda gratidão aos que me ensinaram a voar e que são o porto de chegada e partida, minha mãe, meu pai e minha irmã. À minha sobrinha Lis por me contagiar com sua alegria e ao Elloy, por ser 100% companheiro. Segui em frente por vocês!

Agradeço aos funcionários da UNESP e UNIFESP. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001, com o apoio financeiro processo nº 2016/24551-4, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) e da FONDECYT.

*Você pode ter o que quiser,
com persistência, determinação
e estratégia. Você é capaz!*
(Joe Vitale)

Sumário

Resumo.....	9
Abstract	10
Introdução geral	11
Conectividade.....	11
Ambiente costeiro e interação terra-mar	14
Conectividade em costões rochosos.....	16
Objetivos	18
Capítulo 1 – Influência das paisagens nos organismos bentônicos.....	20
Resumo.....	20
1.1. Introdução	20
1.2. Materiais e Métodos.....	23
1.2.1. Área de estudo.....	23
1.2.2. Grupos funcionais	25
1.2.3. Desenho experimental.....	27
1.2.4. Caracterização das fontes alimentares.....	27
1.2.5. Coleta das amostras.....	28
1.2.6. Caracterização das populações.....	29
1.2.7. Processamento laboratorial.....	29
1.2.8. Análises de isótopos estáveis	30
1.2.9. Análise dos dados.....	30
1.2.10. Reconstrução da dieta.....	32
1.3. Resultados	33
1.3.1. Variação isotópica nas fontes alimentares.....	33
1.3.2. Abordagem descritiva da comunidade	37
1.3.3. Comparações entre grupos funcionais em escala espacial	38
1.3.4. Variação em escala temporal por grupo funcional	43

1.3.5.	Variação em escala temporal por organismo.....	46
1.4.	Discussão.....	52
Capítulo 2 – Alteração da razão isotópica dos suspensívoros pela alimentação		58
	Resumo.....	58
2.1.	Introdução	58
2.2.	Materiais e Métodos	61
2.2.1.	Área de estudo.....	61
2.2.2.	Delineamento do experimento.....	62
2.2.3.	Montagem do experimento.....	63
2.2.4.	Processamento das amostras e análise de isótopos estáveis	64
2.2.5.	Análise dos dados.....	65
2.3.	Resultados	65
2.4.	Discussão.....	70
Capítulo 3 – Efeito da interação terra-mar nos mexilhões		72
	Resumo.....	72
3.1.	Introdução	72
3.2.	Materiais e Métodos	74
3.2.1.	Área de estudo.....	74
3.2.2.	Coleta e processamento das amostras	76
3.2.3.	Análises estatísticas.....	77
3.3.	Resultados	78
3.4.	Discussão.....	81
Conclusões		85
Material suplementar.....		87
Capítulo 1		87
Capítulo 3		90
Referências bibliográficas		91

Resumo

A conectividade ecológica entre ecossistemas é um processo dinâmico influenciado tanto por fatores físicos quanto fatores biológicos podendo afetar do indivíduo até a comunidade. O objetivo central da tese foi avaliar a influência de paisagens marinhas compostas por ecossistemas terrestre, de água doce e marinho no fluxo de matéria orgânica pela cadeia trófica. Primeiro foi investigado o tipo de via alimentar, pelágica ou bentônica, que promove a interação entre os ambientes. A interação foi avaliada pela variação de isótopos estáveis de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ nas espécies de grupos funcionais. Foi observada a variação espacial e temporal dos organismos, sendo que os filtradores bivalves foram o grupo com maior interação entre os ambientes, especialmente com o ambiente terrestre. Esta interação não aumentou com a estação chuvosa, em que era esperado o maior consumo de fontes alimentares de origem terrestres pelos organismos, devido ao maior aporte desta fonte alimentar. A principal fonte alimentar para as espécies foram as macroalgas, independente da variação espacial das paisagens e temporal. Foi realizado um experimento complementar para avaliar o efeito da paisagem terrestre na variação isotópica de animais suspensívoros (mexilhões e cracas). Os animais foram transplantados de costões rochosos marinhos para outros costões com influência de aporte terrestre, e foi avaliada a alteração no perfil isotópico dos organismos. Além disso, cracas foram transplantadas para diferentes paisagens no limite superior e inferior do entremarés testando a importância da zonação vertical nos processos de conectividade entre paisagens. Os mexilhões refletiram a composição isotópica do novo habitat, com variação entre o tipo de paisagem, reforçando a interação entre os ecossistemas pelos filtradores. Não foi possível avaliar a influência da paisagem na alteração alimentar de *C. bisinuatus* devido ao efeito do aparato experimental. Por fim, foi investigado o efeito da interação entre os ambientes costeiro e marinho nos aspectos individuais de filtradores. Foi avaliado o investimento energético em crescimento e reprodução nos mexilhões em águas costeiras enriquecidas pelo sistema de ressurgência no Chile e no Brasil. Foi visto que a condição individual e o investimento em reprodução dependeram do local, e o crescimento da espécie de mexilhão chileno foi maior nas paisagens de ressurgência. Este efeito pode refletir em um melhor desempenho da população em determinados costões rochosos. Assim, os resultados dos estudos desenvolvidos nesta tese sugerem a interação entre os ambientes terrestre e marinho, com variação espaço temporal. Este estudo trouxe importantes avanços do conhecimento sobre o entendimento da influência em diferentes níveis: paisagem, zonação vertical e indivíduos, considerando aspectos de conectividade do ambiente e populacionais.

Palavras-chaves: interação terra-mar, rios, florestas, ressurgência, cadeia alimentar, interação pelágica bentônica, macroalgas, isótopos estáveis

Abstract

Ecological connectivity between ecosystems is a dynamic process influenced by both physical and biological factors that can affect individuals and communities. The main objective of the thesis was to evaluate the influence of marine landscapes composed of terrestrial, freshwater and marine ecosystems in the flow of organic matter through the trophic chain. First, the type of pathway pelagic or benthic, which promotes interaction between environments was investigated. The interaction was evaluated by the variation of stable $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ isotopes in the species of functional groups. The spatial and temporal variation of the organisms was observed, and the filter-feeders were the group with the greatest interaction between environments, especially with the terrestrial environment. This interaction did not increase with the rainy season, when the largest consumption of food sources from terrestrial sources by the organisms was expected, due to the greater contribution of this food source. The main food source for the species was macroalgae, regardless of the spatial and temporal variation of landscapes. A complementary experiment was carried out to evaluate the effect of the terrestrial landscape on the isotopic variation of suspensivores animals (mussels and barnacles). The animals were transplanted from marine rocky shores to other shores influenced by terrestrial support, and the change in the isotopic profile of the organisms was evaluated. In addition, barnacles were transplanted to different landscapes at the upper and lower limits of the tides, testing the importance of vertical zonation of connectivity between landscapes. The mussels reflected the isotopic composition of the new habitat, with variation between the type of landscape, reinforcing the interaction between ecosystems by the filter feeding. It was not possible to evaluate the influence of the landscape on the dietary alteration of *C. bisinuatus* due to the effect of the experimental apparatus. Finally, the effect of the interaction between coastal and marine environments on mussel growth and reproduction aspects was investigated. Energy investment in growth and reproduction in mussels in coastal waters enriched by the upwelling system in Chile and Brazil was evaluated. It was seen that the individual condition and the investment in reproduction depended on the location, and the growth of the Chilean mussel species was greater in the upwelling seascapes. This effect may reflect a better performance of the population in certain rocky shores. Thus, the results of the studies developed in this thesis suggest the interaction between terrestrial and marine environments, with temporal space variation. This study brought important advances in knowledge about understanding the influence at different levels: landscape, vertical zonation and individuals, considering aspects of connectivity of the environment and population.

Keywords: land-sea interaction, rivers, forest, upwelling, food webs, pelagic-benthic coupling, macroalgae, stable isotopes

Introdução geral

Conectividade

A conectividade causa efeitos desde o nível de indivíduo até o ecossistêmico. O fluxo de materiais orgânicos/inorgânicos, de nutrientes e energia contribuem para o funcionamento dos ciclos biogeoquímicos (Ward, 1989; Talley et al., 2006; Sheaves, 2009; Domingos & Lana, 2017; Whitney et al., 2018), além de disponibilizarem maior quantidade e diversidade de fontes alimentares para os organismos (Chavez & Messié, 2009; Porter et al., 2014; Pérez et al., 2015). Isso aumenta as chances de sobrevivência do indivíduo e da comunidade, influenciando na produtividade, na dinâmica presa-predador, na cadeia alimentar e na resiliência do ecossistema (Wieters et al., 2003; Page et al., 2008; McMahon et al., 2012; Olds et al., 2012; Berkström et al., 2013; Hessing-Lewis & Hacker, 2013; Manel & Holderegger, 2013; Lees et al., 2016).

O termo conectividade tem origem em estudos de ecossistemas terrestres e tem sido debatido na literatura desde a década de 90 (Taylor et al., 1993; Sheaves, 2009), e dele derivou-se outras classificações (Tabela 1). Em um conceito ecológico, a conectividade pode ser definida como a movimentação de matéria (ex. sedimento, nutrientes), energia (ex. matéria orgânica) ou organismo (ex. migração, forrageamento) entre habitats ao longo do tempo e espaço por meio de fatores ecológicos ou físicos, que podem depender da história de vida dos animais e plantas (Sheaves, 2009). O movimento de materiais pode ser realizado através de estruturas físicas presentes na paisagem e que promovam a conexão entre as áreas, denominada conectividade estrutural (Tischendorf & Fahrig, 2000). Um exemplo são os corredores de árvores usados por insetos, aves e mamíferos para se deslocarem entre os fragmentos verdes (Pardini et al., 2005; Martensen et al., 2008; Mortelliti et al., 2010), como esses animais estão utilizando as estruturas e se movimentando por elas, é dito que ocorre também a conectividade funcional (Tischendorf & Fahrig, 2000). No entanto, tais estruturas não podem ser usadas por todas as espécies, neste caso os ambientes estão estruturalmente ligados, mas não funcionalmente conectados (Tischendorf & Fahrig, 2000). Deste modo, os ambientes mais suscetíveis a conectividade são aqueles com maior diversidade de estruturas físicas e de espécies com distintos comportamentos capazes de utilizar tais estruturas promovendo a conexão.

Tabela 1. Tipos de conectividade entre ecossistemas na ecologia.

Tipos	Definição	Referência
Conectividade (<i>connectivity</i>)	Dois sistemas estão conectados quando fatores físicos e/ou biológicos afetam significativamente um sistema em eventos ao longo do tempo e espaço.	Lowe & Allendorf, 2010; Talley et al., 2006;
Conectividade Estrutural (<i>structural connectivity</i>)	Caracterizada por atributos físicos da paisagem que conectam ambientes. São estruturas que potencializam a conectividade funcional.	Tischendorf & Fahrig, 2000
Conectividade Funcional (<i>functional connectivity</i>)	É relacionada com as características comportamentais do organismo, pois depende da sua interação com a paisagem. A estrutura da paisagem é utilizada para a movimentação e dispersão da espécie. O sucesso deste comportamento da história de vida do organismo está relacionado com as características do ambiente que facilitam ou impedem o movimento.	Tischendorf & Fahrig, 2000
Conectividade Genética (<i>genetic connectivity</i>)	Avalia os genes dos descendentes que dispersaram e tiveram sucesso em novos ambientes, por isto é associada a conectividade funcional. As alterações nas frequências dos alelos podem gerar ou não respostas no fitness do indivíduo.	Selkoe et al., 2016
Conectividade Hidrológica (<i>hydrologic connectivity</i>)	Quando a movimentação de partículas e/ou organismos é intermediada pela água, ocorrendo dentro do ciclo da água ou entre elementos do ciclo com distintas escalas espaciais.	Pringle, 2001
Conectividade Fluvial (<i>riverine connectivity</i>)	O rio é o elemento chave onde ocorre a transferência de energia, matéria e organismos.	Ward, 1997
Conectividade Estuarina (<i>estuarine connectivity</i>)	Quando os processos de troca ocorrem dentro de habitats do estuário ou com os ambientes terrestres e marinhos adjacentes.	Dale & Sheaves, 2016
Conectividade Ecológica terra-mar (<i>land-sea ecological connectivity</i>)	Conexão entre os ecossistemas terrestre e marinho na região costeira por processos físico-químico e/ou biológico.	Fang et al., 2018
Conectividade da Paisagem (<i>landscape connectivity</i>)	Conectividade dentro e/ou entre paisagens terrestres. O movimento entre os fragmentos é facilitado ou impedido pela paisagem.	Taylor et al., 1993
Conectividade da Paisagem Marinha (<i>seascape connectivity</i>)	Conectividade dentro e/ou entre paisagens marinhas. Esta paisagem é caracterizada por uma área heterogênea e dinâmica que inclui ambientes bentônico, pelágico e costeiro. Sendo classificada a partir de variáveis oceanográficas físicas, químicas, biológicas e geológicas, tais como o tipo de substrato, profundidade, temperatura, salinidade, produtividade, concentração de nutrientes e exposição as ondas. Possui alta variação na escala espacial e temporal.	Pittman, 2018; Karenyi et al., 2016; Boström et al., 2011

Além disso, o comportamento de movimentação ou dispersão de uma espécie para novas áreas pode promover a conectividade genética. Onde o sucesso reprodutivo de uma espécie após a dispersão pode gerar alterações nas frequências dos genes da população (Selkoe et al., 2016) e uma diversidade genética com potencial de resposta no fitness do indivíduo (Manel &

Holderegger, 2013) favorecendo a população. Por fim, outros termos de conectividade são utilizados na literatura e estão associados com o ambiente onde ocorrem os processos de interação e/ou que facilitam a movimentação dos elementos entre ou dentro dos ecossistemas (Tabela 1). Por exemplo, a conectividade pode ser facilitada pela água, ou ocorrer entre paisagens terrestres ou marinhas, ao longo de rios, nos estuários e entre o ambiente terrestre e o marinho (Ward, 1997; Tischendorf & Fahrig, 2000; Pringle, 2001; Selkoe et al., 2016; Fang et al., 2018).

Todos esses tipos de conectividade ocorrem ao longo de um espaço-tempo que podem ser afetados pela história de vida dos organismos e por fatores ambientais. Há espécies de animais que diariamente conectam fragmentos de habitat ou ecossistemas ao se movimentarem em busca de alimento ou de refúgio (Bollens et al., 1992; Ray, 2005; Berkström et al., 2012). Enquanto outros animais promovem a conexão em um tempo maior, como aves e cetáceos que migram anualmente para áreas de reprodução (Jenner et al., 2001; Trierweiler et al., 2014).

Por outro lado, a conectividade pode ser influenciada pelas condições ambientais como a temperatura, precipitação e correntes marinhas. Estes fatores variam ao longo do tempo e por isso podem causar respostas locais ou regionais, de curto ou longo prazo. Em determinadas regiões as chuvas podem inundar planícies (Thoms, 2003) ou promover o escoamento de material terrestre da superfície do solo para os rios (*runoff*), podendo ser transportado até os mares (Andrade et al., 2011; Porter et al., 2014; Fan & He, 2015). Sob condições específicas de vento de algumas regiões da costa oeste dos continentes, as correntes marinhas podem enriquecer as águas superficiais trazendo nutrientes do fundo do mar para a superfície estimulando o crescimento de fitoplâncton, este evento é denominado ressurgência, e o material pode ser transportado para a costa de modo heterogêneo (Wieters et al., 2003; Narváez et al., 2004). Tanto a ressurgência quanto a precipitação podem variar em intensidade e frequência ao longo dos anos, principalmente durante eventos de El Niño (Jaksic, 2001; Escribano et al., 2004). Portanto, a escala de influência da interação entre os ambientes depende não só da conectividade funcional e estrutural, mas também das condições ambientais que variam ao longo do espaço-tempo.

Devido as relações de conectividade contribuírem com o equilíbrio dos ecossistemas e serem amplamente complexas, ela é um desafio para os pesquisadores. Os impactos gerados pelas ações antrópicas e mudanças climáticas (Canuel et al., 2012; Marengo et al., 2013; Castello & Macedo, 2016) aceleram a necessidade em compreender os fatores e atores que promovem a conectividade entre habitats (Ward, 1989; Berkström et al., 2013) e os efeitos no funcionamento dos ecossistemas (Heller & Zavaleta, 2009). Este conhecimento é cada vez mais importante para a gestão dos recursos e uso do solo, para a criação de áreas protegidas e na avaliação dos efeitos

causados pela fragmentação de habitats e do aquecimento global (Kondolf et al., 2006; Berkström et al., 2013; Lees et al., 2016).

Ambiente costeiro e interação terra-mar

No aspecto da conectividade a região costeira apresenta alta relevância ecológica e se encontra ameaçada pelas atividades antrópicas. É uma região de transição composta tanto por ambientes terrestres quanto marinhos, abrangendo cerca de 594 mil km da superfície da Terra (Hammond 1990). Apresenta alta importância ambiental, social e econômica (Grafeld et al., 2017; Mehvar et al., 2018), a qual fornece serviços ecossistêmicos que foram valorados em US\$ 52 trilhões ao ano (Costanza et al., 2014). Nesta região estão inseridos ecossistemas como os costões rochosos, praias arenosas, dunas, restingas, lagoas, manguezais, marismas, estuários, recifes de corais, bancos de rodólitos e florestas de kelps. Todos eles são sistemas abertos ao fluxo de materiais e ao movimento de animais provenientes dos ambientes vizinhos em diferentes intensidades e escala espaço-temporal (Polis et al., 1997; Berkström et al., 2013; Porter et al., 2014; Conway-Cranos et al., 2015; Domingos & Lana, 2017). Deste modo, os ecossistemas costeiros estão conectando os ambientes terrestres e marinhos através do fluxo de matéria orgânica entre eles.

Materiais de origem terrestre podem entrar no ecossistema costeiro através da conectividade fluvial pelo deságue dos rios ao mar. Dentre as feições geomorfológicas costeiras, o aporte de água doce pode entrar de forma direta no mar ou de modo gradual, misturando água doce e salgada em uma zona de mistura (Lessa et al., 2018). Em todo o mundo centenas de rios enriquecem o ambiente costeiro com detritos vegetais e nutrientes provenientes das florestas vizinhas (Seitzinger et al., 2005; Boyer et al., 2006). Este material chega aos rios por meio do escoamento superficial do solo durante as chuvas, enchentes ou queda de materiais da mata ciliar (Ward, 1989; Andrade et al., 2011). É estimado mundialmente o aporte de 48 Tg (i.e. 48×10^6 toneladas) de nitrogênio por ano na zona costeira pelos rios (Boyer et al., 2006). Entre todos os continentes, a América do Sul se destaca com maiores aportes de carbono e nitrogênio total devido ao elevado índice pluviométrico e *runoff* das florestas adjacentes (Seitzinger et al., 2005). Parte do material transportado pelos rios é consumido por animais e entra como energia na cadeia alimentar costeira (Tallis, 2009; Porter et al., 2014; Pérez et al., 2015; Whitney et al., 2018), realizando a conectividade ecológica terra-mar, mas também há casos que este recurso não é utilizado por animais que habitam regiões próximas a foz de rios (Deegan & Garritt, 1997; Conway-Cranos et al., 2015; Puccinelli et al., 2016).

A outra via da interação terra-mar ocorre por meio do aporte de origem marinha que chega ao litoral. A quantidade também pode ser elevada, estima-se que anualmente os ambientes costeiros recebam entre 10 a 200 kg/m de material orgânico a deriva do mar (Polis et al., 1997) e até 591 mil toneladas de nitrogênio e 99 mil ton de fósforo pelo guano das aves marinhas (Otero et al., 2018). Este material alóctone ou subsídio pode afetar direta ou indiretamente a comunidade (Bustamante et al., 1995; Polis et al., 1997; Sanchez-Piñero & Polis, 2000; Dugan et al., 2003). Por exemplo, o guano age como fertilizante, aumentando a produtividade primária e influenciando indiretamente no aumento da densidade dos consumidores secundários (Wootton, 1991; Sanchez-Piñero & Polis, 2000). Já o aporte de macroalgas de deriva, entra na cadeia alimentar pela ação dos animais detritívoros e herbívoros. Este aporte é capaz de manter populações densas de consumidores primários e de predadores no ambiente costeiro, como macrofauna, insetos, aranhas, escorpiões, lagartos, aves e raposas (Bustamante et al., 1995; Polis & Hurd, 1996; Colombini & Chelazzi, 2003).

Além desses fatores, correntes marinhas que geram a ressurgência podem transportar maiores quantidades de nitrogênio, fósforo, fitoplâncton e zooplâncton para a costa (Wieters et al., 2003; Sumida et al., 2005; Kütter et al., 2014; Coelho-Souza et al., 2017). Neste caso, animais que são suspensívoros promovem a interação do meio aquático para o terrestre, também chamado de link pelágico-bentônico (Docmac et al., 2017; Puccinelli et al., 2019), sendo importantes para a transferência da energia entre os ambientes e na rede trófica. Os efeitos deste aporte na comunidade são variados, podem causar alterações na abundância de macroalgas e consumidores, e até regular a estrutura da comunidade (controle ascendente ou *bottom-up effect*) de costões rochosos (Menge, 2000; Nielsen & Navarrete, 2004; Wieters, 2005; Menge et al. 2018).

Considerando essas duas vias de entrada de material alóctone no ambiente costeiro, o costão rochoso se destaca em estudos de conectividade ecológica terra-mar. Isto ocorre porque é um sistema em microescala do que ocorre na região costeira, pois realiza a exata transição do meio terrestre ao oceano através da sua estrutura física de rochas irregulares. Esta feição do costão rochoso, pode ainda ser vista como paisagem, onde há a integração espacial da influência dos ambientes vizinhos, tais como estuários e florestas. Por ser um ecossistema de fácil acesso e com diversidade de espécies tem sido amplamente usado como modelo de estudo de conectividade ecológica terra-mar (Menge, 2000; Nielsen & Navarrete, 2004; Martinez et al., 2019).

Conectividade em costões rochosos

O costão rochoso é um sistema exposto ao aporte de material de origem terrestre (bosques, mangues e rios) e marinha pelos ecossistemas vizinhos. Por ser um ambiente de transição apresenta um gradiente de exposição ao mar que varia desde uma faixa que permanece constantemente submersa (zona sublitoral) à outra que recebe apenas o spray marinho (zona supralitoral), e entre elas uma faixa intermediária com períodos do dia alagada e emersa (zona entremarés) dependendo da variação da maré (Little et al., 2009). Deste modo, os organismos se distribuem ao longo do costão rochoso de acordo com suas características fisiológicas e tolerância para suportarem as variações de temperatura, umidade e exposição às ondas, além dos fatores biológicos como a competição por espaço e o risco à predação (Poloczanska et al., 2008, Little et al. 2009).

A comunidade bentônica do costão rochoso do entremarés é composta por macroalgas, biofilme (i.e. associação de microalgas, bactérias e fungos), invertebrados sésseis e sedentários e vertebrados visitantes, como peixes que usam a região na maré alta para alimentação. Os animais podem ser agrupados em categorias de acordo com o modo de alimentação. A primeira delas abrange a maior parte das espécies, pertencendo ao grupo funcional dos suspensívoros (*suspension feeders*), que são animais capazes de reter partículas de matéria em suspensão na água para se alimentarem (Jorgensen 1966). Além disso, quando eles apresentam uma estrutura capaz de selecionar as partículas por tamanho e formato, através da geração de uma corrente, são classificados em suspensívoros filtradores (*suspension filter-feeding*) como os mexilhões e esponjas (Jorgensen 1966). Os suspensívoros podem ingerir plâncton, detritos, esporos e filamentos de macroalgas (Santelices & Martínez, 1988; Hunt & Alexander, 1991; Miller & Page, 2012).

Um segundo grupo funcional importante são os raspadores (*grazers*) representados por gastrópode, chítôn, isópode, equinodermos, entre outros (Hawkins et al. 1983). Certos grupos como as lapas e quítons apresentam aparatos bucais especializados para raspar o substrato. Este grupo consome biofilme, algas calcáreas, macroalgas e larvas recém assentadas (Steneck & Watling, 1982; Aguilera, 2011). E o último grupo, os predadores que podem consumir exclusivamente outros animais ou serem onívoros. Como por exemplo a estrela do mar, *Heliaster* sp., que se alimenta predominantemente de mexilhão (Navarrete & Manzur, 2008), o caramujo *Stramonita* sp. consome craca, bivalve, gastrópode e poliqueto (Ingham, 1977; Watanabe & Young, 2006), enquanto os caranguejos apresentam uma preferência por recurso de origem animal mas podem consumir algas (Christofolletti et al., 2010; Silva et al., 2017).

Essa variabilidade no modo de alimentação dos organismos do costão rochoso e as interações tróficas faz com que aumente a possibilidade de conexão entre os ecossistemas. Os grupos funcionais podem intermediar o processo de interação terra-mar, através do consumo direto dos materiais de origem terrestre e marinha presentes na água, por exemplo pelo link pelágico-bentônico realizado pelos suspensívoros e filtradores (Porter et al., 2014; Richoux et al., 2014). Ou de modo indireto, como os raspadores e predadores, ao consumirem materiais e presas que assimilaram elementos dos ambientes vizinhos (Aldana et al., 2017). Além disso, a observação dos predadores permite investigar o potencial de transferência dos recursos alóctones dentro da cadeia alimentar (Docmac et al., 2017). Deste modo, os grupos funcionais podem ser bons modelos para investigar a conectividade ecológica terra-mar.

Mas para terem sucesso como modelo é necessário aliar uma ferramenta que identifique os materiais consumidos pelos animais. O isótopo estável é um instrumento molecular que têm ganho cada vez mais espaço nos estudos ecológicos de cadeia alimentar (Layman et al., 2012) pela sua versatilidade para investigar nichos, tamanho da cadeia e a contribuição das fontes alimentares na dieta (Rossi et al., 2004; Corbisier et al., 2006; Lefebvre et al., 2009; Domingos & Lana, 2017). Para isso são usados os isótopos estáveis de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) para compreender a posição trófica e de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) para obter informações sobre a origem dos materiais consumidos (Peterson & Fry, 1987; Post, 2002). O valor de $\delta^{13}\text{C}$ varia pouco entre a fonte alimentar e o consumidor, esta característica permite identificar se o animal ingeriu e assimilou por exemplo, plantas terrestres, fitoplâncton e macroalgas (Tallis, 2009; Docmac et al., 2017; Puccinelli et al., 2019). Por esta razão a ferramenta também tem sido usada para avaliar o consumo de fontes terrestres e marinhas por comunidades costeiras, investigando a conectividade entre os ecossistemas (Dugan et al., 2003; Domingos & Lana, 2017; Bongiorno et al., 2018; Graham et al., 2018).

A conexão entre os ambientes pelos animais pode ser afetada por fatores que alteram a composição e a disponibilidade das fontes alimentares aos grupos funcionais. Por exemplo, o acesso a recursos de origem terrestre depende da proximidade do costão rochoso a bosques e água doce, do tamanho e volume dos rios, da presença de mata ciliar e da frequência de precipitação (Andrade et al., 2011; Porter et al., 2014). Já o aporte marinho pode variar com a geomorfologia e correntes costeiras (Wieters et al., 2003; Tapia et al., 2014). Além dos fatores físicos, tem o aspecto biológico, como a posição que o organismo ocupa nas faixas do costão rochoso pode influenciar no tempo de acesso ao recurso. Na região do entremarés, os suspensívoros e filtradores que ocupam a faixa inferior possuem maior tempo de alimentação do que aqueles da faixa

superior (Little et al., 2009). Com isso, alguns grupos podem ter acesso a maior quantidade e diversidade de fontes alimentares do que outros, o que pode refletir em um melhor desempenho do animal.

Com a disponibilidade e acesso ao recurso, os organismos estão menos expostos a condições estressantes e podem direcionar sua energia ao crescimento e reprodução (Pulgar et al., 2013). Mexilhões do entremarés no Chile e na Califórnia tiveram aumento no investimento reprodutivo em ambientes próximos de ressurgência (Phillips, 2007; McCabe & Navarrete, 2018), favorecendo a produção de larvas, dispersão e conectividade genética. Portanto, a conectividade em costões rochosos é um processo dinâmico que pode afetar certas espécies e ser facilitado por grupos funcionais de acordo com os fatores físicos e biológicos, podendo ser investigada utilizando a composição isotópica dos consumidores e das fontes alimentares.

Objetivos

O principal objetivo da tese foi avaliar a influência de paisagens marinhas compostas por ecossistemas terrestre, de água doce e marinho no fluxo de matéria orgânica pela cadeia trófica e nos aspectos populacionais de organismos do entremarés do costão rochoso. Os resultados preenchem lacunas sobre a conectividade ecológica em ambientes costeiros que são áreas suscetíveis a impactos antrópicos por via terrestre e marinha. A conexão entre os ecossistemas foi avaliada entre paisagens de costões rochosos influenciados por fontes marinhas (ex. ressurgência) e terrestres (ex. florestas e água doce) que podem alterar a composição das fontes alimentares para os animais bentônicos.

No capítulo 1, foi investigado o tipo de via alimentar que promove a interação entre os ambientes. O modelo escolhido foram espécies que se alimentam das partículas presentes na água (suspensívoros), os consumidores do bentos (raspadores) e consumidores secundários (predadores) que são responsáveis por transferir a energia para os níveis tróficos superiores. A hipótese testada foi que os ambientes interagem via alimentação dos animais suspensívoros, onde os organismos nas paisagens próximas de fontes terrestres se alimentam de matéria orgânica terrestre. O segundo aspecto, foi investigar se essas relações são alteradas pelo aumento de material orgânico terrestre na água. Testando a hipótese de que a conectividade com ecossistemas terrestres é maior durante as estações climáticas de maior precipitação devido ao aumento do aporte terrestre pelos rios para o oceano.

No capítulo 2, foi avaliada a influência da paisagem terrestre na variação isotópica de animais suspensívoros, sob a perspectiva da alteração do perfil de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ com a mudança de habitat, e consequentemente com a alteração das fontes alimentares. Além disso, integrou-se o estudo na escala de paisagens costeiras (centenas de metros a quilômetros) com uma avaliação sobre a influência da altura que o organismo ocupa nos costões rochosos para testar a variação em menor escala espacial. Neste capítulo foi realizado um experimento transplante para testar a hipótese de que mexilhões e cracas de uma mesma população alteram o perfil isotópico com a mudança da paisagem marinha original para um habitat com influência terrestre. Este experimento foi equivalente aos experimentos laboratoriais de troca de dieta com a avaliação do tempo que os tecidos dos animais levam para refletir a nova dieta alimentar. Em escala local, cracas foram transplantadas para diferentes paisagens em duas alturas do costão rochosos (limite superior e médio do entremarés) testando a importância da zonation nos processos de conexão entre paisagens.

Por fim, no capítulo 3, foi investigado o efeito da interação entre ambiente costeiro e marinho nos aspectos de crescimento e reprodução dos mexilhões. Foi testada a hipótese de que a interação com o ambiente marinho influencia no desempenho individual dos filtradores. Para isso, foi avaliada a condição individual para o crescimento e o investimento energético em reprodução dos mexilhões em águas costeiras enriquecidas pelo sistema de ressurgência no Chile e no Brasil. A hipótese foi que a disponibilidade de recurso favorece o crescimento e a reprodução dos animais de costões rochosos influenciados pela ressurgência.

Capítulo 1 – Influência das paisagens nos organismos bentônicos

Resumo

Os ambientes costeiros são influenciados pelo aporte de material marinho e terrestre que variam em escala espacial e temporal, como no período chuvoso em que há o aumento da descarga de água doce ao oceano. Os animais bentônicos podem consumir este material e promover a interação entre os ecossistemas, transferindo esta energia ao longo da cadeia trófica. Neste estudo, foi investigada a interação terra-mar através das vias de alimentação pelágica e bentônica dos invertebrados de costões rochosos próximos a fontes terrestres e marinhas. A influência do aporte marinho foi avaliada em paisagens expostas ao mar e da ressurgência costeira, e o aporte terrestre nas paisagens próximas de floresta de Mata Atlântica e de rios, e ainda na estação climática seca e chuvosa. A interação dos ambientes foi investigada pelo perfil isotópico de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ na escala espacial e temporal dos organismos divididos em 5 grupos funcionais: produtores primários (algas e biofilme), suspensívoros filtrador (bivalves) e passivo (cracas), raspadores (lapas e isópoda) e predadores. As paisagens e a estação climática influenciaram na composição isotópica dos grupos funcionais e das espécies, ocorrendo maior variação entre as paisagens dentro dos grupos. Suspensívoros filtradores e passivos promoveram a interação com o ambiente marinho, enquanto apenas os filtradores interagiram com o meio terrestre, por meio da maior contribuição de matéria orgânica terrestre na dieta. O consumo deste material não aumentou na estação chuvosa com o maior aporte de água doce para a costa. Em todas as paisagens foram registradas uma alta contribuição de macroalgas na dieta alimentar dos consumidores, tanto pela via pelágica como pela bentônica através dos raspadores. A via pelágica foi o principal meio de interação do ambiente costeiro com o ecossistema marinho e terrestre. No entanto, a comunidade bentônica do costão rochoso mostrou uma forte ligação com o aporte de materiais autóctones em distintas paisagens e estratégias alimentares dos consumidores.

1.1. Introdução

A conectividade entre ecossistemas é um processo ecológico de movimentação de materiais em diferentes escalas espaciais e temporais influenciada por fatores físicos e biológicos que interferem na cadeia alimentar (Polis et al., 1997; Fang et al., 2018). A disponibilidade de

fontes alóctones para os organismos é influenciada por características dos ambientes doador e receptor. Os ambientes doadores exportam matéria orgânica e nutrientes para os ecossistemas vizinhos. A água é um excelente meio para transportar estes elementos, agindo via correntes marinhas (Colombini & Chelazzi, 2003; Narváez et al., 2004; Puccinelli et al., 2019), rios (Seitzinger et al., 2005) para a região costeira, e chuva, ao escoar detritos terrestres da superfície do solo para os rios (Thoms, 2003; Hladysz et al., 2012) ou para o mar. O volume do aporte deste material pode variar em escala temporal, como ocorre na estação climática chuvosa onde há um aumento do aporte terrestre para rios e oceano (Andrade et al., 2011) em comparação com os meses secos. Além disso, alterações nos regimes climáticos de chuva e vento causado pelas mudanças climáticas podem afetar na disponibilidade de recurso pelos rios e ressurgência. Já o ambiente receptor deve apresentar características que favoreçam a entrada de fontes alóctones. Por exemplo, na região costeira, a orientação da costa é um dos fatores que interfere na entrada de subsídios marinhos, como as algas que são depositadas em maiores quantidades em determinadas praias (Polis & Hurd, 1996) e a influência da ressurgência que atinge de modo diferenciado o litoral (Narváez et al., 2004; Puccinelli et al., 2019).

Além das características dos ambientes, para ocorrer a interação entre os ecossistemas, os organismos do ambiente receptor devem ser capazes de consumirem o subsídio (Polis et al., 1997; Hladysz et al., 2012), o qual pode ser realizado através de uma via direta ou indireta. Na primeira via, as espécies se alimentam diretamente do recurso do ambiente emissor. Este é o caso de invertebrados e peixes de rios que consomem frutos e detritos das florestas ribeirinhas. Já em costões rochosos, ecossistemas de transição entre o ambiente terrestre e marinho, esta via ocorre pelas espécies consumidoras de material em suspensão, que também ingerem subsídios terrestres, só que provenientes de rios e manguezais próximos (Tallis, 2009; Cresson et al., 2016; Pérez et al., 2016).

Dentre os suspensívoros, a remoção de partícula suspensa na água pode ser realizada de modo ativo, através da movimentação de cílios gerando correntes para a filtração da água e seleção das partículas (Riisgård & Larsen, 2010). Estes animais são conhecidos como filtradores (ex. bivalves) e são usados em estudos de interação terra-mar de áreas costeiras (Porter et al., 2014; Puccinelli et al., 2019). Os organismos suspensívoros (ex. cracas) também podem consumir o material de forma passiva, onde as partículas em suspensão são aderidas aos apêndices com fileiras de cerdas através do movimento da água, este processo é pouco seletivo e de baixo gasto energético (Dame et al., 2001; Riisgård & Larsen, 2010). As duas estratégias alimentares dos suspensívoros podem influenciar na quantidade e tipo de fonte alimentar consumida, podendo apresentar diferenças na interação entre os ecossistemas (Richoux et al., 2014).

A segunda via de interação entre ecossistemas ocorre com o consumo indireto das fontes alóctones, em que o animal consome um organismo que assimilou essas fontes. Invertebrados raspadores de biofilme podem consumir material de origem marinha ou terrestre que foram incorporados ao biofilme (Steneck & Watling, 1982; Aguilera, 2011; Hladysz et al., 2012). Muitas espécies de larvas assentam no biofilme para completarem o desenvolvimento. Logo, a interação dos ambientes costeiros com meio marinho e terrestre pode ser influenciado pelas estratégias alimentares das espécies.

Entender como a matéria orgânica dos ambientes adjacentes entram na cadeia alimentar do ecossistema costeiro é crucial para conhecer o estado de conectividade terra-mar, em quais condições ela ocorre e quais organismos são elementos chave para este processo. Aqui, foi investigada a influência das paisagens na estrutura de espécies abundantes na comunidade e como os grupos funcionais conectam os ambientes pela sua alimentação através do perfil de isótopos estáveis de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$). O $\delta^{13}\text{C}$ é uma excelente ferramenta para identificar fontes alimentares marinhas e terrestres (Conway-Cranos et al., 2015; Cresson et al., 2016), pois a assinatura do material marinho apresenta altos valores de $\delta^{13}\text{C}$ (Corbisier et al., 2014) em relação ao material orgânico terrestre (Domingos & Lana, 2017; Gorman et al., 2019). O $\delta^{15}\text{N}$ é geralmente usado para calcular a posição trófica (Post, 2002) dos animais, e no ecossistema marinho pode também ser um indicador de ressurgência por meio do nitrogênio enriquecido nessas regiões (Miyake & Wada, 1967) comparado com o nitrogênio reciclado. Foram avaliadas as diferenças na dieta entre os grupos funcionais suspensívoros, raspadores e carnívoros pela variação isotópica em escala espacial e temporal. A variabilidade espacial foi investigada nas paisagens de costões rochosos próximos as fontes marinha, de água doce, floresta e de ressurgência. A mudança na composição isotópica em escala temporal foi avaliada nas estações climáticas verão chuvoso e inverno seco.

O ecossistema marinho pode interagir com a região costeira através de correntes marinhas, como a ressurgência. Este aporte de águas pelágicas *offshore* tem sido amplamente estudada e mostra forte ligação da variação da intensidade da ressurgência com o aumento da disponibilidade de nutrientes e variabilidade espacial em clorofila-a para espécies de filtradores e macroalgas bentônicas, resultando em aumento de biomassa (Wieters et al., 2003; Nielsen & Navarrete, 2004; Wieters, 2005), tamanho e densidade (Menge et al., 2008; Smith et al., 2009). Deste modo, os organismos possuem um importante papel na interação dos compartimentos pelágico-bentônico. Estes processos também são estudados no Brasil, onde a ressurgência ocorre em menor escala espacial, temporal e intensidade, do que na costa oeste do continente (Franchito et al., 2008). Entretanto, também foram observados a influência da ressurgência no aumento da biomassa de

animais bentônicos e na transferência para níveis tróficos superiores (De Léo & Pires-Vanin, 2006; Corbisier et al., 2014).

Primeiramente, na abordagem descritiva da comunidade foi testada a hipótese de que os consumidores sedentários e sésseis possuem menor abundância e tamanho corporal em paisagens próximas do aporte terrestre. Em seguida, foi previsto que os perfis isotópicos dos grupos funcionais variam com as paisagens em escala espacial e temporal com as estações climáticas. Também foi previsto que os organismos nas paisagens próximas da água doce e floresta apresentam maior assimilação de matéria orgânica terrestre comparada com as paisagens marinhas, e ainda que este suprimento seja maior na estação climática chuvosa.

1.2. Materiais e Métodos

1.2.1. Área de estudo

A ecoregião costeira sudeste do Brasil (22°S–29°S) é formada por baías, estuários, praias arenosas e costões rochosos com áreas altamente urbanizadas (ex. baía de Guanabara no Rio de Janeiro e baía de Santos) contrastando com áreas preservadas por unidades de conservação (Lessa et al., 2018). Apresenta centenas de rios que deságuam anualmente 22.904 m³/s diretamente ao mar, com áreas de drenagem e volume de aporte variado, que contribuem com 56% desta vazão no período chuvoso (Alves et al., 2005; Oliveira et al., 2018). Além disso, a região apresenta a floresta costeira de Mata Atlântica, um ecossistema com alta diversidade de árvores (Oliveira-Filho & Fontes, 2000; Ribeiro et al., 2009) que podem atingir 10 m de altura. Esta floresta tem distribuição desde o litoral, nas adjacências de costões rochosos, até o interior, ocupando áreas mais altas (1.000 m de altitude), cercando as bacias hidrográficas costeiras (Andrade et al., 2011; Morellato & Haddad, 2000) e contribui com fonte de matéria orgânica terrestre para rios e oceano (Andrade et al., 2011). Assim, este mosaico de ambientes traz para a ecoregião sudeste diferentes paisagens costeiras.

O clima desta ecoregião é caracterizada pelo predomínio de clima subtropical úmido com dois períodos definidos de chuva e temperatura (Knoppers et al., 1999; Alves et al., 2005; Alvares et al., 2013; Bernardino et al., 2015). A estação climática seca ocorre entre abril e setembro com valores médios mensais de aproximadamente 100 mm de precipitação, com baixa temperatura (~20°C), enquanto na estação climática chuvosa (outubro a março) pode variar em média de 100 a 300 mm, com temperatura de 25 °C ao mês (Bernardino et al., 2015). Entretanto, a pluviosidade

tem aumentado ao longo dos anos, sendo esperado um aumento na intensidade e frequência na região sudeste do Brasil (Bernardino et al., 2015).

Do ponto de vista oceânico, a costa sudeste pode ser influenciada pelo aporte marinho gerado pela ressurgência, sendo o mais importante deles em Cabo Frio (Rio de Janeiro) (Coelho-Souza et al., 2012; Mazzuco et al., 2018). Neste local ocorre uma mudança de orientação da costa com quebra da plataforma e, combinado com ventos fortes de nordeste, frequentes no verão, resultam na ressurgência que se estende até 20 km distante da costa com alta produtividade (Valentin, 2001). A biomassa de fitoplâncton nesta área pode ser até 3 vezes maior do que fora da influência de ressurgência (Giannini & Ciotti, 2016; Fernandes et al., 2017).

Portanto, o ambiente costeiro sudeste é um mosaico de áreas influenciadas por rios, florestas e ressurgência. Para avaliar a influência do material terrestre e marinho destes ambientes doadores para a costa, foi selecionado o costão rochoso como ambiente receptor do aporte de material. A interação com os ambientes terrestre e marinho foi avaliada de acordo com a proximidade do costão rochoso destas fontes, sendo dividido em 5 categorias de paisagens (Figura 1):

- i) “Marinha”: caracterizada por costões rochosos com influência primariamente marinha, da plataforma continental costeiras e oceânicas, sem o efeito de fontes terrestres próximas (água doce e floresta de mata atlântica);
- ii) “Ressurgência”: uma região marinha sob a influência de ressurgência costeira, também sem aporte próximo de água doce e floresta de mata atlântica, tendo vegetação rasteira e cacto na margem acima dos costões rochosos;
- iii) “Água doce”: os costões rochosos desta categoria são destacados pela influência de fontes terrestres pela proximidade à rios e estuários (~ 2 km) que podem ou não passar por manguezais. Estes costões rochosos, não apresentam florestas de mata atlântica densas na porção superior do costão rochoso de transição para o ambiente terrestre, mas podem apresentar gramíneas na margem superior e possuem influência marinha;
- iv) “Floresta”: a categoria com a prevalência da mata atlântica densa por toda a faixa superior dos costões rochosos, contribuindo com o aporte terrestre. Também é influenciada por fonte de origem marinha, e sem a influência de rios próximos;
- v) “Terrestre-Marinha”: costão rochoso exposto a fonte marinha e terrestre pelo contato com o mar, pela proximidade à rios (~ 2 km), com ou sem manguezais e com floresta de mata atlântica na faixa superior.

Em cada paisagem foram selecionados 3 costões rochosos (Figura 1). Os rios das paisagens água doce e terrestre-marinha são perenes com área de drenagem entre 24 a 1.100 km² (tabela suplementar S1) e como não há um monitoramento nacional dos rios das áreas de estudo, a vazão foi estimada a partir de rios com características similares da região. Estima-se a vazão média anual de 23 m³/s baseado no rio Mambucaba de 685 km² (Oliveira et al., 2018), podendo atingir mais de 0,25 m³/s por dia no período chuvoso como o rio Mãe Isabel da baía do Araçá (São Paulo) (Carrilho, 2015).

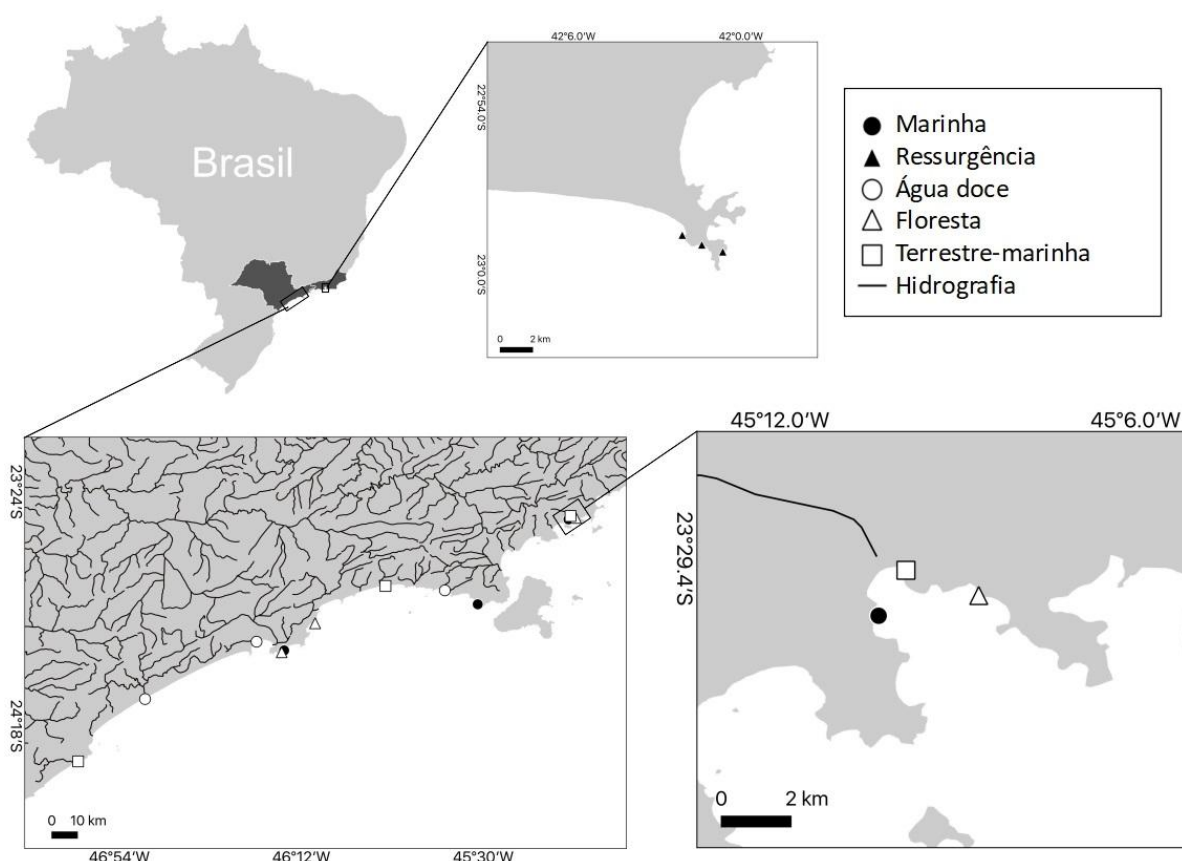


Figura 1. Área de estudo divididas por paisagens (símbolos), cada uma com 3 localidades. Coordenadas geográficas na tabela suplementar S1.

1.2.2. Grupos funcionais

A interação entre as paisagens foi avaliada com animais de diferentes grupos funcionais alimentares para investigar quais os grupos e estratégias de alimentação que melhor interagem com os ambientes vizinhos, através de diferentes vias de entrada da matéria orgânica do ambiente

para a cadeia alimentar. Foi investigado o link pelágico-bentônico realizado pelos suspensívoros que podem consumir diretamente os recursos de origem marinha, terrestre e bentônica presentes na água e também a via bentônica realizada pelos animais que consomem o biofilme e que são importantes presas dos consumidores secundários. O biofilme é constituído primariamente por uma matriz extracelular de polímeros sintetizados por bactérias e outros microorganismos (Decho 2000), e pode conter larvas de zooplâncton recém assentadas, esporos de macroalgas e partículas terrestres. Reconhecendo a complexidade de classificação dos organismos em grupos funcionais, foi adotada uma divisão considerando o nível trófico, a estratégia alimentar e de captura do alimento (Tabela 2), baseada em Riisgard & Larsen (2010) e Brusca et al. (2018).

Na categoria nível trófico foram avaliados os produtores primários: biofilme e duas principais macroalgas para acompanhar a variação de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ nas paisagens dessas fontes alimentares; e os consumidores. Os consumidores foram separados em 3 níveis em relação a estratégia alimentar: (i) onívoro, animais alimentadores de matéria vegetal e animal; (ii) carnívoro, alimentação exclusivamente por fonte animal; e (iii) onívoro/carnívoro, onívoro com preferência por presas de origem animal. Por fim, os consumidores foram classificados de acordo com suas estratégias de captura do alimento: (i) suspensívoro filtrador, espécies de bivalves que geram corrente de água para capturarem o alimento em suspensão; (ii) suspensívoro passivo, cracas que retém partículas nos cirrus através do fluxo de água do ambiente; (iii) raspadores, lapas e isópoda que raspam o biofilme das rochas; (iv) predador ativo, que possuem uma captura ativa de animais vivos, localizando a presa e manuseando até a ingestão (Tabela 2). Nesta categoria foram incluídos o gastrópode carnívoro *Stramonita brasiliensis* consumidor preferencialmente da craca *Tetraclita* sp., além de bivalves e lapas (Watanabe & Young, 2006), e o caranguejo onívoro/carnívoro, *Pachygrapsus transversus* consumidor de macroalgas com preferência por bivalves, cracas *Chthamalus* sp., lapas e *Ligia* sp. (Cannicci et al., 2002; Christofolletti et al., 2010; Oliveira et al., 2015).

Tabela 2. Classificação dos grupos funcionais de acordo com o nível trófico, estratégia alimentar e de captura de alimento.

Nível trófico	Estratégia alimentar	Estratégia de captura	Organismos
Produtor primário			Biofilme; Macroalgas: <i>Ulva</i> sp., <i>Chaetomorpha</i> sp.
Consumidor	Onívoro	Suspensívoro filtrador	Bivalves: <i>Mytilaster solisianus</i> , <i>Perna perna</i> , <i>Magallana gigas</i>
		Suspensívoro passivo	Cracas: <i>Chthamalus bisinuatus</i> , <i>Tetraclita stalactifera</i>
		Raspador	Lapas: <i>Lottia subrugosa</i> , <i>Fissurella clenchi</i> Isópoda: <i>Ligia exotica</i>
	Carnívoro	Predador ativo	Gastrópoda: <i>Stramonita brasiliensis</i>
	Onívoro/Carnívoro	Predador ativo	Caranguejo: <i>Pachygrapsus transversus</i>

1.2.3. Desenho experimental

Considerando que os animais podem promover a interação terra-mar através da alimentação e que variáveis ambientais podem influenciar nesta interação, foram desenvolvidos dois desenhos experimentais para avaliar a influência espacial e temporal das paisagens. Para avaliar a variação espacial pela influência de paisagens marinhas e terrestres nas interações tróficas dos grupos funcionais dos costões rochosos, foi analisada a influência da matéria orgânica de origem marinha, terrestre e bentônica das 5 paisagens costeiras na composição da dieta dos consumidores, através da variação isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$. O segundo desenho testou a influência temporal do aporte terrestre na composição dieta, a partir da variação entre estação climática seca e chuvosa na alimentação dos grupos funcionais e das espécies. Neste caso, a paisagem ressurgência foi retirada da análise, porque ela não é influenciada pela estação chuvosa.

1.2.4. Caracterização das fontes alimentares

Conhecer as fontes alimentares é importante para estimar a contribuição dos itens na dieta dos animais. Foram consideradas as fontes pelágica marinha, terrestre e bentônica por macroalgas para os dois grupos de suspensívoros. Para os raspadores além das duas últimas fontes foi também considerada a fonte pelágica por zooplâncton e bentônica por biofilme. A fonte pelágica dos

animais suspensívoros em todas as paisagens foi estimada por dados da literatura (Pucci, 2016) de matéria orgânica em suspensão para o grupo dos suspensívoros filtradores e passivos e de zooplâncton para os raspadores, ambos coletados próximo as áreas de estudo, na baía do Araçá (23°48'38,1"S 45°24'25,3"O).

Por outro lado, a fonte terrestre foi caracterizada a partir de amostras do manguezal e da floresta de mata atlântica para avaliar este aporte nas paisagens com influência terrestre. Foram amostradas no manguezal folhas de plantas C3 (n = 5 amostras por espécie) de *Avicennia schaueriana*, *Laguncularia racemosa*, *Rhizophora racemosa*, *Hibiscus tiliaceus*, e de plantas C4 (n = 8, por espécie) *Spartina alterniflora* e *Spartina* sp., além da serrapilheira (n = 3) e do sedimento (n = 4). Também foram coletadas amostras de serrapilheira (n = 3) e sedimento (n = 8) na mata atlântica da paisagem floresta. Ambas as amostragens foram realizadas uma única vez em 2016 e foram usadas para estimar a contribuição de fonte terrestre na dieta dos grupos funcionais nas paisagens água doce e terrestre-marinha, enquanto na paisagem floresta foram usados apenas os dados obtidos da mata atlântica. A caracterização da fonte bentônica por macroalgas foi estimada a partir das coletas realizadas em todas as paisagens de *Ulva* sp. e *Chaetomorpha* sp. e com mais 4 espécies (*Porphyra* sp., *Galaxaura* sp., *Padina* sp. e *Sargassum* sp.) amostradas em 5 costões rochosos de São Paulo entre 2016 e 2018. Enquanto a fonte bentônica por biofilme foi obtida para todas as paisagens e estações climáticas coletas dos animais.

As duas espécies de predadores ativos compartilham fontes alimentares em comum com algumas diferenças (Cannicci et al., 2002; Watanabe & Young, 2006), por este motivo, a contribuição das fontes foi estimada para cada uma das espécies com dados coletados em campo em cada paisagem e estação climática. Em ambas, a contribuição pelágica foi representada pelo consumo de espécies suspensívoras (Docmac et al., 2017) e bentônicas. Para o carnívoro *S. brasiliensis* foi considerada as fontes alimentares por *M. solisianus*, *P. perna* e *T. stalactifera* e para o onívoro/carnívoro *P. transversus* o consumo de *M. solisianus*, *P. perna* e *C. bisinuatus* como uma mistura de fontes de origem pelágica. A contribuição bentônica foi avaliada pelas duas espécies de lapas para ambos os carnívoros, e para *P. transversus* foi incluída *L. exotica* e a fonte bentônica por macroalgas.

1.2.5. Coleta das amostras

Os grupos funcionais foram coletados após dois meses do término das estações climáticas seca e chuvosa, em novembro e dezembro de 2017 e maio de 2018 respectivamente, enquanto na paisagem ressurgência a coleta foi realizada ao final de junho de 2018. Essas medidas foram

adotadas porque o tecido muscular possui uma taxa de renovação (*turnover*) de 3 a 6 meses (Gorokhova & Hansson, 1999; Tallis, 2009), assim garantindo que a resposta isotópica reflita o acumulado do período climático de interesse. As atividades de campo foram realizadas na faixa do entremarés durante a maré baixa. Os organismos foram retirados manualmente e o biofilme coletado com o uso de uma escova. Todas as amostras foram transportadas em caixas térmicas até o laboratório e congeladas a -20°C para o processamento. Foram coletados 5 organismos em cada local e período, e cada um deles correspondeu a uma réplica, exceto para *C. bisinuatus* em que foi considerado uma réplica entre 10 a 15 indivíduos para obter massa suficiente para a amostra.

1.2.6. Caracterização das populações

Para avaliar se a estrutura da população varia nas paisagens foram analisadas a abundância e o tamanho corporal das cracas *C. bisinuatus* e *T. stalactifera* e lapas *L. subrugosa* e *F. clenchi* pelo método de foto-quadrados seguindo o desenho experimental da variação espacial dos grupos funcionais. No entremarés superior foram utilizados 20 quadrados (10 x 10 cm) para amostragem de *C. bisinuatus* e na faixa do entremarés desde o limite inferior de *Chthamalus* sp. até a franja do infralitoral dominada por macroalgas foram amostrados 40 quadrados (25 x 25 cm) para os outros animais, todos distribuídos aleatoriamente em 200 m de extensão no costão rochoso (Christofoletti et al., 2011). Os dados foram obtidos durante as coletas da estação climática chuvosa e as imagens foram analisadas no programa *Image J* (Rasband 1997-2018). O tamanho corporal foi definido para as cracas pelo comprimento do opérculo e as lapas o comprimento das conchas. O número de réplicas por paisagem variou entre as espécies nas análises do tamanho corporal. *Chthamalus bisinuatus* teve 150 réplicas por localidade, *T. stalactifera* variou entre 215 a 910 por paisagem, *L. subrugosa* entre 312 a 521 indivíduos e *F. clenchi* entre 46 a 324.

1.2.7. Processamento laboratorial

O processamento das amostras foi realizado de acordo com as características dos organismos. Foi usado o músculo adutor dos bivalves, o músculo do maior quelípodo de *P. transversus*, os tecidos moles sem os órgãos dos gastrópodes (*S. brasiliensis*, *L. subrugosa* e *F. clenchi*) e todo o corpo mole da craca *T. stalactifera*. As amostras de *L. exotica* e *C. bisinuatus* foram acidificadas por 24 horas em ácido clorídrico 10% para remoção da quitina e carbonato, respectivamente, e lavados com água destilada. Todas as amostras foram secas (60°C, 48h) e maceradas em graal até formar um pó fino. As amostras de biofilme foram submetidas a um spray de HCl 10%, filtradas em filtros esterilizados de pré-combustão (GF/F-0,45 mm, 520°C, 4h) com

água deionizada e secos em estufa (60°C, 24h). O procedimento aplicado nos tecidos dos produtores primários consistiu na lavagem e remoção de epífitas das macroalgas e plantas terrestres, secagem (60°C, 24h) e trituração no micromoinho ou maceradas com nitrogênio líquido. Para o sedimento foi adicionado HCl 10%, lavado em água destilada, secos em estufa (60°C, 48h) e macerados.

1.2.8. Análises de isótopos estáveis

As amostras dos organismos foram pesadas em balança de precisão ($\pm 0,001$ mg) e adicionadas entre de 0,8 a 1 mg de peso seco das amostras de origem animal, 2,3 a 2,7 mg vegetal e sedimento em cápsulas para análise em espectrômetro de massas de razão isotópica. Nas amostras de biofilme foram recortadas seções do filtro e colocadas nas cápsulas. As análises foram realizadas no Laboratório de Ecologia Isotópica do Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA/USP). Os valores foram expressos com a notação delta (δ) com o desvio dos padrões de $\delta^{13}\text{C}$ baseado em padrões secundários relacionados a rocha calcária de PeeDee e nitrogênio atmosférico para $\delta^{15}\text{N}$. Os cálculos foram realizados com a fórmula:

$\delta^{13}\text{C}$ ou $\delta^{15}\text{N}$ (‰) = $[(R \text{ amostra}/R \text{ padrão}) - 1] \times 10^3$, onde R é a razão de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ou $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ da amostra e padrão. Algumas das amostras de animais apresentaram a razão C:N > 3,5‰ indicando alto teor de lipídios. Uma vez que os lipídios podem afetar na composição de $\delta^{13}\text{C}$ (DeNiro & Epstein, 1978), foi aplicada a correção matemática em todas as amostras de animais (Post et al., 2007): $\delta^{13}\text{C}_{\text{corrigido}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{não tratado}} - 3,36 + 0,99 \times \text{C:N}$

1.2.9. Análise dos dados

A caracterização da estrutura da população de cracas e lapas foi avaliada usando análises de variância (ANOVA) com os fatores, paisagem (fixo, 5 níveis) e local (aleatório, aninhado, 3 níveis). A análise de abundância foi realizada no pacote GAD (Sandrini-Neto & Camargo, 2019) do software R (R Core Team 2019) e para fatores significativos, os grupos foram comparados usando o teste a posteriori Student-Newman-Keuls (SNK). Na análise de tamanho corporal, os dados foram analisados no pacote nlme (Pinheiro et al., 2019) para modelos lineares mistos devido ao desbalanceamento dos níveis.

A avaliação da conectividade através das análises isotópicas foi adaptada e dividida em três modelos devido a ausência de organismos em algumas localidades das paisagens e estações

climáticas. O primeiro desenho fatorial avaliou a variação isotópica dos grupos funcionais entre as paisagens. Os fatores analisados foram: paisagem (fixo, 5 níveis), grupo funcional por nível trófico e estratégia de captura (fixo, ortogonal, 5 níveis: produtor primário, suspensívoro filtrador, suspensívoro passivo, raspador e predador ativo) e espécie (aleatório, aninhado em grupo funcional, 2 níveis). Nessa análise foram usados os dados coletados na estação climática chuvosa, pois foi o mesmo período de amostragem da paisagem ressurgência com as outras paisagens. Para resolver o problema de balanceamento das réplicas e aumentar o poder do teste foram selecionadas as duas espécies abundantes dos grupos funcionais, sendo eles o biofilme e a *Ulva* sp. dos produtores primários, *M. solisianus* e *P. perna* dos suspensívoros filtradores e *L. subrugosa* e *L. exotica* de raspadores. Também por causa do baixo número de réplicas em *P. perna* foram usadas os dados de duas localidades por paisagem.

A segunda análise de variância testou a variação temporal do aporte de material terrestre entre as estações climáticas em cada paisagem, exceto em ressurgência. Foi usado o modelo de 4 vias com os fatores paisagem (fixo, 4 níveis), estação climática (fixo, ortogonal, 2 níveis), grupo funcional (fixo, ortogonal, 5 níveis) e espécie (aleatório, aninhado em grupo funcional, 2 níveis). A maioria das espécies não foi encontrada em ao menos uma localidade de uma das estações climáticas, e para ter uma análise fatorial balanceada para todos os organismos, o teste foi realizado com 2 níveis por localidade removendo um nível quando necessário (tabela suplementar S2). O critério de remoção da localidade adotado foi: (i) ausência de dados; (ii) número de réplicas menor que 3; e (iii) características do local, como a urbanização e proximidade do aporte terrestre. Neste caso, na paisagem marinha, foi removida a localidade Astúrias por ser a mais urbanizada em relação às outras; na paisagem água doce, o local Sonho por estar situado ao sul da foz do rio Itanhaém; em floresta, o Tombo por ser o mais próximo ao centro urbano e apresentar vegetação adjacente mais perturbada do que as outras localidades da paisagem; e na terrestre-marinha, Itaguá por ser o local mais distante da foz de um rio (tabela suplementar S2).

O último desenho fatorial foi realizado para avaliar a variação isotópica temporal dentro da paisagem em cada organismo. Para isso foi usado o desenho experimental semelhante ao anterior para as 12 espécies e o biofilme, com os fatores paisagem (fixo, ortogonal, 4 níveis), localidade (aleatório, aninhado em paisagem, 2 níveis) e estação climática (fixo, ortogonal, 2 níveis). O critério de seleção das localidades para cada espécie foi o mesmo do modelo anterior (tabela suplementar S2). Para as análises de *L. exotica* e da macroalga *Chaetomorpha* sp. obteve-se dados suficientes para testar 3 e 2 paisagens, respectivamente. As análises dos três desenhos foram realizadas no pacote nlme (Pinheiro et al., 2019) e o teste a posteriori do pacote emmeans (Russel, 2020). Todos os gráficos foram criados com ggplot2 em R (Wickham 2016).

1.2.10. Reconstrução da dieta

Para os grupos funcionais dos animais foram estimados o potencial de contribuição das fontes de matéria orgânica através do modelo de mistura bayesiano para isótopos estáveis, usando o pacote SIMMR (Parnell et al., 2013, Parnell, 2019). Este modelo considera a variabilidade e a incerteza das fontes alimentares e do fator de enriquecimento trófico (Δ ou TEF, do inglês *trophic enrichment factor*). O TEF é a diferença entre a composição isotópica das fontes e do consumidor e pode alterar com a posição trófica, taxonomia, metabolismo, dieta e habitat (Dubois et al., 2007; Caut et al., 2009), por isso a escolha de valores adequados é essencial para uma análise robusta no modelo de mistura (Layman et al., 2012). Os valores de TEF usados para os dois grupos funcionais dos suspensívoros foram $\Delta\delta^{13}\text{C} = 1,28 \pm 0,72\text{‰}$ e $\Delta\delta^{15}\text{N} = 3,25 \pm 0,67\text{‰}$, calculado por Cresson et al. (2016) baseado em estudos de fracionamento de bivalves. Enquanto os valores de TEF dos raspadores ($\Delta\delta^{13}\text{C} = -0,41 \pm 1,10\text{‰}$; $\Delta\delta^{15}\text{N} = 1,65 \pm 1,93\text{‰}$) e carnívoros ($\Delta\delta^{13}\text{C} = -0,95 \pm 1,20\text{‰}$; $\Delta\delta^{15}\text{N} = 3,37 \pm 0,18\text{‰}$) foram calculados como a média dos valores dos animais marinhos a partir de Zanden & Rasmussen (2001).

A variação na contribuição das fontes alimentares dos consumidores foi estimada de duas formas, primeiro considerando os grupos funcionais suspensívoro filtrador, suspensívoro passivo, raspador e as duas espécies de predadores ativos para cada paisagem. Na segunda análise foi avaliada a variação na dieta por paisagem e estação climática em cada espécie. A contribuição das fontes alimentares para as espécies e grupos funcionais foram estimadas a partir de valores médios de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ dos organismos coletados nas paisagens e da literatura. Nos suspensívoros filtrador e passivo foram usadas em todas as paisagens e estações climáticas os valores de fonte marinha pelágica de $-23,30 \pm 0,65\text{‰}$ $\delta^{13}\text{C}$ e $6,5 \pm 1,01\text{‰}$ $\delta^{15}\text{N}$ (Pucci, 2016), enquanto no raspador foram adotados o valor de $-20,08 \pm 0,99\text{‰}$ $\delta^{13}\text{C}$ e $7,9 \pm 0,42\text{‰}$ $\delta^{15}\text{N}$ para esta mesma fonte. Tanto nos dois grupos suspensívoros como no raspador, a contribuição de fontes terrestres foi avaliada pela média dos isótopos obtidos em campo das fontes da mata atlântica para a paisagem floresta ($\delta^{13}\text{C} = -27,92 \pm 4,33\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N} = 3,44 \pm 2,96\text{‰}$) e dos valores médios da mata atlântica e do mangue ($\delta^{13}\text{C} = -24,43 \pm 6,65\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N} = 5,11 \pm 2,33\text{‰}$) para as paisagens água doce e terrestre-marinha em todas as estações. Para estimar a contribuição da fonte bentônica por macroalgas dos suspensívoros (filtrador e passivo), raspadores e *P. transversus* foi considerada a média da razão dos isótopos das espécies de macroalgas ($\delta^{13}\text{C} = -16,82 \pm 1,38\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N} = 6,29 \pm 1,64\text{‰}$) em todas as paisagens e estações climáticas. Já para as contribuições das fontes bentônica por biofilme dos raspadores, fonte pelágica e bentônica das duas espécies de predadores ativos foram observados

variabilidade nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ obtidos em campo (Tabela 5 e 6). Para diminuir a variabilidade das fontes e aumentar a robustez da análise (Layman et al., 2012) foi adotada a média dos de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ em cada paisagem e estação climática para cada uma dessas fontes (Tabela 5 e 6). O resultado dos dados de contribuição das fontes alimentares foram apresentados como a média de 95% do intervalo de confiança (CI).

1.3. Resultados

1.3.1. Variação isotópica nas fontes alimentares

As fontes alimentares tiveram valores de $\delta^{13}\text{C}$ diferentes entre si, possibilitando as análises de contribuição de cada recurso na dieta dos consumidores. As fontes terrestres apresentaram os valores mais empobrecidos de $\delta^{13}\text{C}$ ($< -24\text{‰}$) em comparação com as outras fontes (Tabela 3, 4 e 5). As fontes terrestres do manguezal (média $\pm$ desvio padrão, $-24,08 \pm 6,77\text{‰}$ $\delta^{13}\text{C}$) apresentaram maior enriquecimento do que as florestas de mata atlântica devido às plantas C4 do gênero *Spartina* (Tabela 3). Em relação as macroalgas, as espécies de chlorophyta e *Sargassum* sp. foram mais enriquecidas ($\sim -16\text{‰}$ $\delta^{13}\text{C}$) do que as outras espécies ($\sim -18\text{‰}$ $\delta^{13}\text{C}$) (Tabela 4). O biofilme usado como fonte para os raspadores variaram entre as paisagens e estação climática entre $-21,21$ e $-15,15\text{‰}$ $\delta^{13}\text{C}$ e $7,33$ a $10,36\text{‰}$ $\delta^{15}\text{N}$ (Tabela 5). As fontes alimentares usadas para testar a contribuição das duas espécies de predadores ativos apresentaram um enriquecimento de 3‰ de $\delta^{13}\text{C}$ na fonte bentônica em relação a pelágica (Tabela 6).

Tabela 3. Caracterização do perfil isotópico (média $\pm$ desvio padrão) de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) e $\delta^{15}\text{N}$ (‰) dos materiais orgânicos potenciais para contribuir como fonte alimentar terrestre dos grupos funcionais.

Habitat	Tipo de material	N	$\delta^{13}\text{C}$	N	$\delta^{15}\text{N}$
Floresta de mata atlântica	Serrapilheira	3	- 30,06 $\pm$ 0,69	3	- 0,69 $\pm$ 0,17
	Sedimento	1	- 21,48	8	4,99 $\pm$ 1,56
	Média geral	4	-27,92 $\pm$ 4,33	11	3,44 $\pm$ 2,96
Manguezal	Serrapilheira	3	- 29,12 $\pm$ 0,73	3	5,35 $\pm$ 1,12
	Sedimento	4	- 26,20 $\pm$ 0,77	4	5,41 $\pm$ 0,61
	<i>Avicennia schaueriana</i>	5	-28,14 $\pm$ 0,35	5	5,83 $\pm$ 0,21
	<i>Hibiscus tiliaceus</i>	5	-29,29 $\pm$ 1,48	5	4,87 $\pm$ 2,32
	<i>Laguncularia racemosa</i>	5	-29,57 $\pm$ 0,07	5	5,91 $\pm$ 0,11
	<i>Rhizophora racemosa</i>	5	-29,35 $\pm$ 0,15	5	3,07 $\pm$ 0,24
	<i>Spartina alterniflora</i> (C4)	5	-14,62 $\pm$ 0,18	5	4,40 $\pm$ 0,85
	<i>Spartina</i> sp. (C4)	8	-14,54 $\pm$ 0,21	8	8,10 $\pm$ 1,88
	Média das plantas	33	- 23,37 $\pm$ 7,24	33	5,61 $\pm$ 2,11
	Média manguezal	40	- 24,08 $\pm$ 6,77	40	5,57 $\pm$ 1,93
		44	- 24,43 $\pm$ 6,65	51	5,11 $\pm$ 2,33
Floresta + Manguezal					

Tabela 4. Caracterização do perfil isotópico (média $\pm$ desvio padrão) de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) e $\delta^{15}\text{N}$ (‰) das fontes alimentares bentônicas de macroalgas.

Filo	Espécie	N	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
Chlophyta	<i>Chaetomorpha</i> sp.	53	- 16,84 $\pm$ 0,85	6,40 $\pm$ 2,07
	<i>Ulva</i> sp.	91	- 16,64 $\pm$ 1,40	6,23 $\pm$ 1,54
Ochrophyta	<i>Padina</i> sp.	3	- 18,71 $\pm$ 4,97	5,73 $\pm$ 0,50
	<i>Sargassum</i> sp.	16	- 16,62 $\pm$ 0,89	6,55 $\pm$ 0,67
Rhodophyta	<i>Galaxaura</i> sp.	1	-18,68	6,27
	<i>Porphyra</i> sp.	5	-19,14 $\pm$ 0,75	5,62 $\pm$ 0,40
Média geral		169	-16,82 $\pm$ 1,38	6,29 $\pm$ 1,64

Tabela 5. Caracterização do perfil isotópico (média $\pm$ desvio padrão) de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) e $\delta^{15}\text{N}$ (‰) de biofilme por paisagem e estação climática utilizado como fonte bentônica na análise de contribuição alimentar do grupo funcional dos raspadores.

Paisagem	Estação	N	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Marinha	Seca	9	- 17,92 $\pm$ 2,92	7,33 $\pm$ 2,20
	Chuvosa	8	-19,68 $\pm$ 2,98	7,76 $\pm$ 1,81
	Média	17	- 18,75 $\pm$ 2,99	7,53 $\pm$ 1,97
Ressurgência	Chuvosa	9	- 15,95 $\pm$ 3,57	10,36 $\pm$ 1,82
Água doce	Seca	8	- 21,21 $\pm$ 2,96	8,51 $\pm$ 2,69
	Chuvosa	9	- 15,80 $\pm$ 4,19	8,01 $\pm$ 0,72
	Média	17	- 18,35 $\pm$ 4,51	8,25 $\pm$ 1,87
Floresta	Seca	6	-15,15 $\pm$ 2,44	6,38 $\pm$ 1,84
	Chuvosa	9	-19,19 $\pm$ 3,35	10,13 $\pm$ 1,67
	Média	15	- 17,57 $\pm$ 3,57	8,63 $\pm$ 2,54
Terrestre-marinha	Seca	7	- 19,35 $\pm$ 3,48	8,20 $\pm$ 1,32
	Chuvosa	6	- 17,98 $\pm$ 2,85	7,34 $\pm$ 2,62
	Média	13	- 18,72 $\pm$ 3,15	7,80 $\pm$ 1,98
Média geral		71	-18,04 $\pm$ 3,64	8,34 $\pm$ 2,19

Tabela 6. Média e desvio padrão de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) e $\delta^{15}\text{N}$ (‰) das fontes pelágicas e bentônicas em cada paisagem e estação climática utilizadas na análise de contribuição alimentar dos carnívoros *Stramonita brasiliensis* e *Pachygrapsus transversus*.

Paisagem	Estação	Pelágica			Bentônica		
		N	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	N	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
<i>Stramonita brasiliensis</i>							
Marinha	Seca	45	-18,39 ± 0,72	8,65 ± 1,96	30	-13,58 ± 2,10	6,82 ± 1,13
	Chuvosa	45	-18,12 ± 0,74	8,97 ± 1,79	30	-13,75 ± 1,77	6,54 ± 1,06
	Média	90	-18,25 ± 0,74	8,81 ± 1,87	60	-13,67 ± 1,93	6,68 ± 1,10
Ressurgência		45	-18,56 ± 0,45	8,92 ± 1,78	30	-13,29 ± 2,82	7,70 ± 1,17
Água doce	Seca	45	-17,26 ± 1,30	9,33 ± 1,81	28	- 13,57 ± 1,78	8,51 ± 1,31
	Chuvosa	40	-17,54 ± 0,61	8,98 ± 1,58	30	-13,67 ± 1,40	7,97 ± 1,21
	Média	85	-17,39 ± 1,04	9,16 ± 1,71	58	-13,62 ± 1,58	8,23 ± 1,28
Floresta	Seca	45	-18,35 ± 0,90	8,75 ± 1,66	25	-15,18 ± 1,86	7,27 ± 0,50
	Chuvosa	40	-17,81 ± 0,89	8,89 ± 1,85	30	-15,11 ± 2,06	7,03 ± 0,98
	Média	85	-18,09 ± 0,93	8,82 ± 1,75	55	-15,13 ± 1,95	7,14 ± 0,80
Terrestre-marinha	Seca	40	-18,16 ± 1,05	8,43 ± 1,45	26	-15,01 ± 1,71	7,27 ± 0,49
	Chuvosa	37	-18,20 ± 0,69	8,82 ± 1,92	25	-14,73 ± 1,36	6,95 ± 0,54
	Média	77	-18,18 ± 0,89	8,62 ± 1,69	51	-14,87 ± 1,53	7,11 ± 0,53
Média de todas as paisagens		382	-18,05 ± 0,94	8,87 ± 1,76	254	-14,17 ± 2,03	7,34 ± 1,15
<i>Pachygrapsus transversus</i>							
Marinha	Seca	45	-17,77 ± 1,32	8,10 ± 1,24	36	-13,75 ± 2,01	5,80 ± 2,54
	Chuvosa	45	-17,28 ± 1,67	8,36 ± 1,05	45	-13,89 ± 1,61	6,14 ± 1,48
	Média	90	-17,53 ± 1,52	8,23 ± 1,15	81	-13,83 ± 1,79	5,99 ± 2,01
Ressurgência		45	-18,04 ± 0,85	8,49 ± 1,22	45	-14,31 ± 2,79	7,77 ± 1,24
Água doce	Seca	45	-17,21 ± 1,08	8,60 ± 0,85	38	-13,70 ± 1,67	7,10 ± 3,12
	Chuvosa	40	-16,79 ± 1,12	8,46 ± 0,96	44	-14,09 ± 1,60	7,40 ± 1,76
	Média	85	-17,01 ± 1,11	8,53 ± 0,90	82	-13,91 ± 1,63	7,27 ± 2,47
Floresta	Seca	45	-17,59 ± 1,56	8,22 ± 0,98	35	-14,79 ± 1,76	5,14 ± 3,70
	Chuvosa	39	-17,37 ± 1,29	8,38 ± 1,23	45	-15,32 ± 1,93	5,61 ± 2,30
	Média	84	-17,49 ± 1,44	8,29 ± 1,10	80	-15,09 ± 1,87	5,41 ± 2,98
Marinha-terrestre	Seca	45	-18,05 ± 0,93	8,46 ± 1,24	36	-15,15 ± 1,85	5,20 ± 3,49
	Chuvosa	40	-17,87 ± 0,89	8,52 ± 1,35	39	-14,90 ± 1,46	5,44 ± 2,44
	Média	85	-17,97 ± 0,91	8,49 ± 1,29	75	-15,02 ± 1,65	5,33 ± 2,97
Média de todas as paisagens		389	-17,56 ± 1,28	8,40 ± 1,13	363	-14,43 ± 1,97	6,23 ± 2,66

1.3.2. Abordagem descritiva da comunidade

Em todas as espécies de cracas e lapas a variação na abundância foram a nível do local (Tabela 7), com efeito da paisagem sob influência de água doce, apenas para a craca *T. stalactifera* na qual apresentou baixa abundância (Figura 2). Houve uma tendência de menor abundância nas paisagens próximas ao aporte terrestre de *L. subrugosa* (floresta e terrestre-marinha) e também em ressurgência de *F. clenchi* (água doce e terrestre-marinha) (Figura 2). A variação no tamanho corporal dos consumidores ocorreu a nível de local e não da paisagem (Tabela 7, Figura 2). Verificou-se uma tendência de maior tamanho de *T. stalactifera* na paisagem terrestre-marinha em que teve baixa abundância.

Tabela 7. Variação na abundância e tamanho corporal dos suspensívoros passivos (*Chthamalus bisinuatus* e *Tetracita stalactifera*) e nos raspadores (*Lottia subrugosa* e *Fissurella clenchi*) do costão rochoso. **p < 0,01; ***p < 0,001; Var: variância, DP: desvio padrão.

Abundância																
<i>C. bisinuatus</i>					<i>T. stalactifera</i>				<i>L. subrugosa</i>				<i>F. clenchi</i>			
Efeito	g.l.	SQ	F	p	g.l.	SQ	F	p	g.l.	SQ	F	p	g.l.	SQ	F	p
Paisagem (P)	4	1567122	0,4	0,8	4	263119	6,0	**	4	2083	0,7	0,6	4	486,5	1,7	0,2
P (Local)	10	9337845	15,3	***	10	108930	4,6	***	10	7514	11,0	***	10	701,1	6,5	***
Resíduo	285	17433754			585	1394898			585	40000			585	6314		
Tamanho corporal																
Paisagem (P)	4	0,05	1,0	0,4	4	0,3	1,4	0,3	4	0,1	0,4	0,8	4	0,06	0,1	1,0
Resíduo	2248				2779				2000				834			
Efeito aleatório	Var	DP			Var	DP			Var	DP			Var	DP		
P(L)	0,002	0,05			0,005	0,07			0,04	0,2			0,03	0,2		
Resíduo	0,01	0,1			0,05	0,2			0,05	0,2			0,1	0,3		

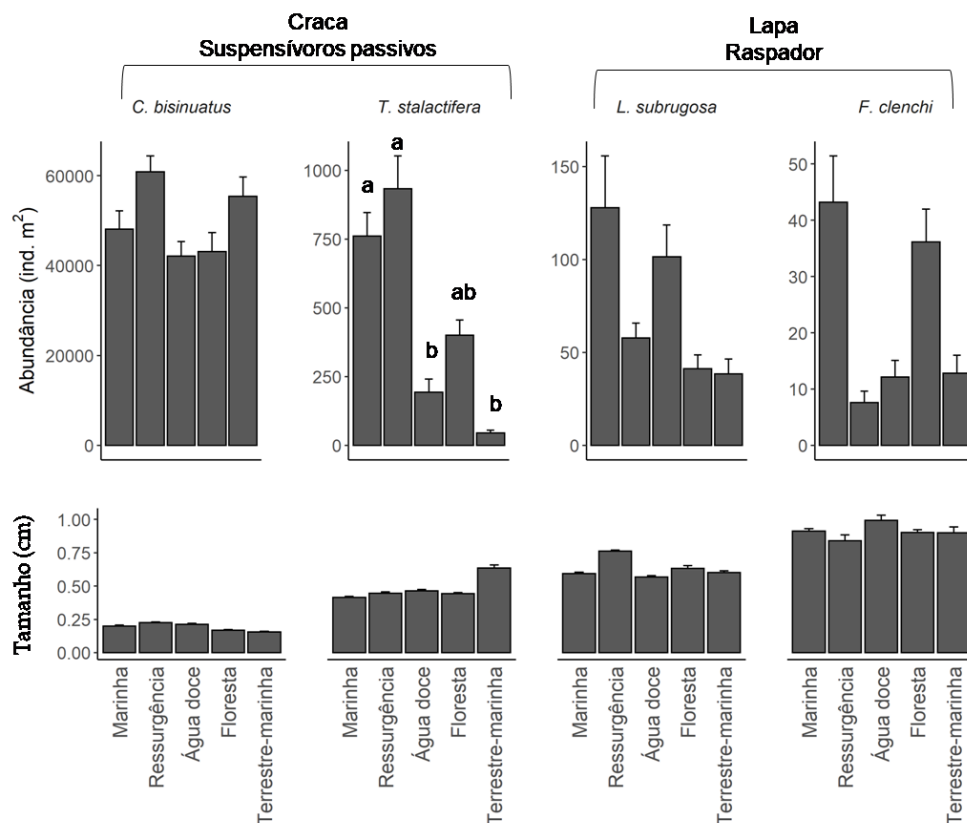


Figura 2. Abundância (média $\pm$ erro padrão, ind.m²) e tamanho corporal (média $\pm$ erro padrão) das cracas (*Chthamalus bisinuatus* e *Tetraclita stalactifera*) e lapas (*Lottia subrugosa* e *Fissurella clenchi*) entre as paisagens. Letras diferentes indicam diferença significativa ($p < 0,05$) entre as paisagens.

1.3.3. Comparações entre grupos funcionais em escala espacial

A composição isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ foi afetada pelo tipo do grupo funcional e paisagem (Tabela 8). A variação isotópica das paisagens ficaram entre -13 a -18‰ $\delta^{13}\text{C}$ (Figura 3). Diferente do previsto, os valores de $\delta^{13}\text{C}$ dos grupos funcionais nas paisagens próximas ao aporte de material terrestre apresentaram baixa influência dos valores isotópicos das fontes terrestres. O $\delta^{15}\text{N}$ variou entre os grupos funcionais nas paisagens entre 4 a 10‰, sendo mais enriquecido do que nas fontes terrestres (Tabela 3). Verificou-se a diferença de $\delta^{13}\text{C}$ entre grupos funcionais em uma mesma paisagem apenas em ressurgência entre raspador e suspensívoro filtrador. As principais diferenças de $\delta^{13}\text{C}$ entre paisagens ocorreram dentro de cada grupo funcional. O grupo dos raspadores apresentaram valores empobrecidos de $\delta^{15}\text{N}$ (~5‰) em relação aos suspensívoros passivos e predadores ativos (~10‰), indicando uma baixa posição trófica na paisagem marinha e nas duas paisagens influenciadas pela floresta (floresta e terrestre-marinha) (Figura 3). Embora não haja diferença significativa entre os suspensívoros filtradores e passivos, nota-se uma alimentação diferenciada entre os suspensívoros, com maior papel carnívoro nos

suspensívoros passivos, os quais em todas as paisagens apresentaram valores de $\delta^{15}\text{N}$ mais próximos ao grupo funcional dos predadores ativos (Figura 3).

Em relação às variações entre paisagens dentro de cada grupo funcional, as paisagens com influência marinha e terrestre influenciaram nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ dos produtores primários de modo diferente (Figura 3, Tabelas 8 e 9). A paisagem ressurgência ($-16,52 \pm 2,60\text{‰}$ $\delta^{13}\text{C}$ e $8,79 \pm 2,06\text{‰}$ $\delta^{15}\text{N}$) diferiu em relação a paisagem marinha ($-18,21 \pm 2,87\text{‰}$ $\delta^{13}\text{C}$) e apresentou valores de $\delta^{15}\text{N}$ semelhantes aos produtores primários de floresta ($8,90 \pm 2,55\text{‰}$ $\delta^{15}\text{N}$). Para o suspensívoro filtrador nenhuma das paisagens influenciou nos sinais isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ ($\sim -18\text{‰}$) e $\delta^{15}\text{N}$ ($\sim 7\text{‰}$), assim como ocorreu no suspensívoro passivo para o $\delta^{15}\text{N}$ ($\sim 10\text{‰}$) (Figura 3, Tabela 8 e 9). Entretanto a variação no $\delta^{13}\text{C}$ do suspensívoro passivo foi influenciada pelas paisagens ressurgência e terrestre-marinha, com valores empobrecidos em relação as outras paisagens (Figura 3, Tabela 8).

As variações isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ nos raspadores foram influenciadas pelo aporte marinho e de água doce. As duas paisagens, florestas e terrestre-marinha tiveram valores empobrecidos de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$, enquanto em ressurgência e água doce ambos os sinais foram enriquecidos (Figura 3, Tabela 8). Já os predadores ativos foram influenciados pelo aporte marinho, com valores de $\delta^{13}\text{C}$ empobrecidos na paisagem ressurgência ($-16,34 \pm 1,05\text{‰}$ $\delta^{13}\text{C}$ e $10,80 \pm 0,85\text{‰}$ $\delta^{15}\text{N}$) em comparação com as paisagens marinha ($-14,92 \pm 1,93\text{‰}$) e água doce ($-15,11 \pm 1,59\text{‰}$), e com enriquecimento de $\delta^{15}\text{N}$ em comparação com terrestre-marinha ($9,69 \pm 0,81\text{‰}$) (Tabela 8 e 9).

Tabela 8. Efeito das paisagens na composição isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ em diferentes grupos funcionais. g.l: grau de liberdade, F: razão F; *** p < 0,001; * p < 0,05 indica efeito significativo, Var: variância, DP: desvio padrão.

Efeito	g.l.	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$	
		F	p	F	p
Paisagem (P)	4	6,69	***	13,37	***
Grupo funcional (G)	4	3,18	0,12	7,33	*
P*G	16	3,76	***	9,62	***
Resíduo	625				
Efeito aleatório	Var	DP		Var	DP
Espécie	1,41	1,19		1,02	1,01
Resíduo	2,22	1,49		1,47	1,21

Teste a posteriori:

$\delta^{13}\text{C}$

- Comparações entre grupos funcionais na mesma paisagem:

Ressurgência: raspador < suspensívoro filtrador

- Comparações entre paisagens dentro dos grupos funcionais:

Produtor primário: mar < ressurgência = água doce

Suspensívoro filtrador: sem diferença entre as paisagens

Suspensívoro passivo:

terrestre-marinha < mar = água doce

ressurgência < mar = água doce = floresta

Raspador: floresta < mar = ressurgência = água doce

Predador ativo: ressurgência < mar = água doce

$\delta^{15}\text{N}$

- Comparações entre grupos funcionais na mesma paisagem:

Floresta: raspador < produtor primário, suspensívoro passivo e predador ativo

Mar e terrestre-marinha: raspador < suspensívoro passivo e predador ativo

- Comparações entre paisagens dentro dos grupos funcionais:

Produtor primário: ressurgência = floresta > marinha = água doce = terrestre-marinha

Suspensívoro filtrador e passivo: sem diferença entre as paisagens

Raspador: ressurgência = água doce > mar > floresta = terrestre-marinha

Predador ativo: ressurgência > terrestre-marinha

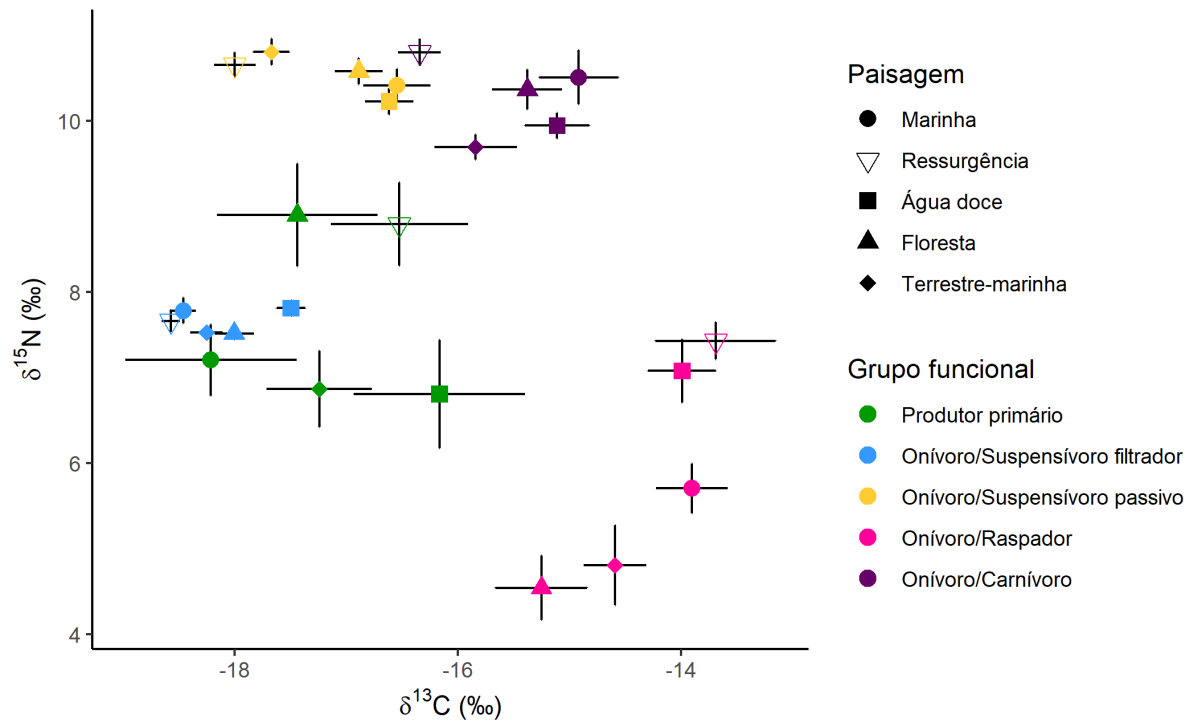


Figura 3. Média e desvio padrão dos valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ (‰) dos grupos funcionais em cada paisagem.

Tabela 9. Média e desvio padrão dos valores de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) e $\delta^{15}\text{N}$ (‰) dos grupos funcionais em cada paisagem. N: número de réplicas em cada paisagem.

	Produtor primário		Suspensívoro filtrador		Suspensívoro passivo		Raspador		Predador ativo	
	N	média±DP	N	média±DP	N	média±DP	N	média±DP	N	média±DP
$\delta^{13}\text{C}$										
Marinha	14	-18,21 ± 2,87	25	-18,46 ± 0,56	30	-16,55 ± 1,64	30	-13,90 ± 1,75	30	-14,92 ± 1,93
Ressurgência	18	-16,52 ± 2,60	25	-18,57 ± 0,40	30	-18,0 ± 1,02	30	-13,69 ± 2,95	30	-16,34 ± 1,05
Água doce	17	-16,16 ± 3,16	25	-17,49 ± 0,63	30	-16,61 ± 1,19	29	-13,99 ± 1,63	30	-15,11 ± 1,59
Floresta	18	-17,44 ± 3,05	25	-18,0 ± 0,88	29	-16,89 ± 1,16	30	-15,25 ± 2,24	30	-15,38 ± 1,71
Terrestre-marinha	15	-17,24 ± 1,83	25	-18,25 ± 0,72	27	-17,62 ± 0,83	29	-14,59 ± 1,52	30	-15,84 ± 2,02
$\delta^{15}\text{N}$										
Marinha	14	7,21 ± 1,56	25	7,78 ± 0,74	30	10,41 ± 1,07	30	5,71 ± 1,58	30	10,51 ± 1,73
Ressurgência	18	8,79 ± 2,06	25	7,66 ± 0,63	30	10,66 ± 0,79	30	7,43 ± 1,18	30	10,80 ± 0,85
Água doce	17	6,81 ± 2,61	25	7,81 ± 0,44	30	10,23 ± 0,83	29	7,08 ± 1,98	30	9,94 ± 0,83
Floresta	18	8,90 ± 2,55	25	7,52 ± 0,35	29	10,58 ± 0,82	30	4,54 ± 2,07	30	10,37 ± 1,27
Terrestre-marinha	15	6,87 ± 1,73	25	7,53 ± 0,32	27	10,77 ± 0,81	29	4,81 ± 2,52	30	9,69 ± 0,81

Nas paisagens com água doce e/ou floresta era esperado encontrar maior contribuição de material de origem terrestre na alimentação dos consumidores, e contribuição pelágica nas paisagens marinhas. No entanto, os resultados demonstraram uma forte contribuição bentônica por macroalgas em todos os grupos funcionais, com média entre 62 a 95% nas paisagens (Tabela 10). A contribuição terrestre foi maior no suspensívoro filtrador e nas paisagens floresta (média de 16%) e terrestre-marinha (média de 12%), promovendo a interação com o ambiente terrestre. Os outros consumidores tiveram menos de 5% de contribuição desta fonte na dieta alimentar. A contribuição de material pelágico foi pequena nos raspadores (2-8%) e alta nos dois grupos de suspensívoros (média de 12-38%), principalmente nas 2 paisagens exclusivamente marinhas e em terrestre-marinha. No suspensívoro passivo, a diferença na contribuição do material pelágico destas 3 paisagens pode ter influenciado na diferença encontrada em $\delta^{13}\text{C}$ em relação às paisagens água doce e floresta (Tabela 10). No suspensívoro filtrador a diferença entre as paisagens no material pelágico não foi suficiente para diferenciar as paisagens (valores próximos de fonte pelágica entre as paisagens). Portanto, apenas o suspensívoro passivo seguiu o esperado promovendo a interação com o ambiente marinho e terrestre.

Tabela 10. Média e intervalo de confiança (95%) para a contribuição das fontes alimentares na dieta dos consumidores suspensívoros filtradores e passivos e predadores ativos nas paisagens e estações climáticas (seca e chuvosa). Espaços em brancos indicam dados não coletados.

Fonte	Suspensívoro filtrador				Suspensívoro passivo				Raspadores			
	Seca		Chuvosa		Seca		Chuvosa		Seca		Chuvosa	
	média	CI	média	CI	média	CI	média	CI	média	CI	média	CI
Marinha												
Pelágica	0,4	0,37–0,46	0,4	0,33–0,43	0,3	0,19–0,36	0,2	0,08–0,26	0,04	-0,54–0,62	0,03	-0,01–0,1
Macroalga	0,6	0,54–0,63	0,6	0,57–0,67	0,7	0,64–0,81	0,8	0,74–0,92	0,9	0,76–1,04	0,95	0,89–1,00
Biofilme									0,07	-0,05–0,18	0,03	-0,01–0,07
Ressurgência												
Pelágica			0,4	0,33–0,43			0,4	0,32–0,44			0,08	-0,02–0,18
Macroalga			0,6	0,57–0,67			0,6	0,56–0,68			0,8	0,69–0,93
Biofilme											0,1	0,01–0,21
Água doce												
Pelágica	0,2	0,12–0,29	0,2	0,13–0,30	0,1	0,02–0,19	0,1	0,05–0,23	0,03	-0,02–0,08	0,03	-0,01–0,08
Macroalga	0,7	0,66–0,78	0,7	0,66–0,78	0,9	0,77–0,92	0,8	0,74–0,89	0,9	0,84–1,01	0,8	0,55–0,99
Biofilme									0,03	-0,02–0,07	0,2	-0,05–0,39
Terrestre	0,08	0,02–0,14	0,06	0,01–0,12	0,05	-0,01–0,11	0,05	-0,003–0,11	0,02	-0,01–0,06	0,03	-0,01–0,06
Floresta												
Pelágica	0,1	-0,88–1,12	0,1	0,01–0,22	0,2	0,07–0,30	0,2	0,07–0,26	0,03	-0,01–0,07	0,02	-0,01–0,05
Macroalga	0,7	0,63–0,75	0,7	0,66–0,78	0,8	0,69–0,86	0,8	0,73–0,88	0,07	-0,04–0,18	1,0	0,90–1,00
Biofilme									0,9	0,76–1,00	0,02	-0,01–0,04
Terrestre	0,2	0,13–0,26	0,16	0,09–0,23	0,04	-0,01–0,09	0,03	-0,01–0,07	0,02	-0,01–0,04	0,01	-0,01–0,03
Terrestre-marinha												
Pelágica	0,2	0,04–0,27	0,2	0,12–0,35	0,3	0,20–0,39	0,3	0,21–0,37	0,03	-0,02–0,07	0,03	-0,01–0,07
Macroalga	0,7	0,61–0,75	0,7	0,58–0,71	0,7	0,59–0,73	0,7	0,60–0,73	0,9	0,87–1,01	0,8	0,39–1,17
Biofilme									0,02	-0,01–0,06	0,2	-0,20–0,55
Terrestre	0,17	0,08–0,26	0,12	0,03–0,20	0,05	0,00–0,10	0,04	-0,004–0,09	0,02	-0,01–0,05	0,02	-0,01–0,05

1.3.4. Variação em escala temporal por grupo funcional

Houve variações nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ nos grupos funcionais entre as estações climáticas seca e chuvosa, no entanto o efeito dependeu tanto do grupo funcional quanto da paisagem (Tabela 11). O produtor primário apresentou variação temporal em todas as paisagens próximas a fontes terrestres, com o enriquecimento de $\delta^{13}\text{C}$ na estação chuvosa nas paisagens água doce (chuvosa: $-15,15 \pm 2,56\%$, seca: $-18,11 \pm 3,04\%$) e terrestre-marinha (chuvosa: $-17,33$

$\pm 2,05\text{‰}$, seca: $-19,36 \pm 2,23\text{‰}$), e empobrecimento na estação seca em floresta (chuvosa: $-18,35 \pm 3,06\text{‰}$, seca: $-16,16 \pm 2,07\text{‰}$).

A estação climática também influenciou $\delta^{13}\text{C}$ nos suspensívoros passivo e predador ativo. Na variação temporal os suspensívoros passivos foram influenciados pela paisagem marinha enquanto os predadores ativos pelas duas paisagens terrestres com proximidade a rios. As variações entre as estações climáticas em $\delta^{15}\text{N}$ ocorreram nas três paisagens com aporte de material terrestre nos produtores primários, raspadores e predadores ativos. Na paisagem água doce os produtores primários (seca: $7,99 \pm 2,34\text{‰}$, chuvosa $6,47 \pm 2,91\text{‰}$) e os predadores ativos (seca: $10,71 \pm 0,76\text{‰}$, chuvosa $9,68 \pm 0,72\text{‰}$) tiveram valores empobrecidos na estação chuvosa, e o contrário ocorreu nos raspadores (seca: $5,90 \pm 3,76\text{‰}$, chuvosa $7,49 \pm 2,17\text{‰}$). Nas paisagens floresta e terrestre-marinha os valores $\delta^{15}\text{N}$ foram enriquecidos na estação chuvosa nos produtores primários (seca: $5,90 \pm 1,37\text{‰}$, chuvosa $7,85 \pm 2,39\text{‰}$) e raspadores (seca: $3,65 \pm 4,07\text{‰}$, chuvosa $5,23 \pm 2,41\text{‰}$) respectivamente.

Tabela 11. Efeito das paisagens na composição isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ em diferentes grupos funcionais. g.l: grau de liberdade, F: razão F; *** p < 0,001; ** p < 0,01; * p < 0,05 indica efeito significativo, Var: variância, DP: desvio padrão.

Efeito	g.l.	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$	
		F	p	F	p
Paisagem (P)	3	18,6	***	10,4	***
Grupo (G)	4	5,1	0	3,9	0,08
Estação climática (Ec)	1	3,4	0	3,2	0,07
P*G	12	3,6	***	11,1	***
P*Ec	3	3,4	*	4,2	**
G*Ec	4	4,1	**	7,5	***
P*G*Ec	12	4,1	***	2,4	**
Resíduo	674				
Efeito aleatório		Var	DP	Var	DP
Espécie		0,9	1,0	3,1	1,8
Resíduo		2,1	1,5	1,6	1,3
<i>Teste a posteriori:</i>					
$\delta^{13}\text{C}$					
Produtor primário:					
seca < chuvosa em água doce e terrestre-marinha					
seca > chuvosa em floresta					
Suspensívoro filtrador e raspador: sem diferença entre as estações climáticas					
Suspensívoro passivo: seca < chuvosa em mar					
Predador ativo: seca < chuvosa em água doce					
$\delta^{15}\text{N}$					
Produtor primário:					
seca > chuvosa em água doce					
seca < chuvosa em floresta					
Suspensívoros filtrador e passivo: sem diferença entre as estações climáticas					
Raspador: seca < chuvosa em água doce e terrestre-marinha					
Predador ativo: seca < chuvosa em água doce					

A contribuição de matéria orgânica terrestre nas paisagens próximas a rios e florestas na dieta dos consumidores na estação chuvosa não aumentou conforme o esperado. No entanto, apresentou uma pequena variação no suspensívoro filtrador de em média 20% na estação seca para 16% na chuvosa na paisagem floresta, de 8 para 6% em água doce e de 17 para 12% em terrestre-marinha (Tabela 10). A fonte bentônica por macroalga continuou como a principal fonte alimentar dos consumidores nas duas estações climáticas em todas as paisagens (Tabela 10). Na estação chuvosa aumentou a contribuição de macroalgas na alimentação do suspensívoro passivo na paisagem mar, de 72% (média) para 83% e diminuiu a contribuição pelágica (de 28% para 17%). No raspador, a alteração em escala temporal ocorreu nas paisagens com influência do

aporte de água doce, onde foi observado na estação chuvosa uma menor contribuição de fontes bentônicas por macroalgas e maior por biofilme em relação ao período seco. O inverso foi observado no raspador e com aumento da proporção do biofilme nas duas paisagens com aporte de água doce.

1.3.5. Variação em escala temporal por organismo

A resposta em $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ em escala temporal variou entre as paisagens (Tabela suplementar S3, Figura 4 e 5). Dentro do grupo dos produtores primários houve a variação temporal nas paisagens terrestres. Biofilme e *Ulva* sp. foram bons indicadores das variações temporais registradas no grupo funcional, pois as mesmas variações isotópicas nas paisagens terrestre dos organismos foram registrados para o grupo. Diferentemente do observado na variação temporal do grupo suspensívoro filtrador, houve efeito das estações climáticas nas espécies *P. perna* e *M. solisianus*. *Perna perna* foi a única espécie com variação de $\delta^{13}\text{C}$ entre as estações climáticas ($< 1\text{‰}$), com valores empobrecidos no período chuvoso nas paisagens água doce e floresta e enriquecido na marinha (Figura 4).

Em relação ao $\delta^{15}\text{N}$, houve variação na paisagem marinha e água doce com resposta contrária entre as estações climáticas em cada paisagem (Figura 5). A principal contribuição alimentar nas espécies foi por macroalgas em todas as paisagens e estações climáticas (Tabela 12), seguida por material pelágico com pouca variação temporal, promovendo a interação pelágica-bentônica. As espécies de suspensívoros filtradores fazem a interação terra-mar e, a contribuição de material terrestre foi maior do que as espécies de suspensívoros passivos e raspadores. A contribuição média terrestre na dieta dos suspensívoros filtradores apresentou pouca variação temporal nas estações climáticas e entre paisagens, mas variou entre as espécies. *Mytilaster solisianus* e *P. perna* tiveram maior interação com a paisagem floresta, com uma contribuição média de até 20%, enquanto *M. gigas* apresentou maior interação com terrestre-marinha, com em média 14% desta contribuição (Tabela 12).

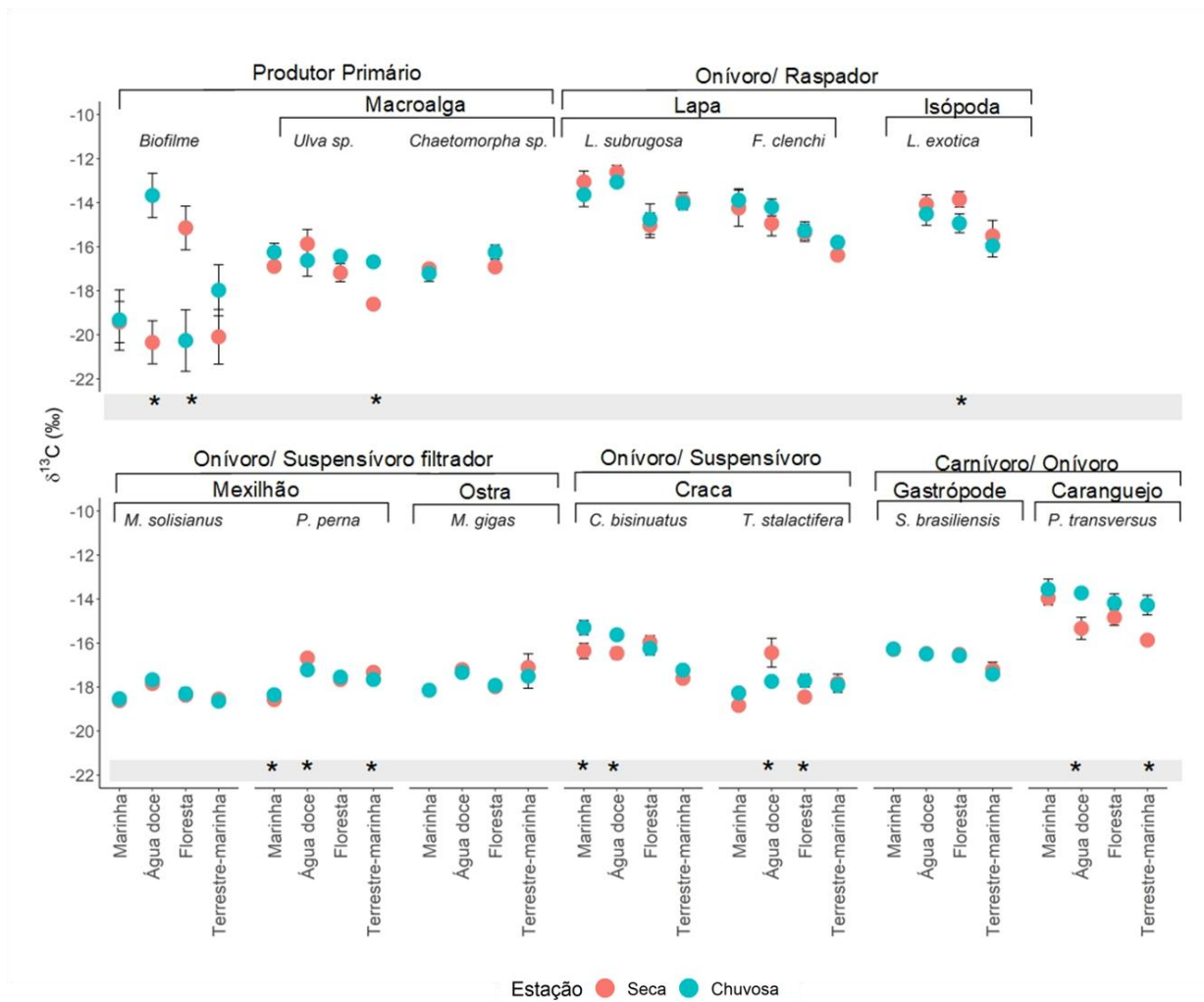


Figura 4. Variação de $\delta^{13}\text{C}$ (média $\pm$ erro padrão) dos organismos entre as estações climáticas em cada paisagem. *Indica diferença significativa ($p < 0,05$) entre as estações climáticas de uma paisagem.

Tabela 12. Média e intervalo de confiança (95%) para a contribuição das fontes alimentares na dieta dos suspensívoros filtradores *Mytilaster solisianus*, *Perna perna* e *Magallana gigas* nas paisagens e estações climáticas (seca e chuvosa).

Fonte	<i>M. solisianus</i>				<i>P. perna</i>				<i>M. gigas</i>			
	Seca		Chuvosa		Seca		Chuvosa		Seca		Chuvosa	
	média	CI	média	CI	média	CI	média	CI	média	CI	média	CI
Marinha												
Pelágica	0,5	0,40–0,56	0,5	0,39–0,54	0,4	0,36–0,52	0,4	0,31–0,47	0,3	0,25–0,42	0,3	0,21–0,41
Macroalga	0,5	0,44–0,60	0,5	0,46–0,61	0,6	0,48–0,64	0,6	0,53–0,69	0,7	0,58–0,75	0,7	0,59–0,79
Água doce												
Pelágica	0,2	0,08–0,40	0,2	0,08–0,38	0,2	0,05–0,31	0,2	0,04–0,33	0,2	0,06–0,29	0,2	0,07–0,31
Macroalga	0,7	0,55–0,76	0,7	0,57–0,79	0,7	0,61–0,82	0,7	0,59–0,85	0,8	0,65–0,85	0,7	0,64–0,83
Terrestre	0,1	-0,01–0,22	0,1	-0,01–0,20	0,1	0,00–0,21	0,1	-0,01–0,20	0,07	-0,01–0,15	0,08	-0,01–0,16
Floresta												
Pelágica	0,2	-0,03–0,32	0,1	-0,03–0,28	0,1	-0,01–0,28	0,2	-0,01–0,30	0,2	0,06–0,41	0,2	0,07–0,36
Macroalga	0,7	0,56–0,77	0,7	0,58–0,77	0,7	0,57–0,76	0,7	0,62–0,84	0,7	0,54–0,78	0,7	0,60–0,79
Terrestre	0,2	0,07–0,31	0,2	0,08–0,32	0,2	0,10–0,31	0,1	0,02–0,23	0,1	0,01–0,21	0,09	0,01–0,18
Terrestre-marinha												
Pelágica	0,4	0,20–0,51	0,4	0,24–0,53	0,2	0,06–0,39	0,2	0,07–0,39	0,1	-1,07–1,29	0,2	0,04–0,32
Macroalga	0,6	0,45–0,65	0,5	0,44–0,63	0,6	0,53–0,76	0,7	0,55–0,81	0,8	0,62–0,88	0,7	0,56–0,80
Terrestre	0,1	-0,01–0,20	0,1	-0,01–0,18	0,1	0,00–0,27	0,1	-0,02–0,21	0,1	0,01–0,27	0,1	0,02–0,27

As duas espécies de cracas dos suspensívoros passivos foram influenciadas pelas estações climáticas em ao menos uma paisagem (Figura 4 e 5). Em água doce os animais apresentaram respostas opostas entre as estações climáticas para $\delta^{13}\text{C}$, no qual *C. bisinuatus* foi empobrecido na seca e *T. stalactifera* na chuvosa. Ambas as cracas também tiveram valores empobrecidos de $\delta^{13}\text{C}$ nas paisagens marinha (*C. bisinuatus*) e floresta (*T. stalactifera*). Em relação a contribuição das fontes alimentares, o principal item foi macroalga (> 60%), a fonte marinha variou entre as espécies, onde *C. bisinuatus* apresentou maiores valores na paisagem terrestre-marinha (23 a 28%), enquanto *T. stalactifera* foi maior do que 20% em todos os períodos e paisagens, exceto na seca em água doce (10%) (Tabela 13). Logo, *T. stalactifera* apresenta maior interação entre o costão rochoso e o ecossistema marinho do que *C. bisinuatus*.

Tabela 13. Média e intervalo de confiança (95%) para a contribuição das fontes alimentares na dieta dos suspensívoros passivos *Chthamalus bisinuatus* e *Tetraclita stalactifera* nas paisagens e estações climáticas (seca e chuvosa).

Fonte	<i>C. bisinuatus</i>				<i>T. stalactifera</i>			
	Seca		Chuvosa		Seca		Chuvosa	
	média	CI	média	CI	média	CI	média	CI
Marinha								
Pelágica	0,2	0,06–0,30	0,08	-0,01–0,17	0,4	0,32–0,51	0,4	0,27–0,45
Macroalgas	0,8	0,70–0,94	0,9	0,83–1,01	0,6	0,49–0,68	0,7	0,56–0,74
Água doce								
Pelágica	0,1	0,02–0,24	0,07	-0,01–0,14	0,1	-0,01–0,22	0,3	0,16–0,39
Macroalga	0,8	0,70–0,91	0,9	0,80–0,97	0,8	0,70–0,95	0,7	0,58–0,77
Terrestre	0,07	-0,01–0,15	0,05	-0,01–0,10	0,07	-0,02–0,16	0,05	-0,01–0,11
Floresta								
Pelágica	0,08	-0,01–0,17	0,1	-0,01–0,21	0,35	0,22–0,48	0,2	0,09–0,36
Macroalga	0,9	0,79–0,97	0,9	0,75–0,96	0,6	0,51–0,70	0,7	0,62–0,83
Terrestre	0,04	-0,01–0,09	0,05	-0,01–0,10	0,05	-0,01–0,10	0,05	-0,01–0,11
Terrestre-marinha								
Pelágica	0,3	0,17–0,40	0,2	0,11–0,35	0,25	0,07–0,43	0,4	0,22–0,47
Macroalga	0,7	0,57–0,75	0,7	0,61–0,81	0,7	0,51–0,81	0,6	0,50–0,69
Terrestre	0,06	-0,01–0,13	0,06	-0,01–0,13	0,1	-0,02–0,21	0,06	-0,01–0,13

Nas espécies de raspadores, a variação temporal nas paisagens foi mais frequente em $\delta^{15}\text{N}$ do que em $\delta^{13}\text{C}$. O $\delta^{15}\text{N}$ da lapa *L. subrugosa* e do isópoda *L. exotica* foram afetadas pelas paisagens terrestres, enquanto *F. clenchi* apenas pela marinha (Figura 4 e 5). Nas três espécies a contribuição de fontes bentônicas, principalmente por macroalgas foram maiores do que as fontes alóctones terrestre e marinhas pelágicas (Tabela 14), sugerindo uma baixa interação terra-mar por esses animais. Excepcionalmente na paisagem floresta todas as espécies apresentaram maior contribuição de biofilme do que macroalgas no período seco (Tabela 14).

Tabela 14. Média e intervalo de confiança (95%) para a contribuição das fontes alimentares na dieta dos raspadores *Lottia subrugosa*, *Fissurella clenchi* e *Ligia exotica* nas paisagens e estações climáticas (seca e chuvosa).

Fonte	<i>L. subrugosa</i>				<i>F. clenchi</i>				<i>L. exotica</i>			
	Seca		Chuvosa		Seca		Chuvosa		Seca		Chuvosa	
	média	CI	média	CI	média	CI	média	CI	média	CI	média	CI
Marinha												
Pelágica	0,07	-0,04–0,18	0,07	-0,04–0,18	0,2	-0,03–0,36	0,1	-0,04–0,24	0,2	-0,12–0,48	0,07	-0,04–0,18
Macroalga	0,8	0,56–1,06	0,9	0,68–1,03	0,6	0,31–0,88	0,8	0,59–1,00	0,5	0,01–1,02	0,9	0,69–1,04
Biofilme	0,1	-0,10–0,33	0,07	-0,05–0,20	0,2	-0,01–0,50	0,1	-0,05–0,26	0,3	-0,15–0,75	0,07	-0,05–0,19
Água doce												
Pelágica	0,3	-0,04–0,55	0,09	-0,05–0,23	0,2	-0,10–0,41	0,09	-0,05–0,23	0,1	0,09–0,13	0,06	-0,04–0,16
Macroalga	0,5	0,15–0,84	0,5	0,05–0,88	0,7	0,31–1,01	0,4	0,08–0,73	0,7	0,31–1,10	0,6	0,14–1,13
Biofilme	0,1	-0,04–0,31	0,4	-0,07–0,81	0,1	-0,06–0,29	0,43	0,08–0,77	0,09	-0,09–0,28	0,25	-0,21–0,71
Terrestre	0,1	-0,04–0,27	0,08	-0,05–0,20	0,07	-0,04–0,19	0,08	-0,04–0,20	0,09	-0,10–0,29	0,05	-0,03–0,14
Floresta												
Pelágica	0,08	-1,12–1,28	0,07	-0,04–0,18	0,1	-0,05–0,25	0,1	-0,08–0,29	0,07	-0,06–0,20	0,05	-0,04–0,14
Macroalga	0,3	-0,05–0,62	0,8	0,53–1,05	0,3	-0,04–0,61	0,8	0,51–1,02	0,15	-0,19–0,48	0,9	0,70–1,05
Biofilme	0,6	0,21–0,95	0,05	-0,02–0,12	0,6	0,21–0,92	0,08	-0,03–0,20	0,75	0,35–1,14	0,05	-0,04–0,13
Terrestre	0,06	-0,03–0,15–	0,09	-0,09–0,27	0,05	-0,02–0,13	0,05	-0,03–0,13	0,04	-0,03–0,12	0,03	-0,02–0,08
Marinha-terrestre												
Pelágica	0,1	-0,05–0,28	0,07	-0,04–0,18	0,07	-0,05–0,19	0,08	-1,12–1,28	0,1	-0,11–0,33	0,08	-0,05–0,20
Macroalga	0,7	0,39–0,99	0,7	0,37–0,99	0,8	0,66–1,00	0,6	0,26–0,92	0,7	0,36–1,09	0,5	-0,03–1,03
Biofilme	0,08	-0,03–0,20	0,2	-0,10–0,43	0,05	-0,03–0,13	0,3	-0,02–0,54	0,09	-0,08–0,26	0,4	-0,11–0,86
Terrestre	0,1	-0,07–0,30	0,085	-0,07–0,24	0,05	-0,03–0,12	0,07	-0,05–0,19	0,08	-0,08–0,24	0,05	-0,03–0,14

Nos predadores ativos, o $\delta^{13}\text{C}$ do carnívoro *S. brasiliensis* não variou entre as estações climáticas nas paisagens (Figura 4). A contribuição relativa de fontes pelágicas (consumidores suspensívoros, 46%) e bentônicas (consumidores raspadores, 54%) tiveram proporções similares nas paisagens e estações climáticas (Tabela 14), demonstrando que os dois tipos de fontes são importantes para compor a biomassa de *S. brasiliensis*. No *P. transversus* a estação climática nas duas paisagens próximas a fonte de água doce influenciaram $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$. Nestas paisagens a contribuição de fontes bentônicas foram maiores na estação chuvosa (54-74%) do que na seca, onde predominaram as fontes pelágica (36 e 49%) e macroalgas (30 e 41%). Esta espécie apresentou maior variabilidade temporal e espacial na contribuição das fontes alimentares (Tabela 15).

Tabela 15. Média e intervalo de confiança (95%) para a contribuição das fontes alimentares na dieta de *Stramonita brasiliensis* e *Pachygrapsus transversus* nas paisagens e estações climáticas (seca e chuvosa). Espaços em branco os dados não foram coletados.

Fonte	<i>S. brasiliensis</i>				<i>P. transversus</i>			
	Seca		Chuvosa		Seca		Chuvosa	
	média	CI	média	CI	média	CI	média	CI
Marinha								
Pelágica	0,5	0,33–0,58	0,5	0,33–0,59	0,2	-0,05–0,44	0,07	-0,04–0,17
Bentônica	0,5	0,42–0,67	0,5	0,41–0,67	0,6	0,24–0,98	0,9	0,65–1,05
Macroalga					0,2	-0,07–0,47	0,08	-0,07–0,23
Água doce								
Pelágica	0,5	0,33–0,58	0,5	0,33–0,58	0,5	0,26–0,72	0,08	-0,03–0,18
Bentônica	0,5	0,42–0,67	0,5	0,42–0,67	0,2	0,00–0,41	0,8	0,48–1,06
Macroalga					0,3	0,10–0,51	0,2	-0,10–0,41
Floresta								
Pelágica	0,5	0,33–0,59	0,5	0,33–0,58	0,2	-0,04–0,51	0,2	0–0,41
Bentônica	0,5	0,41–0,67	0,5	0,42–0,67	0,4	0,07–0,82	0,5	0,12–0,84
Macroalga					0,3	-0,06–0,70	0,3	-0,06–0,69
Marinha-terrestre								
Pelágica	0,5	0,33–0,58	0,5	0,33–0,58	0,4	0,11–0,62	0,2	-0,02–0,33
Bentônica	0,5	0,42–0,67	0,6	0,42–0,67	0,2	-0,01–0,48	0,5	0,20–0,88
Macroalgas					0,4	0,11–0,70	0,3	-0,05–0,66

1.4. Discussão

O estudo mostrou a interação trófica terra-mar através de um modelo integrado com paisagens terrestres e marinhas e as variações isotópicas em 5 grupos funcionais. Apesar das paisagens não terem influenciado na estrutura da comunidade, foi observada uma influência na cadeia trófica. A interação entre o costão rochoso com os ecossistemas adjacentes variou entre os grupos funcionais em escala espacial e temporal. Suspensívoros filtradores e passivos promoveram a interação com o ambiente marinho, enquanto apenas os filtradores interagiram com o meio terrestre.

A distribuição e composição da comunidade varia com as interações ambientais (Broitman et al., 2001). No entremarés do costão rochoso, características locais como a exposição às ondas e a distribuição dos animais em zonas verticais exibem uma forte influência na comunidade (Christofolletti et al., 2011), podendo sobrepor o efeito da paisagem. Este efeito pode ser visto em costões rochosos próximos a paisagens com aporte de água doce e está relacionado a resistência

da espécie em suportar menor salinidade e a faixa de ocupação que ela ocupa na zonação vertical. Cracas do gênero *Chthamalus* predominam na faixa do entremarés superior, e por isso são pouco afetadas pela variação de salinidade, ao contrário da *Tetraclita* sp., que ocupa o entremarés inferior e possui maior exposição a esta variação. Neste trabalho, houve uma queda na abundância de *T. stalactifera* nas paisagens com água doce que pode estar relacionada a faixa de ocupação do animal. Da mesma forma, as lapas apresentam maior ocorrência na faixa média a baixa do entremarés (Tanaka et al., 2002; Christoforetti et al., 2011), e embora a variação entre as paisagens não tenha sido significativa, nota-se que paisagens com água doce podem afetar negativamente na composição das duas principais espécies de raspadores (*L. subrugosa* e *F. clenchi*). As populações dessas três espécies com baixa tolerância a variação de salinidade e que ocupam a faixa inferior do entremarés estão mais suscetíveis aos impactos gerados pelas alterações climáticas. As previsões são de aumento da frequência e intensidade de precipitação para a região sudeste do Brasil (Bernardino et al., 2015), causando um aumento da descarga de água doce para a costa, e consequentemente podendo afetar as populações de cracas e lapas de costões rochosos próximos a rios.

Além do efeito na composição da comunidade, a paisagem aumenta a diversidade de recursos alimentares para os organismos. A influência do subsídio marinho na conectividade terra-mar tem sido avaliada comparando áreas com e sem o efeito da ressurgência costeira (Tallis 2009; Puccinelli et al., 2018, 2019). Para o subsídio terrestre são comparados locais com e sem o aporte de água doce (ex. rios e estuários), variando a distância da fonte terrestre e analisando a variação temporal da vazão dos rios entre as estações climáticas seca e chuvosa (Page et al., 2008; Porter et al., 2014; Richoux et al., 2014; Puccinelli et al., 2016). Tais trabalhos investigaram a conectividade pelo link pelágico-bentônico usando uma ou mais espécies de suspensívoros, referindo a todos como filtradores. O presente estudo separou os animais em grupos funcionais de acordo com as estratégias alimentares, e também investigou a interação entre os ecossistemas pela via bentônica através do grupo funcional dos raspadores. Nesta via, os animais consomem o biofilme, uma fonte alimentar que pode refletir os sinais isotópicos do material terrestre, como ocorre nos sistemas de rios e florestas (Hladyz et al., 2012) ou marinho. Áreas produtivas de ressurgência e com aporte de água doce possuem maior concentração de nutrientes e biomassa de zooplâncton (Bongiorni et al., 2018), que podem assentar no biofilme e serem consumidos pelos raspadores. Por isso, era esperado que as paisagens com aporte terrestre e marinho pudessem influenciar os sinais isotópicos da fonte alimentar dos raspadores. Verificou uma grande influência de material autóctone de macroalgas seguido pelo biofilme na alimentação deste grupo funcional. No entanto, na paisagem influenciada pela ressurgência costeira houve a maior

contribuição média no consumo de material pelágico por zooplâncton registrado entre as paisagens, sugerindo que a interação entre o ambiente marinho e terrestre ocorre pela via bentônica, embora em menor intensidade do que pela via pelágica realizada pelos suspensívoros.

A interação com o ambiente marinho pode ser avaliada através do reflexo da composição isotópica do ambiente pelágico nos animais costeiros (Allan et al., 2010). No presente estudo, os suspensívoros passivos e filtradores tiveram alta contribuição de material pelágico na dieta na paisagem de ressurgência, mas não apresentaram valores de $\delta^{15}\text{N}$ diferenciados das outras paisagens, ao contrário do observado no grupo funcional dos raspadores, que foram similares apenas com a paisagem água doce. Os grupos tiveram sinais de $\delta^{15}\text{N}$ próximos ao encontrado para o material em suspensão (cerca de 6 a 8‰ $\delta^{15}\text{N}$) da área de estudo de ressurgência (Corbisier et al., 2014). Por outro lado, os valores altos nas demais paisagens dos filtradores e raspadores podem ter sido gerados pelo aporte dos rios, confundindo os efeitos do material alóctone marinho e terrestre (Puccinelli et al., 2019). Em relação aos raspadores, a maior disponibilidade de material pelágico na paisagem de ressurgência não influenciou nas taxas de consumo deste item (média 8%), e o valor de $\delta^{15}\text{N}$ ($7,43 \pm 1,18\%$, tabela 6) pode ter sido influenciado pelo consumo de fontes alimentares de produtores primários, os quais representaram mais de 90% (tabela 8) da dieta, e que tiveram altos valores de $\delta^{15}\text{N}$ ($8,79 \pm 2,06\%$). Enquanto, na paisagem floresta os produtores primários também foram enriquecidos ($8,90 \pm 2,55\%$ $\delta^{15}\text{N}$, tabela 6), porém a mesma relação vista na paisagem de ressurgência não foi observada nos raspadores desta paisagem terrestre, que tiveram os valores mais empobrecidos dentre todas as paisagens ($4,54 \pm 2,07\%$ $\delta^{15}\text{N}$, tabela 6). Possivelmente a espécie *L. exotica* (figura 5) foi a responsável por suprimir os sinais observado na análise do grupo funcional na paisagem floresta. Diferenças no perfil isotópico entre espécies é comum (Vinagre et al., 2018), e pode estar relacionado com metabolismo, taxas de crescimento e ao fracionamento (DeNiro & Epstein, 1978).

A conectividade trófica por animais bentônicos marinhos do entremarés de costões rochosos com o ecossistema terrestre apresenta dois desafios principais: ter acesso ao material terrestre para o consumo e ser capaz de digerir e assimilar o material vegetal. O acesso depende da combinação de fatores físicos que afetam o fluxo de carbono e a disponibilidade do material devido a proximidade ao aporte de fontes terrestres, vazão dos rios, correntes marinhas, diluição no oceano e a variação da maré que influenciará no tempo de exposição ao recurso (Porter et al., 2014; Puccinelli et al., 2016; Bongiorno et al., 2018). Por outro lado, o material vegetal tem componentes orgânicos (ex. celulose, lignina, fibras) de difícil digestão para espécies marinhas (Zimmer et al., 2002), e muitas vezes ele precisa passar pela ação microbiana para melhorar a sua qualidade, e assim ser assimilado pelos animais (Mann, 1988), ao contrário das macroalgas que

são facilmente digeridas e assimiladas (Porter et al., 2014). A contribuição de fonte terrestre na dieta dos suspensívoros sugere que os animais tiveram acesso a matéria orgânica terrestre nas paisagens próximas a rios e mata atlântica. Além disso, a maior contribuição deste material nos filtradores em relação aos suspensívoros passivos pode estar relacionada com os fatores biológicos de diferença na estratégia de captura do material em suspensão, na digestão e assimilação, renovação dos tecidos (Page et al., 2008), fracionamento ou uso de diferentes tecidos para as análises (Puccinelli et al., 2016).

A influência dos ecossistemas terrestres vizinhos ao costão rochoso variou em escala espacial e temporal, dependendo da paisagem e do grupo funcional. Paisagens próximas a floresta influenciaram $\delta^{13}\text{C}$ de suspensívoros passivos (na paisagem terrestre-marinha) e raspadores (floresta) enquanto o aporte de água doce influenciou os produtores primários. No entanto a hipótese do aumento da contribuição terrestre na alimentação dos consumidores na estação climática chuvosa foi rejeitada, assim como em outros estudos (Page et al., 2008; Porter et al., 2014). Houve uma variação temporal na maioria das espécies, principalmente na paisagem com influência de água doce. A variação isotópica encontrada nas espécies dos consumidores pode ter sido causada pelo consumo de macroalgas.

Tanto na via pelágica como na bentônica, as macroalgas foram o principal item da alimentação em todas as paisagens e estações climáticas. O mesmo resultado já foi relatado em paisagens com influência marinha (Hill & McQuaid, 2008; Tallis, 2009) e terrestre por água doce (Schaal et al., 2010; Porter et al., 2014), independente da estratégia alimentar dos consumidores. As macroalgas podem ter alta variabilidade isotópica devido ao fracionamento fotossintético (Hill & McQuaid, 2008) e esta variação pode ser refletida nos consumidores. Neste estudo foi avaliada a variação temporal apenas em macroalgas verdes, entretanto outras espécies apresentam sinais de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ diferentes (Corbisier et al., 2006; Pucci et al., 2016; Vinagre et al., 2018) que poderiam influenciar na resposta isotópica dos consumidores. Além da influência isotópica, as macroalgas podem ser uma via de transferência de contaminantes para a cadeia alimentar, pois muitas espécies de macroalgas absorvem contaminantes presentes na água do mar (Lee & Wang, 2001; Chakraborty et al., 2014) e uma vez que tem sido amplamente consumida por invertebrados com distintas estratégias alimentares, é importante ter estudos futuros que avaliem o potencial efeito da poluição não só nas espécies herbívoras, mas também nos onívoros suspensívoros, raspadores e predadores dos costões rochosos.

Estratégias que diminuem a competição intraespecífica são comuns em sistemas terrestres e aquáticos. Uma delas é a partição trófica, em que animais de uma cadeia alimentar consomem

presas de níveis tróficos distintos (Field et al., 2005; Tallis, 2009). Nos costões rochosos, bivalves e cracas possuem a mesma forma de alimentação (por matéria em suspensão), mas com diferentes estratégias de captura (Hunt & Alexander, 1991; Ward & Shumway, 2004). Pelos valores de $\delta^{13}\text{C}$ os dois grupos funcionais de alimentadores em suspensão foram semelhantes, porém o enriquecimento de $\delta^{15}\text{N}$ nos suspensívoros passivos indicam uma diferença no grau de onivoria (Schaal et al., 2010; Porter et al., 2014). As análises de posição trófica mostram que as cracas ocupam maior posição do que mexilhões (Richoux et al., 2014). Esta mesma análise foi realizada com invertebrados de costões rochosos próximos da área de estudo no litoral de São Paulo, e também mostraram que *T. stalactifera* possui maior nível trófico (>2) do que os bivalves *M. solisianus* (1,6) e *Crassostrea brasiliana* (1,8) e similar a *Stramonita haemastoma* e *P. transversus* (Vinagre et al., 2018). Portanto, diferentes estratégias de captura de alimento podem separar grupos funcionais similares e também aproximar onívoro suspensívoro passivo de onívoro/carnívoro predador.

A alimentação dos predadores indica as vias principais que podem influenciar na cadeia alimentar. Por exemplo, a avaliação dos sinais isotópicos de peixes de florestas de kelp e de suas presas (mexilhões e gastrópodes) mostrou a influência do aporte pelágico, através do maior consumo dos bivalves (Docmac et al., 2017). No presente estudo, os suspensívoros filtradores e passivos foram usados como indicadores de fontes pelágicas e os raspadores e macroalgas como fontes bentônicas para os predadores ativos. Embora os sinais isotópicos das fontes alimentares tenham sido diferentes, as espécies de suspensívoros tiveram forte influência bentônica por macroalgas, fortalecendo a influência do material autóctone na transferência de energia na cadeia alimentar. *Stramonita brasiliensis* apresentou uma dieta balanceada com proporções similares das duas fontes alimentares nas paisagens e na escala temporal, ao contrário de *P. transversus* com variação temporal nas duas paisagens próximas ao aporte de água doce, e maior contribuição por fontes de origem bentônica. Sendo assim, a cadeia alimentar do costão rochoso apresentou forte dependência de material bentônico.

Concluindo, a interação entre ecossistemas terrestre e marinho pela comunidade bentônica nas áreas de estudo sugerem que são influenciados pelas paisagens e estação climática. A estrutura da comunidade bentônica de cracas (exceto *T. stalactifera*) e lapas não foram influenciadas pelas paisagens. A composição isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ dos organismos variaram de acordo com a paisagem e com a escala temporal. Locais com influência de ressurgência costeira afetaram a comunidade bentônica, aumentando o consumo de material de origem marinha, principalmente pelos animais suspensívoros. Paisagens próximas a fontes de água doce e a florestas costeiras influenciaram suspensívoros passivos e raspadores, porém apresentaram baixo

consumo de fontes terrestres. Enquanto as espécies de filtradores apresentaram maior contribuição de fontes terrestres na dieta, promovendo a interação com o ambiente terrestre. Esta interação não aumentou com a estação climática chuvosa. Os suspensívoros passivos apresentaram maior grau de onivoria, sugerindo uma partição trófica entre os alimentadores de matéria em suspensão. O estudo mostrou uma forte influência de materiais autóctones na alimentação dos consumidores, tanto pela via pelágica-bentônica como também pela bentônica realizada pelas espécies dos raspadores.

Capítulo 2 – Alteração da razão isotópica dos suspensívoros pela alimentação

Resumo

O ambiente costeiro é influenciado pelo material orgânico marinho e terrestre. Rios, manguezais e florestas contribuem para o aporte de materiais, os quais são consumidos por animais suspensívoros, como mexilhões e cracas, promovendo a interação entre costões rochosos e os ambientes terrestres vizinhos. No presente estudo, a influência de paisagens com aporte terrestre foi avaliada no perfil isotópico na população do mexilhão *Mytilaster solisianus* e da craca *Chthamalus bisinuatus*. Esta investigação foi feita transplantando os animais desde o habitat marinho para outro habitat receptor próximo a fonte terrestre (floresta e/ou água doce) e marinha. A alimentação ocorre durante os períodos de submersão, entretanto na faixa do entremarés dos costões rochosos o tempo de alimentação de *C. bisinuatus* é curto, pois estão distribuídos principalmente na faixa superior do entremarés onde apenas nos eventos de maré alta os animais permanecem embaixo d'água. Logo, também foi avaliado o efeito da posição vertical na variação isotópica de *C. bisinuatus*. Para isso foi realizado o experimento de transplante das cracas para a faixa de ocorrência natural e para o entremarés inferior. No experimento de transplante com *M. solisianus*, os animais transplantados para a paisagem dos costões rochosos com influência de água doce e floresta apresentaram valores de $\delta^{13}\text{C}$ similares aos dos mexilhões *in situ*. No entanto, este padrão não foi observado na paisagem influenciada por florestas indicando que a alteração do perfil isotópico pela alimentação dos animais e mudança de habitat pode variar entre as paisagens. *Chthamalus bisinuatus* transplantados para a faixa superior do entremarés dos três tipos de paisagens apresentaram valores maiores de $\delta^{13}\text{C}$ em relação as cracas do ambiente natural e transplantadas para o entremarés inferior. Esta resposta indica o efeito do aparato experimental no experimento. Os resultados deste estudo demonstram que os mexilhões podem ser influenciados pelas paisagens refletindo as fontes alimentares disponíveis do ambiente.

2.1. Introdução

A dinâmica na cadeia alimentar é um reflexo das interações tróficas entre organismos influenciadas pela interação com fatores ambientais. A compreensão destas relações auxilia a detectar as mudanças naturais dos ecossistemas bem como aquelas que são promovidas pelas

atividades antrópicas (Polis et al., 1997; Kéfi et al., 2012). No ambiente marinho fatores que alteram a concentração de nutrientes, matéria orgânica dissolvida e particulada influenciam na produtividade primária e afetam diretamente os consumidores primários (Menge, 2000; Thiel et al., 2007). Estes fatores emergem de escalas espaciais locais a regionais, desde a influência da ressurgência costeira, ao aporte de água doce ou de materiais terrestres das florestas tropicais para a costa, os quais variam entre estações secas e chuvosas (Capítulo 1; Ortega-Cisneros et al., 2016; McCabe & Navarrete, 2018).

Considerando as paisagens marinhas costeiras, os animais suspensívoros de costões rochosos apresentam assimilação diferencial de alimentos dependendo da influência dos ambientes próximos, demonstrado através da utilização de isótopos estáveis (Capítulo 1; Corbisier et al., 2006; Layman et al., 2012; Domingos & Lana, 2017). Esta ferramenta é especialmente útil em ambientes costeiros que integram diferentes paisagens, onde os processos oceanográficos, pluviais, meteorológicos e correntes marinhas geram uma complexidade espacial (Wieters et al., 2003; Porter et al., 2014; Mazzuco et al., 2018). Costões rochosos próximos a ecossistemas terrestres e com aportes de água doce podem apresentar razões de isótopos estáveis de carbono ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$; $\delta^{13}\text{C}$) e nitrogênio ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$; $\delta^{15}\text{N}$) distintos de locais com influência exclusivamente marinha (Porter et al., 2014). Essa variação é observada em espécies alimentadoras de matéria em suspensão, como bivalves e cracas e dependem da intensidade do aporte do material terrestre e da proximidade a esses ambientes (Porter et al., 2014; Richoux et al., 2014) para refletir tais valores em seus tecidos.

Os suspensívoros nos costões rochosos são abundantes e representam um importante link no acoplamento bento-pelágico e na transferência de energia na cadeia trófica (Vaughn & Hoellein, 2018). A alimentação desses organismos ocorre durante o período em que estão submersos, com variação no tempo de imersão de acordo com a zona vertical que ocupam no costão rochoso, que usualmente é dividido em 3 faixas (Bayne et al., 1988; Harley & Helmuth, 2003). Na primeira, e mais inferior, os animais da faixa do infralitoral estão permanentemente submersos, podendo se alimentar a todo instante. Em seguida, no entremarés, o tempo de submersão e alimentação é restringido principalmente pela variação da maré. Por fim, na faixa do supralitoral, existe apenas o respingo d'água ou influência de eventos oceanográficos extremos que geram a submersão dos animais. A transição do limite superior do entremarés para o supralitoral é caracterizada pelo domínio de cracas do gênero *Chthamalus* sp., que possui o menor tempo de alimentação por receber o respingo de água do mar pela ação das ondas e ficar submerso apenas durante os picos de maré alta, restrito a poucas horas diárias (O'Riordan et al., 2010). Assim, considerando a distribuição vertical dos organismos em costões rochosos, o dinamismo da

composição das fontes alimentares pelos aportes de ambientes adjacentes, os animais de faixas superiores podem ser afetados de modo diferenciado devido ao menor tempo de exposição às fontes alimentares e a composição das mesmas. Por exemplo, com a ressuspensão de partículas da comunidade do próprio costão rochoso que terão maior influência nos organismos das regiões mais elevadas, do que naquelas de regiões inferiores na zonação.

Neste trabalho, o objetivo foi avaliar como os suspensívoros são influenciados pelas características do ambiente na escala de paisagem e de zonação vertical. Em termos da paisagem, cada ambiente possui um perfil isotópico devido às características locais que afetam a composição das fontes alimentares, e elas são refletidas nos suspensívoros (Corbisier et al., 2014; Porter et al., 2014; Gorman et al., 2019; Puccinelli et al., 2019). Neste estudo foi avaliada a influência de paisagens com aporte terrestre no perfil isotópico de uma população de suspensívoros, a partir da mudança da paisagem marinha original para um habitat com aporte terrestre. Foram realizados experimentos transplantes com mexilhão (*Mytilaster solisianus*) e craca (*Chthamalus bisinuatus*, Pilsbry, 1916), e espera-se que a composição isotópica dos suspensívoros de costões rochosos marinhos que foram transplantados para o ambiente com influência terrestre seja alterada, refletindo o $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ das fontes alimentares da nova paisagem transplantada. Apesar do conhecimento do $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ dos organismos, este estudo permite avaliar a influência da paisagem através da alteração de fontes alimentares em organismos com as mesmas características genéticas.

Além disso, foi investigada a influência da posição vertical no costão rochoso e, por consequência, do tempo de alimentação, na variação isotópica da craca *C. bisinuatus*. Por ter uma distribuição mais ampla, usualmente dominando o entremarés superior mas também podendo ser encontrada no entremarés central ou inferior, esta espécie permite avaliar a influência da posição do organismo no costão rochoso. Para isso, foi realizado o segundo experimento manipulativo, transplantando as cracas para duas alturas distintas do entremarés: a faixa superior (ocupação natural da espécie) e inferior. A hipótese testada foi que animais na faixa inferior diferem o $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ em relação aos da faixa superior devido ao maior tempo de alimentação e, consequentemente maior forrageamento das fontes alimentares que são suscetíveis a alteração devido aos processos oceanográficos (ex. correntes marinhas e variação da maré) e aos aportes de novos materiais provenientes dos ecossistemas vizinhos. Enquanto a alimentação dos indivíduos de *C. bisinuatus* do entremarés superior ocorre em pulsos, refletindo um curto espaço-tempo da composição do material orgânico disponível para os suspensívoros e o enriquecimento desta água com material suspenso da comunidade de costão rochoso, como fragmentos dos organismos e fezes. Por fim, foi avaliada a contribuição das fontes alimentares na dieta dos mexilhões e cracas do ambiente

natural e dos transplantados para investigar os tipos de fontes que influenciam na composição isotópica dos tecidos dos suspensívoros.

2.2. Materiais e Métodos

2.2.1. Área de estudo

O estudo foi realizado em costões rochosos do litoral de São Paulo na região da Baixada Santista. Foram selecionados 3 tipos de paisagens costeiras baseada nas características do capítulo 1: (i) marinha, costão rochoso com influência apenas marinha; (ii) floresta, costão rochoso com uma extensa faixa superior de mata atlântica conservada e com influência marinha; e (iii) terrestre-marinha, caracterizado por costão rochoso com a faixa de mata atlântica, a cerca de 2 km de distância do deságue de rio e área estuarina com manguezal, além do contato com o mar (Figura 1). Considerando os resultados do capítulo 1 sobre a influência da paisagem e a limitação de realizar o experimento em locais distantes da paisagem marinha foi selecionado um costão rochoso em cada categoria da paisagem e os resultados foram avaliados sob esta característica, ou seja, considerando-se o fator paisagem mas interpretados com a atenção de que não houve replicagem de diferentes costões rochosos dentro de cada paisagem.

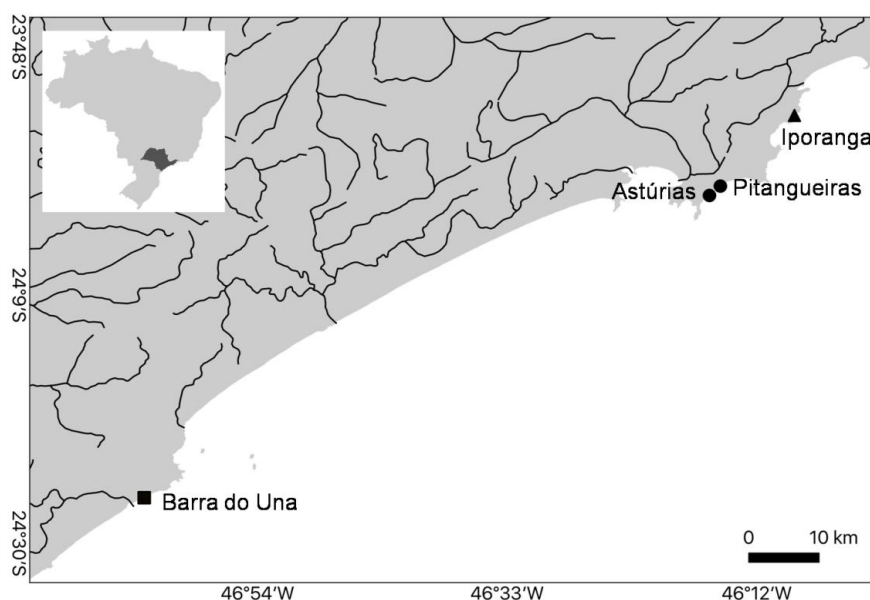


Figura 1. Mapa da localização dos costões rochosos das paisagens marinhas (círculo), floresta (triângulo) e terrestre-marinha (quadrado) no litoral de São Paulo. Linhas pretas no continente indicam a hidrografia. Coordenadas geográficas: Iporanga (-23°54'18"; -46°08'49"), Pitangueiras (-23°59'47.3"; -46°15'03.1"), Astúrias (-24°00'35"; -46°15'58") e Barra do Una (-24°26'09"; -47°03'32").

O estudo foi realizado com a espécie de mexilhão *Mytilaster solisianus* (d'Orbigny, 1842) e com a craca *Chthamalus bisinuatus*. Ambas as espécies são comumente encontradas em habitats costeiros, o mexilhão ocorre na faixa do entremarés e forma um substrato secundário importante para outras espécies de invertebrados (Tanaka & Magalhães, 1999). Acima do limite superior de *M. solisianus* predomina *C. bisinuatus*, na faixa do entremarés superior. *Chthamalus bisinuatus* também pode ser encontrado na faixa do infralitoral raso em menor abundância, e no entremarés nos espaços de rocha nua ou assentados sobre outros animais como bivalves e cracas maiores (Ghilardi-Lopes et al., 2012). Na praia de Pitangueiras, *C. bisinuatus* é também comumente encontrado sobre as conchas de *M. solisianus*.

2.2.2. Delineamento do experimento

O experimento consistiu em transplantar os mexilhões e as cracas da paisagem marinha para as paisagens floresta e terrestre-marinha para avaliar a influência da paisagem pela variação no perfil isotópico a partir de organismos de uma mesma população. Neste caso, a ação manipulativa passa a ser um fator a ser considerado no experimento devido a possíveis influências do processo de transplante. Foram realizados dois experimentos, um para avaliar a influência das paisagens na alteração dos isótopos estáveis de *M. solisianus* e *C. bisinuatus* e o outro da zonação vertical para investigar o efeito do maior tempo de submersão e exposição ao recurso alimentar na variação isotópica de *C. bisinuatus* em comparação com os indivíduos da mesma espécie da faixa superior do entremarés (Figura 2).

Em ambos os experimentos, os animais foram retirados da paisagem marinha doadora em Pitangueiras para serem transplantados nas paisagens receptoras mar transplante, floresta e terrestre-marinha. Para avaliar o efeito da ação manipulativa foram usados dois procedimentos: o de auto transplante na paisagem marinha doadora; e o transplante para uma paisagem marinha com as mesmas características da paisagem doadora em Astúrias, denominada mar transplante (Chapman & Underwood, 1992). No primeiro experimento, mexilhões e cracas adultos foram transplantados para a mesma faixa de distribuição de seus coespecíficos no costão rochoso, sendo no entremarés para *M. solisianus* e entremarés superior para *C. bisinuatus*. A população natural de cada espécie e paisagem foram amostradas no início do experimento com a instalação do transplante e após três meses no término do experimento (Chapman & Underwood, 1992).

O experimento de zonação vertical com *C. bisinuatus* foi realizado com as mesmas paisagens e desenho experimental anterior, com a diferença de que além do transplante das cracas na faixa de ocorrência natural de seus co-específicos, no entremarés superior, também foram

transplantadas cracas para a faixa do entremarés inferior, no limite da faixa de ocorrência de *M. solisianus* (Figura 2). Os dois experimentos foram realizados no mesmo período, com instalação em setembro e finalização em dezembro de 2019. Foram amostrados aleatoriamente 5 réplicas para cada espécie, sendo que para *M. solisianus* um indivíduo correspondeu a uma réplica, enquanto para *C. bisinuatus* de 10 a 20 indivíduos.

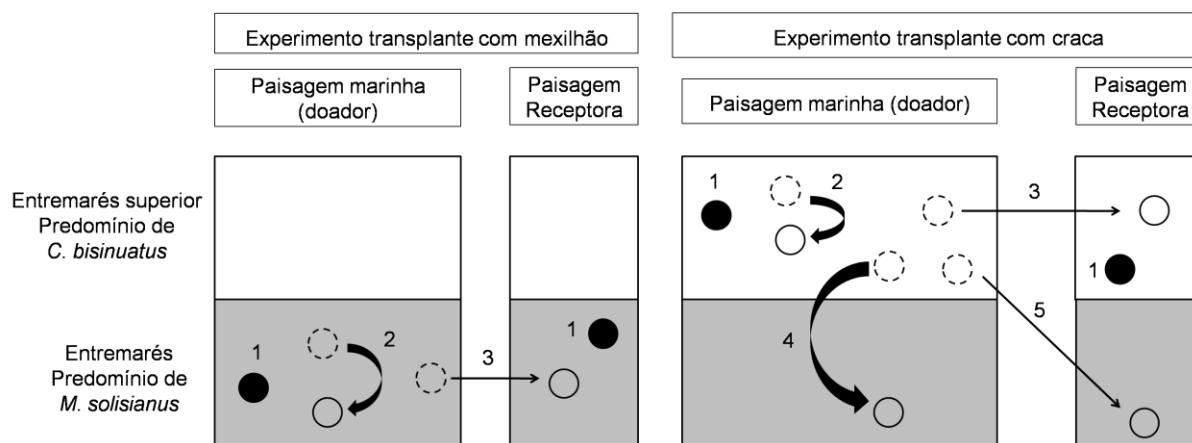


Figura 2. Esquema do experimento transplante com o mexilhão *M. solisianus* e com a craca *C. bisinuatus*. 1 – animais amostrados no ambiente natural; 2 – autotransplante na paisagem doadora; 3 – transplante dos animais da paisagem marinha doadora para as paisagens receptoras (mar transplante, floresta e terrestre-marinha); 4 – autotransplante das cracas para o entremarés inferior; e 5 – transplante para o entremarés inferior das paisagens receptoras. Adaptado de Chapman & Underwood, 1992.

2.2.3. Montagem do experimento

Para a realização do experimento com o mexilhão, os indivíduos adultos de 1,5 cm foram cuidadosamente removidos mantendo a estrutura em tapete da comunidade. A região inferior do tapete foi lavada (com água do mar) para remoção de areia e cascalho para facilitar a aderência do bisso na placa do transplante (PVC de 100 cm² coberta com fita antiderrapante). As placas foram mantidas em aquários com água do mar e aeração entre 24 a 48 horas para a fixação dos animais nas placas. Em campo, as placas foram protegidas com tela de plástico com abertura de 0,5 mm para evitar a perda dos animais pela ação das ondas, e fixadas na zona do entremarés ao lado de seus co-específicos em uma área em que foram removidos os animais por raspagem. Em cada local foram transplantadas 10 placas, sendo monitoradas mensalmente para a remoção de macroalgas da tela de proteção.

No experimento com as cracas, foram coletados os mexilhões com *C. bisinuatus* assentados sobre as conchas na paisagem marinha doadora. No laboratório, as conchas foram

fixadas em placas de PVC (25 cm²) usando epóxi (próprio para uso marinho), este procedimento já foi usado em outro experimento com *M. solisianus* (Martinez et al., 2019). Cada placa foi montada contendo 20 cracas adultas e foram transplantadas após 24 horas (com 8 h submersas em água do mar). Foram instaladas 10 placas na faixa de predomínio de *C. bisinuatus* (entremarés superior) e 5 placas no limite inferior de ocorrência de *M. solisianus* nas 4 áreas de estudo (Figura 2). Foi realizado o monitoramento mensal, com contagem dos animais vivos nas placas da região inferior do costão rochoso.

2.2.4. Processamento das amostras e análise de isótopos estáveis

Ao término do experimento as placas foram levadas ao laboratório, onde foram escolhidos aleatoriamente 5 indivíduos de *M. solisianus* de placas diferentes, cada um representou uma réplica. As análises isotópicas foram realizadas com o músculo adutor dos mexilhões transplantados e, além disso, de outros 5 indivíduos coletados no ambiente natural. As amostras foram secas (60°C, 48h) e maceradas.

No experimento com *C. bisinuatus*, foram usados de 10 a 20 indivíduos do ambiente natural para compor uma réplica composta e entre 2 a 17 indivíduos transplantados para compor cada réplica das cracas transplantadas, devido a mortalidade dos animais durante o experimento. Foram usadas 5 réplicas para cada tratamento (natural e transplantado). As amostras de cracas foram acidificadas (HCl 10%) para a degradação do carbono inorgânico de 24 a 48 horas, lavadas com água deionizada até o pH ficar próximo a 7, secas na estufa (60°C, 48h) e maceradas. A partir das amostras em pó, foi pesado uma subamostra de 0,8 a 1 mg de peso seco em balança de precisão ($\pm 0,001$ mg) e colocadas dentro de cápsulas de estanho para determinar $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$. Os valores foram calculados pela fórmula:

$$\delta^{13}\text{C} \text{ e } \delta^{15}\text{N} = [(R \text{ amostra}/R \text{ padrão}) - 1] \times 10^3, \text{ e } R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C} \text{ ou } {}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$$

As análises foram realizadas no espectrômetro de massas de razão isotópica no Laboratório de Ecologia Isotópica do Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA/USP) com repetidas análises de padrão interno. Os resultados mostraram que *C. bisinuatus* apresentaram a razão C:N > 3,5% indicando alto teor de lipídios, e por isso foi usada a correção matemática: $\delta^{13}\text{C} \text{ corrigido} = \delta^{13}\text{C} \text{ não tratado} - 3,36 + 0,99 \times \text{C:N}$ em todas as amostras dos animais (Post et al., 2007).

2.2.5. Análise dos dados

A variação natural no perfil de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ nas paisagens ao longo do tempo do experimento foi avaliada pela análise de variância com os fatores paisagem (fixo, 4 níveis) e tempo (fixo, 2 níveis) para cada espécie. A influência das paisagens na composição isotópica dos animais transplantados foi avaliada pela ANOVA de dois fatores em *M. solisianus* com paisagem (fixo, 4 níveis) e tratamento (fixo, 2 níveis), sendo considerado os mexilhões do ambiente amostrados no término do experimento e os transplantes. Enquanto em *C. bisinuatus* foi usado o mesmo modelo dos mexilhões e com o fator tratamento de 3 níveis com a inclusão do transplante na faixa do entremarés inferior para avaliar o efeito da zonação vertical das cracas. O teste de Cochran's foi usado para verificar a homogeneidade de variância. As análises estatísticas foram realizadas no software R (R Core Team 2019) com o pacote GAD (Sandrini-Neto & Camargo, 2019) e para fatores significativos foi usado o teste a posteriori Student-Newman-Keuls (SNK).

As contribuições das fontes alimentares na dieta de *M. solisianus* e *C. bisinuatus* foram investigadas nos animais do ambiente natural e transplantados em cada paisagem. O procedimento realizado foi o mesmo do capítulo 1 para o grupo funcional dos suspensívoros com as fontes alimentares marinha pelágica, macroalga e terrestre. Sendo os valores de fonte pelágica de $-23,30 \pm 0,65\text{‰}$ $\delta^{13}\text{C}$ e $6,5 \pm 1,01\text{‰}$ $\delta^{15}\text{N}$ (Pucci, 2016) e de macroalgas de $-16,82 \pm 1,38\text{‰}$ $\delta^{13}\text{C}$ e $6,29 \pm 1,64\text{‰}$ $\delta^{15}\text{N}$ em todas as paisagens, e a fonte terrestre foi considerada na paisagem floresta com os valores $-27,92 \pm 4,33\text{‰}$ $\delta^{13}\text{C}$ e $3,44 \pm 2,96\text{‰}$ $\delta^{15}\text{N}$, e na paisagem terrestre-marinha $-24,43 \pm 6,65\text{‰}$ $\delta^{13}\text{C}$ e $5,11 \pm 2,33\text{‰}$ $\delta^{15}\text{N}$. As análises foram realizadas com o modelo de mistura bayesiano para isótopos estáveis, SIMMR (Parnell et al., 2013; Parnell 2019), sendo adotado o fator de enriquecimento trófico de bivalves ($\Delta\delta^{13}\text{C} = 1,28 \pm 0,72\text{‰}$, $\Delta\delta^{15}\text{N} = 3,25 \pm 0,67\text{‰}$) estimado por Cresson et al. (2016) para as duas espécies do estudo.

2.3. Resultados

No ambiente natural o $\delta^{13}\text{C}$ do mexilhão *M. solisianus* teve efeito da paisagem, sendo a floresta com valor empobrecido em relação as demais paisagens, e o $\delta^{15}\text{N}$ apresentou variação temporal em mar transplante (Tabela 1, Figura 3). Para as cracas do ambiente natural, $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ variaram entre o período inicial e final dependendo da paisagem (Tabela 1). O $\delta^{13}\text{C}$ de *C. bisinuatus* nas paisagens floresta e terrestre-marinha foram empobrecidos no início do experimento, e na comparação entre as paisagens, terrestre-marinha apresentou os menores valores em ambos os tempos. Considerando o $\delta^{15}\text{N}$ das cracas, houve variação temporal nas

paisagens marinha doador e floresta, com o enriquecimento no tempo inicial, e a variação entre paisagens dependeu do tempo (Tabela 1, Figura 3).

Tabela 1. Resultados da ANOVA da variação natural em $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ de *M. solisianus* e *C. bisinuatus* nas paisagens. . g.l: grau de liberdade; SQ: soma dos quadrados; F: razão F; *** p < 0,001; ** p < 0,01; * p < 0,05 indicam efeito significativo.

Efeito	<i>M. solisianus</i>							<i>C. bisinuatus</i>						
	$\delta^{13}\text{C}$				$\delta^{15}\text{N}$			$\delta^{13}\text{C}$				$\delta^{15}\text{N}$		
	g.l.	SQ	F	p	SQ	F	p	g.l.	SQ	F	p	SQ	F	p
Paisagem (P)	3	5,56	34,77	***	0,67	2,28	0,10	3	14,95	28,66	***	6,90	37,39	***
Tempo (Te)	1	0,001	0,02	0,88	0,29	2,90	0,10	1	4,48	25,74	***	1,12	18,28	***
P*Te	3	0,16	1,02	0,39	1,32	4,46	*	3	4,83	9,26	***	1,18	6,38	**
Resíduo	32	1,70			3,15			32	5,56			1,97		

SNK teste a posteriori

$\delta^{13}\text{C}$	P	F < MD < MTr = TM				P*Te	F: $t_0 < t_f$		TM: $t_0 < t_f$	
							t_0 : TM < MD = F < MTr			
							t_f : TM = MD < F = MTr			
$\delta^{15}\text{N}$	P*Te	MTr: $t_0 > t_f$				P*Te	MD: $t_0 > t_f$		F: $t_0 > t_f$	
							t_0 : MD > MTr = F > TM			
		t_0 : MTr < MD = F = TM					t_f : F < MTr < TM = MD			

MD = Marinha (doador), MTr = Mar (transplante), F = Floresta, TM = Terrestre-Marinha, t_0 = tempo inicial do experimento, t_f = tempo final.

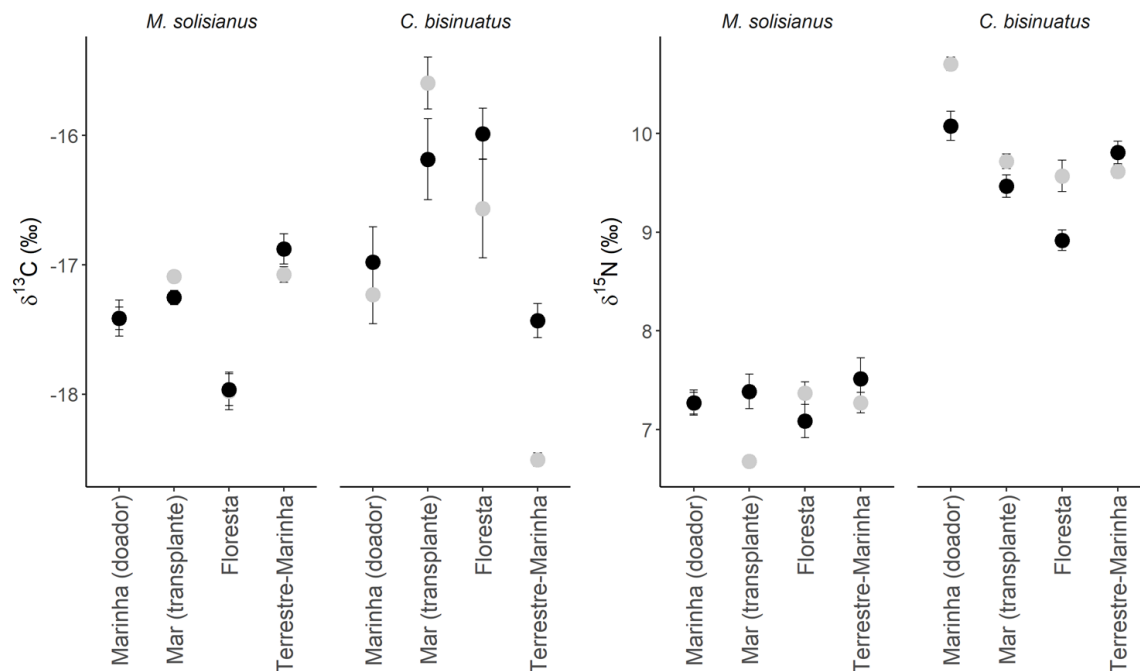


Figura 3. Variabilidade natural de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ (média $\pm$ erro padrão) dos suspensívoros em cada paisagem durante três meses, no início (cinza) e término (preto) do experimento.

No experimento de transplante entre paisagens, o $\delta^{13}\text{C}$ do mexilhão *M. solisianus* variou com a paisagem e o tratamento (Tabela 2). A paisagem floresta foi a única em que $\delta^{13}\text{C}$ dos mexilhões do ambiente natural ($-17,97 \pm 0,28\text{‰}$, média $\pm$ desvio padrão) diferiram dos animais transplantados ($-17,24 \pm 0,18\text{‰}$) (Figura 4). Apesar da variação estatística, é importante destacar que a diferença isotópica entre eles foi menor que 1‰. Entre os transplantes de mexilhões, a paisagem terrestre-marinha apresentou os valores mais enriquecidos de $\delta^{13}\text{C}$ ($-16,91 \pm 0,18 \text{‰}$) em relação as demais paisagens (Figura 4). Não houve efeito da ação manipulativa do experimento, pois os valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre os transplantes da paisagem marinha e mar transplante foram similares. Em relação ao perfil de $\delta^{15}\text{N}$ em *M. solisianus* houve uma diferença marginal ($p = 0,047$) entre animais do ambiente natural e os transplantados.

Tabela 2. Resultados da ANOVA da variação em $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ de *M. solisianus* e *C. bisinuatus* nas paisagens no experimento transplante. g.l: grau de liberdade; SQ: soma dos quadrados; F: razão F; *** $p < 0,001$; * $p < 0,05$ indicam efeito significativo.

Efeito	<i>M. solisianus</i>								<i>C. bisinuatus</i>							
	$\delta^{13}\text{C}$				$\delta^{15}\text{N}$				$\delta^{13}\text{C}$				$\delta^{15}\text{N}$			
	g.l.	SQ	F	p	SQ	F	p	g.l.	SQ	F	p	SQ	F	p		
Paisagem (P)	3	2,65	16,67	***	0,07	0,18	0,91	3	2,47	2,38	0,09	1,42	3,21	*		
Tratamento (Tr)	1	0,22	4,24	*	0,54	4,26	0,047*	2	8,16	11,82	***	0,13	0,45	0,64		
P*Tr	3	1,13	7,13	***	0,57	1,48	0,24	6	2,33	1,13	0,38	2,48	2,79	*		
Resíduo	32	1,70			4,08			24	8,29			3,55				

Teste SNK

$\delta^{13}\text{C}$ P*Tr F: Natural < Transpl Tr EM superior > Natural = EM inferior
Transpl: TM > MD = MTr = F

$\delta^{15}\text{N}$ P*Tr Natural < EM superior = EM inferior

MD = Marinha (doador), MTr = Mar (transplante), F = Floresta, TM = Terrestre-Marinha, Transpl = transplante, EM superior = entremarés superior, EM inferior = entremarés inferior.

A resposta em *C. bisinuatus* foi distinta dos mexilhões para ambos os isótopos (Tabela 2). No experimento da paisagem, o $\delta^{13}\text{C}$ das cracas variou com o tratamento, indicando que os animais transplantados apresentaram valores enriquecidos em relação ao ambiente natural nas paisagens mar transplante, floresta e terrestre-marinha. Enquanto a variação no $\delta^{15}\text{N}$ ocorreu na paisagem floresta entre o ambiente natural, mais empobrecido ($8,92 \pm 0,23\%$), e os animais transplantados.

No segundo experimento realizado com as cracas para avaliar o efeito da zonação vertical, a variação de $\delta^{13}\text{C}$ ocorreu entre os animais transplantados para a faixa natural e entremarés inferior em todas as paisagens exceto na marinha doador, com valores empobrecidos no entremarés inferior (Tabela 2, Figura 4). O perfil isotópico de nitrogênio de *C. bisinuatus* apresentou valores enriquecidos nos animais transplantados para o entremarés inferior na paisagem floresta em relação ao ambiente natural.

O perfil isotópico de *M. solisianus* e *C. bisinuatus* mostraram que a principal fonte alimentar foi por macroalgas (média de 50 a 73%), seguido de fontes marinhas (15 a 32% em média) e terrestres (12 a 21%), independente das paisagens e transplante (Tabela 3).

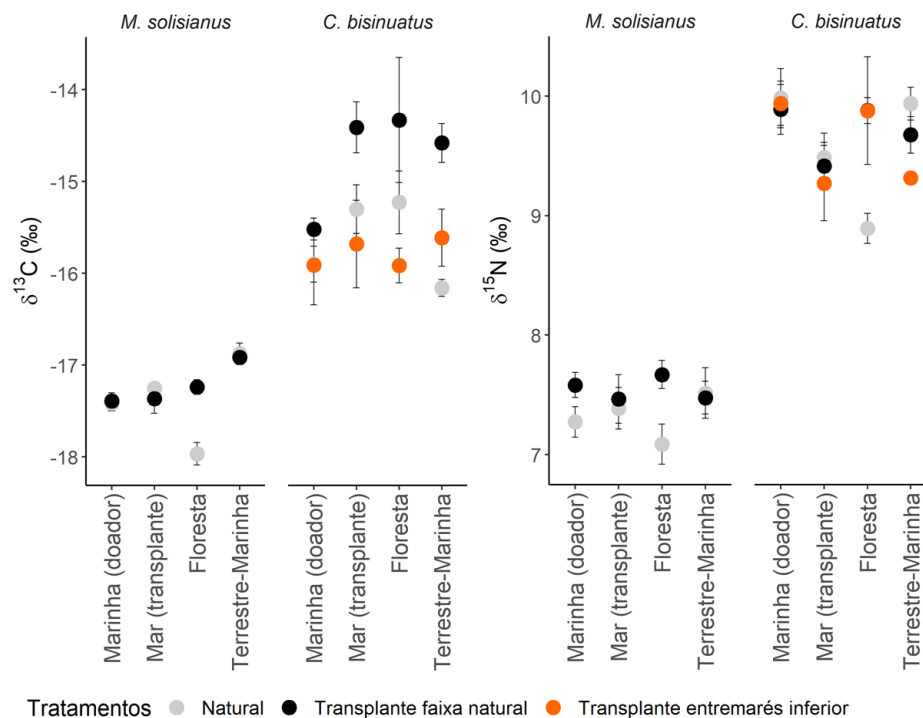


Figura 4. Variabilidade natural de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ (média $\pm$ erro padrão) dos suspensívoros do ambiente natural (cinza) e transplantados (preto e laranja) em cada paisagem.

Tabela 3. Média e intervalo de confiança (95%) para a contribuição das fontes alimentares na dieta do mexilhão (*M. solisianus*) e da craca (*C. bisinuatus*) no ambiente natural e nas paisagens transplantadas no final do experimento.

Paisagem e Fonte alimentar	<i>M. solisianus</i>				<i>C. bisinuatus</i>					
	Natural		Transplante		Natural		Transplante		Transplante entremarés inferior	
	Média	CI	média	CI	média	CI	média	CI	média	CI
Marinha (doador)										
Pelágica	0,30	0,11–0,48	0,29	0,11–0,48	0,27	-0,12–0,65	0,27	-0,15–0,69	0,28	-0,12–0,69
Macroalga	0,70	0,52–0,89	0,71	0,52–0,89	0,73	0,35–1,12	0,73	0,31–1,15	0,72	0,31–1,12
Marinha (transplante)										
Pelágica	0,28	0,09–0,46	0,29	0,10–0,48	0,28	-0,15–0,71	0,32	-0,16–0,81	0,27	-0,13–0,67
Macroalga	0,72	0,54–0,91	0,71	0,52–0,90	0,72	0,29–1,15	0,68	0,19–1,16	0,73	0,34–1,13
Floresta										
Pelágica	0,18	-0,02–0,39	0,15	-0,03–0,33	0,27	-0,15–0,69	0,31	-0,15–0,77	0,24	-0,17–0,65
Macroalga	0,67	0,46–0,87	0,73	0,52–0,94	0,57	0,06–1,07	0,54	0,02–1,06	0,64	0,18–1,11
Terrestre	0,15	-0,02–0,32	0,12	-0,02–0,27	0,16	-0,09–0,42	0,15	-0,10–0,40	0,12	-0,08–0,32
Terrestre-Marinha										
Pelágica	0,15	-0,02–0,32	0,15	-0,03–0,33	0,23	-0,14–0,61	0,29	-0,14–0,72	0,25	-0,14–0,63
Macroalga	0,73	0,48–0,98	0,72	0,45–0,99	0,60	0,14–1,06	0,50	0,004–1,00	0,56	0,08–1,05
Terrestre	0,13	-0,07–0,32	0,13	-0,09–0,35	0,17	-0,11–0,44	0,21	-0,11–0,52	0,19	-0,11–0,49

2.4. Discussão

A composição isotópica dos mexilhões foi influenciada pela paisagem, mas a resposta dependeu do tipo de ambiente. O perfil isotópico de carbono de *M. solisianus* mostrou a alteração na composição isotópica dos animais que foram transplantados para a paisagem terrestre-marinha, diferindo-se da paisagem original (marinha doadora). Esta alteração não foi observada na paisagem floresta, onde os mexilhões transplantados apresentaram valores de $\delta^{13}\text{C}$ similares ao da paisagem marinha doadora, ao invés de valores empobrecidos encontrados no ambiente natural. Porém é importante destacar que as paisagens apresentaram valores próximos de $\delta^{13}\text{C}$ e apesar de estatisticamente diferente, a magnitude da diferença pode estar relacionada a processos fisiológicos e de fracionamento do organismo (Zanden & Rasmussen, 2001; Vanderklift & Ponsard, 2003; Layman et al., 2012).

No entanto, estudos de troca da dieta alimentar, tanto em vertebrados como em invertebrados, mostraram a alteração na composição isotópica nos tecidos dos animais ao longo do tempo, com valores similares ao da nova dieta no tempo final do experimento (Tieszen et al., 1983; Gorokhova & Hansson, 1999). Essa mudança na razão isotópica depende da taxa de renovação dos tecidos, onde tecidos de rápida renovação (ex. gônadas e tecidos digestivos) refletem rapidamente a nova dieta alimentar, enquanto tecidos de baixa renovação (ex. músculo) integram a dieta em um período maior de tempo (Gorokhova & Hansson, 1999). Neste estudo, foi feita a troca de dieta dos mexilhões e cracas mudando os animais de habitat, através de experimentos de campo ao invés de experimentos laboratoriais de alteração da dieta alimentar. Costões rochosos são ecossistemas dinâmicos nas condições oceanográficas e aporte de materiais orgânicos que podem influenciar na composição e concentração do material em suspensão na água disponível para a alimentação dos suspensívoros bentônicos (Lorrain et al., 2002; Wieters et al., 2003; Coelho-Souza et al., 2012; Porter et al., 2014; Domínguez-Hernández et al., 2020), e dificilmente estas variáveis seriam replicadas em condições laboratoriais. Especialmente, em estudos de macroescala de avaliação do aporte de água doce nas comunidades bentônicas (Pérez et al., 2016). Neste estudo foi observado a alteração na composição isotópica do tecido muscular, de longa taxa de renovação, de *M. solisianus* em ambiente próximo ao aporte de água doce e a manguezal (paisagem terrestre-marinha), indicando que $\delta^{13}\text{C}$ dos tecidos estão relacionados com o carbono particulado do ambiente (Pérez et al., 2016). Por outro lado, esta resposta não foi encontrada na paisagem floresta, que por ter baixos valores de $\delta^{13}\text{C}$ pode ser necessário um maior

intervalo de tempo para identificar as alterações nos tecidos dos mexilhões (Gorokhova & Hansson, 1999).

No experimento com *C. bisinuatus* foi registrado o efeito do transplante nos animais, onde as cracas transplantadas para o entremarés superior apresentaram valores de $\delta^{13}\text{C}$ mais altos, sendo similares entre si e distintos tanto da paisagem doadora como do ambiente natural (Figura 4). Este evento sugere que o aparato experimental pode ter gerado um microhabitat que influenciou de forma diferente na zona vertical do costão rochoso. As placas da faixa superior podem ter favorecido o crescimento de um recurso (ex. biofilme), que naturalmente tinha variação entre a zona vertical e isso influenciou igualmente os resultados.

O principal item da dieta tanto das cracas como dos mexilhões foram macroalgas nas paisagens marinhas e próximas de fontes terrestres. Esta influência bentônica na alimentação de suspensívoros costeiros tem sido registrada em costões rochosos próximos a estuários e ressurgência (Hill & McQuaid, 2008; Tallis, 2009; Schaal et al., 2010; Porter et al., 2014). Ao contrário do observado no capítulo 1 em que as cracas tiveram uma contribuição baixa de fontes terrestres na dieta alimentar (4 a 7% em média), neste estudo foi registrado uma contribuição 3 vezes maior (12 a 21% em média), sugerindo que ambientes terrestres também podem contribuir com a alimentação de cracas. Portanto, as macroalgas são importantes componentes da matéria orgânica particulada nas águas costeiras para a alimentação dos suspensívoros e composição da razão isotópica dos tecidos dos suspensívoros.

Este estudo mostrou a alteração na composição isotópica de mexilhões através da troca de habitat, e consequente troca na dieta alimentar, em experimento de campo. A mudança na composição isotópica variou entre as paisagens, os mexilhões alteraram a composição de $\delta^{13}\text{C}$ dos tecidos das paisagens marinhas para as paisagens com influência de água doce e floresta (paisagem terrestre-marinha). Não foi possível avaliar a influência da paisagem na alteração alimentar de *C. bisinuatus* devido ao efeito do aparato experimental, indicando a importância de se considerar e avaliar as limitações de experimentos manipulativos em campo para a interpretação dos resultados. Neste caso, para testar esta hipótese, outros modelos de materiais e abordagens para minimizar a criação de microhabitats precisarão ser testados. Com este trabalho, sugere-se que os mexilhões refletem a composição isotópica dos costões rochosos através do link pelágico bentônico, transferindo esta influência para níveis tróficos superiores.

Capítulo 3 – Efeito da interação terra-mar nos mexilhões

Resumo

A fertilização de águas costeiras favorece a produtividade primária de fitoplâncton beneficiando organismos suspensívoros. Neste estudo, foram avaliados os efeitos do enriquecimento marinho no crescimento, reprodução e composição isotópica dos mexilhões *Perumytilus purpuratus* do Chile e *Mytilaster solisianus* do Brasil em costões rochosos próximos (paisagem ressurgência) e distantes (paisagem marinha) a centros de ressurgência. Os países foram escolhidos para investigar as diferenças na intensidade de ressurgência, considerando que a costa chilena abriga o maior sistema deste processo oceanográfico, promovido pela corrente de Humboldt. A caracterização das áreas de estudo através da concentração de clorofila-a mostraram valores similares de produtividade primária nas paisagens de ressurgência do Chile e do Brasil, e com menor valor do que as paisagens marinhas. Este padrão pode ter sido causado no Chile pela advecção da massa de água ressurgida para os ambientes vizinhos e no Brasil pelo aporte de material terrestre através dos rios. As duas espécies de mexilhões apresentaram efeito local na condição individual e no investimento reprodutivo. *Perumytilus purpuratus* apresentou maior investimento de energia em crescimento na paisagem ressurgência, enquanto *M. solisianus* teve respostas similares em crescimento e reprodução em ambas as paisagens. A composição isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ dos mexilhões indicaram alta contribuição de macroalgas na dieta alimentar de ambas espécies e os valores de $\delta^{15}\text{N}$ foram maiores nos mexilhões e produtores primários (fitoplâncton e macroalgas) do Chile do que no Brasil. Centros de ressurgência são importantes para o enriquecimento das águas, porém outros fatores que influenciam na produtividade primária também devem ser considerados em estudos de larga escala. Estes resultados sugerem que a conectividade ecológica terra-mar pode ter efeitos na condição individual podendo melhorar o desempenho de populações de mexilhões, e fatores alóctones e autóctones influenciam os suspensívoros.

3.1. Introdução

Os ecossistemas costeiros abrigam muitas espécies suspensívoras com importância na dinâmica de comunidades e de populações devido ao seu papel no link pelágico-bentônico. Espécies de bivalves filtradores são abundantes no entremarés rochosos e possuem um importante

papel na ciclagem de nutrientes, na remoção de contaminantes e na transferência de energia (Vaughn & Hoellein, 2018; Martinez et al., 2019). O ciclo de vida destes organismos é diretamente afetado pelas características do ambiente pelágico adjacente. Os aspectos funcionais dos organismos, como a respiração, sistema imunológico e o funcionamento celular podem ser alterados com a temperatura, salinidade, pH, oxigênio e com o aumento da concentração de poluentes na água (Lesser, 2016; Parisi et al., 2017; Martinez et al., 2019). Por outro lado, o enriquecimento de águas costeiras aumenta a disponibilidade de recurso alimentar podendo resultar em uma maior taxa de crescimento e reprodução dos filtradores (Xavier et al., 2007; McCabe & Navarrete, 2018). Esta influência pode aumentar sua biomassa, o potencial de dispersão e a abundância de predadores, influenciando na estrutura da comunidade (Menge et al., 1994; Navarrete et al., 2005).

A região costeira é um ambiente dinâmico influenciado por aportes dos ambientes terrestres, água doce e marinho e, por isso, apresenta grande variação espacial no enriquecimento de águas costeiras. A quantidade de nutrientes e material orgânico na água influencia na produtividade primária tendo consequências na estrutura da comunidade bentônica (Menge, 2000). A biomassa de fitoplâncton aumenta na área costeira com o aporte de nutrientes pelos rios e pela influência da ressurgência, em ambos com variação em escala temporal e espacial (Nielsen & Navarrete, 2004; Porter et al., 2014). Essa dinâmica na comunidade tem sido estudada em costões rochosos influenciados pela ressurgência (Menge, 2000; Sanford & Menge, 2001; Cole & McQuaid, 2010), a qual é um processo oceanográfico com maior intensidade na costa oeste dos continentes sustentando grandes estoques pesqueiros (Smith, 1968; Rykaczewski & Checkey, 2008). A ressurgência ocorre quando as correntes marinhas são impulsionadas pelos ventos, forçando as águas frias e ricas em nutrientes para a superfície, favorecendo o aumento da produtividade primária (Narváez et al., 2004; Thiel et al., 2007). Características geomorfológicas da costa favorecem a ocorrência deste evento em determinados locais e a intensidade da ressurgência também pode variar com a região (Wieters et al., 2003; Coelho-Souza et al., 2012; Mazzuco et al., 2018). Em costões rochosos, bivalves aumentam a alocação de energia em reprodução em áreas de ressurgência, e este efeito varia entre pequena (~10 km) e grande escala (100 a 500 km) dependendo das condições oceanográficas locais (McCabe & Navarrete 2018; Oyarzún et al., 2018).

Neste estudo foi investigado a influência do enriquecimento de águas costeiras através da ressurgência no crescimento e reprodução de mexilhões. A hipótese do estudo é que alterações do aporte marinho devam ser refletidas nos mexilhões, com maior condição individual e investimento reprodutivo pelos animais em áreas com efeito da ressurgência, e que esta resposta

seja proporcional a intensidade de ressurgência. Para rastrear a influência da ressurgência na alimentação dos filtradores foi utilizado isótopos estáveis. Esta ferramenta auxilia a verificar o link pelágico-bentônico promovido pela alimentação dos bivalves, os quais consomem principalmente fitoplâncton e macroalgas (Hill et al., 2008; Schaal et al., 2010). O $\delta^{13}\text{C}$ é usado para determinar as fontes de carbono da dieta alimentar, pois os valores variam entre os produtores primários, por exemplo fitoplâncton possui baixos valores de $\delta^{13}\text{C}$ em relação a macroalga bentônica (France, 1995; Peterson, 1999). O $\delta^{15}\text{N}$ detecta a presença do nitrogênio enriquecido comum em áreas de ressurgência, também sendo usado para identificar os níveis tróficos (Post, 2002; Grasse et al., 2016; Bode et al., 2020).

Deste modo, espera-se que os mexilhões dos locais de ressurgência consumam fitoplâncton refletindo os valores no perfil isotópico e que apresentem maiores valores de $\delta^{15}\text{N}$. Para testar essas previsões, foram selecionados costões rochosos com e sem ressurgência no Chile e no Brasil. Foram escolhidos esses países por apresentarem sistemas diferentes de intensidade de ressurgência, onde a costa chilena é caracterizada pela forte intensidade de ressurgência e a costa brasileira como fraca intensidade.

3.2. Materiais e Métodos

3.2.1. Área de estudo

O trabalho foi realizado em dois sistemas de ressurgência, no sudeste do Pacífico na costa do Chile caracterizado pela ressurgência intensa e no sudoeste do Atlântico, pela influência de menor intensidade. Os locais de estudo na costa chilena fazem parte do ecossistema de ressurgência de Humboldt, o maior sistema de ressurgência do planeta e todo o oceano costeiro é influenciado por este processo (Strub et al., 1998; Thiel et al., 2007; Chavez et al., 2009). Neste sistema, a corrente se desloca de sul para norte impulsionada pelo giro oceânico e pelos ventos de oeste, no entanto, existe uma variabilidade substancial na intensidade, sazonalidade e nos padrões de variações sinóticas em média e larga escala espacial (Navarrete et al., 2005; Thiel et al., 2007; Tapia et al., 2009; Weidberg et al., 2020). Na região central do Chile os fortes ventos durante a primavera e verão favorecem a ocorrência da ressurgência, promovendo a diminuição de temperatura da água, rica em nutrientes e o aumento na concentração de clorofila-a (Wieters et al., 2003).

A costa sudoeste do Atlântico é influenciada pela corrente do Brasil no sentido norte a sul. Em geral, caracterizada por águas meso-oligotróficas com baixa produtividade primária (Saldanha-Correa & Giancesella, 2008), com áreas pontuais de maior biomassa de fitoplâncton e pelo afloramento de águas subsuperficiais da Água Central do Atlântico Sul (ACAS) (Giannini & Ciotti, 2016; Mazzuco et al., 2018). Esta massa de água tem origem na convergência subtropical em 30°S se deslocando para o norte, próximo a quebra da plataforma. As condições meteorológicas de vento associada as características da costa favorecem a ocorrência de ressurgência costeira em Cabo Frio, ao norte da cidade do Rio de Janeiro, também na primavera e verão (Valentin et al., 1987; Gonzalez-Rodriguez et al., 1992; Franchito et al., 2008).

Em cada sistema de ressurgência foram selecionadas as paisagens marinha e ressurgência. A primeira, compreendeu costões rochosos influenciados apenas por material marinho costeiro, enquanto a segunda paisagem foi caracterizada por costões rochosos expostos ao efeito da ressurgência. As áreas de estudo foram selecionadas baseadas na literatura sobre as condições oceanográficas para ocorrência ou não da ressurgência costeira (Broitman et al., 2001; Valentin, 2001; Nielsen & Navarrete, 2004; Franchito et al., 2008) e pelo predomínio de mexilhões no entremarés (Figura 1). Após as coletas em campo, buscou-se na literatura dados de concentração de clorofila-a próximos ao continente e dos períodos de amostragens para a caracterização dos sistemas de ressurgência. Foram usados os dados de imagens de satélite de Weidberg et al. (2020) obtidos a 20 km de distância da costa chilena, entre 2003 a 2015, e de Pardal-Souza (2017) para a costa brasileira obtidos em 2016.

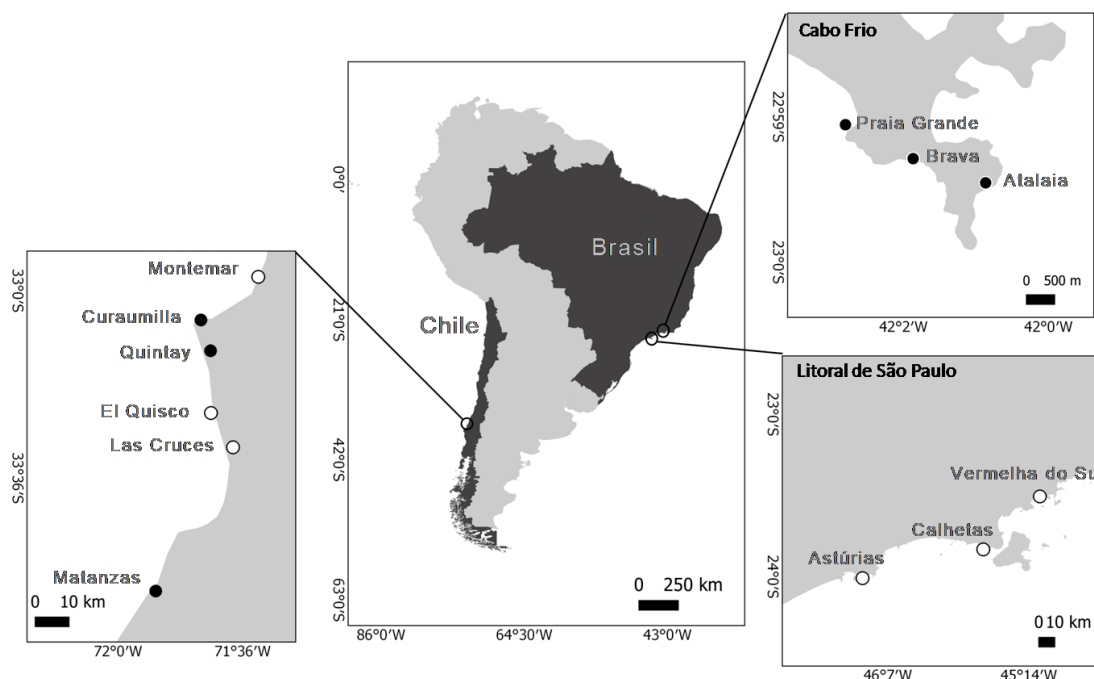


Figura 1. Área de estudo na costa central do Chile e na região sudeste do Brasil em Cabo Frio (RJ) e litoral de São Paulo. Símbolos brancos indicam paisagem marinha e símbolos pretos ressurgência.

3.2.2. Coleta e processamento das amostras

O estudo foi realizado com as espécies de mexilhões predominantes do entremarés de costões rochosos do Chile (*Perumytilus purpuratus*, (Lamarck, 1819)) e do Brasil (*Mytilaster solisianus* (d'Orbigny, 1842)). Também foram amostradas as principais macroalgas para análise de isótopos estáveis a fim de avaliar a influência do material bentônico na composição isotópica dos animais. As coletas foram realizadas em 2018 nas três áreas de estudo de cada paisagem, o período de amostragem dos mexilhões foi fora do pico de reprodução das espécies, o qual ocorre no início da primavera em *P. purpuratus* e no verão em *M. solisianus* (Lozada & Reyes, 1981; Avelar & Boleli, 1989; Barber et al., 2005; Oyarzún et al., 2018). No Brasil, indivíduos de *M. solisianus* (n = 25) foram amostrados em maio na paisagem marinha e em junho na de ressurgência, sendo amostradas entre 2 a 4 réplicas das macroalgas *Ulva* sp. e *Chaetomorpha* sp.. em cada localidade. Enquanto as coletas de *P. purpuratus* (n = 25) foram realizadas em outubro em ambas as paisagens, e as macroalgas foram coletadas em Las Cruces (paisagem marinha), com 4 réplicas para cada espécie: *Ulva* sp., *Lessonia spicata*, *Mazzaella laminarioides* e *Pyropia columbina*. Todos os organismos foram conservados em -10°C até as análises.

Para investigar o investimento de energia em crescimento foi usado o índice de condição (CI, do inglês *Conditional Index*) e para o investimento em reprodução, o índice gonadosomático (GSI, do inglês *Gonadosomatic Index*). A estrutura do corpo dos bivalves é constituída pelo músculo adutor, massa visceral e pé que compreende o tecido corporal para o desenvolvimento somático do animal (Mathieu & Lubet, 1993). O tecido reprodutivo é formado pelo desenvolvimento das gônadas em folículos no manto (Mathieu & Lubet 1993). Diferenças de massa entre estes tecidos indicam a variação na concentração de energia somática ou reprodutiva (McCabe & Navarrete, 2018). Deste modo, 20 indivíduos de cada espécie e de cada local foram dissecados, e os tecidos do manto, do corpo mole e a concha foram separados e secos a 100°C por 24 horas e pesados em balança de precisão (0,0001 g). Para cada indivíduo foi calculado o índice de condição pela equação (Davenport & Chen, 1987): $CI = (\text{peso do manto e do corpo} / \text{peso total}) * 100$, onde o peso total corresponde a parte mole e a concha. O índice gonadosomático foi calculado a partir da fórmula (Williams & Babcock, 2005): $GSI = (\text{peso do manto} / \text{peso do manto e do corpo}) * 100$.

A avaliação da composição isotópica foi realizada no músculo adutor de 5 réplicas (1 indivíduo correspondeu a 1 réplica) de cada localidade. Este tecido apresenta uma baixa renovação sendo indicado para estudos de ressurgência (Puccinelli et al., 2019). As amostras de tecido animal foram secas por 48 h e as de tecido vegetal por 24 h, ambas a 60°C, em seguida foram macerados até a formação de um pó fino. Uma subamostra de 0,8 a 1 mg de pó animal e de 2,3 a 2,7 mg de macroalgas foram encapsuladas para análise no espectrômetro do Laboratório de Ecologia Isotópica (CENA-USP). Os resultados foram expressos na notação δ , onde $\delta X = [(R_{\text{amostra}} / R_{\text{padrão}}) - 1] * 10^3$, sendo X o $\delta^{13}\text{C}$ ou $\delta^{15}\text{N}$, e R a razão isotópica de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ou $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, respectivamente. Foi usado o padrão internacional de Pee Dee Belemnite para o carbono e o nitrogênio atmosférico para o nitrogênio, além de padrão interno do laboratório.

3.2.3. Análises estatísticas

As análises do efeito da ressurgência no direcionamento energético em crescimento e reprodução dos mexilhões foram avaliadas na ANOVA com os fatores: espécie (fixo, 2 níveis – *M. solisianus* e *P. purpuratus*), paisagem (fixo, 2 níveis – marinha e ressurgência) e local (aninhado em paisagem e espécie, 3 níveis). Enquanto a avaliação do efeito no perfil de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ dos tecidos dos animais foram avaliadas pela ANOVA de duas vias com os fatores espécie e paisagem. O local não foi usado como fator na análise porque a variabilidade espacial entre as localidades foi muito pequena comparada com a diferença entre as espécies. O teste de Cochran

foi aplicado para testar a homogeneidade de variância. Todas as análises foram realizadas no software R (R Core Team 2019) com o pacote GAD (Sandrini-Neto & Camargo, 2019) e os gráficos criados com o pacote ggplot2 (Wickham, 2016).

3.3. Resultados

A caracterização dos sistemas de ressurgência através da produtividade primária apresentou menor concentração de clorofila-a nas paisagens de ressurgência (média $\pm$ desvio padrão, Chile: $2,86 \pm 0,60\mu\text{g/L}$; Brasil: $2,37 \pm 2,74\mu\text{g/L}$) do que nas marinhas (Chile: $5,37 \pm 1,03\mu\text{g/L}$; Brasil: $3,58 \pm 2,54\mu\text{g/L}$) em ambos os países, indicando que outros fatores além do aporte de material marinho podem ter contribuído para o enriquecimento das águas costeiras.

Na descrição dos mexilhões, os indivíduos de *Perumytilus purpuratus* apresentaram tamanho corporal entre 9 e 34 mm de comprimento da concha, enquanto *Mytilaster solisianus* variaram entre 10 e 17 mm. O investimento de energia em crescimento e reprodução dos mexilhões variaram com os locais das paisagens (Tabela 1). O índice de condição variou entre as localidades da paisagem marinha em ambas as espécies, enquanto o índice gonadosomático teve menor valor na paisagem marinha de Las Cruces em *P. purpuratus*, e *M. solisianus* na paisagem ressurgência da praia Brava (Tabela 1, Figura 2). Os mexilhões da paisagem ressurgência no Chile apresentaram maior direcionamento energético para o crescimento do que na paisagem marinha, e *M. solisianus* não variaram entre as paisagens.

Tabela 1. Resultados da ANOVA do efeito das espécies, paisagens e locais nos índices de condição (CI) e gonadosomático (GSI) e dos isótopos estáveis de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ dos mexilhões. O local não foi usado como fator nas análises de isótopos estáveis, por isso os espaços estão em branco. g.l = grau de liberdade, SQ = soma dos quadrados. *p < 0,05, **p < 0,01, ***p < 0,001.

Efeito	CI				GSI				$\delta^{13}\text{C}$				$\delta^{15}\text{N}$			
	g.l.	SQ	F	p	g.l.	SQ	F	p	g.l.	SQ	F	p	g.l.	SQ	F	p
Espécie (E)	1	749,2	76,7	***	1	5851,3	17,2	**	1	12,8	41,0	***	1	428,2	1894,6	***
Paisagem (P)	1	69,7	7,1	*	1	2845,0	8,4	*	1	5,1	16,8	***	1	0,3	1,5	0,2
E*P	1	54,0	5,5	*	1	1625,3	4,8	0,06	1	2,8	9,2	**	1	0,3	1,4	0,2
Local (P(E))	8	78,1	3,7	***	8	2715,6	3,5	***								
Resíduo	228	594,3			228	22077,4			56	17,1			56	12,66		
Teste SNK																
CI	<i>P. purpuratus</i> : Montemar > Las Cruces = El Quisco															
	<i>M. solisianus</i> : Astúrias = Vermelha do Sul > Calhetas															
GSI	<i>P. purpuratus</i> : Las Cruces < El Quisco															
	<i>M. solisianus</i> : Brava > Atalaia = Praia Grande															

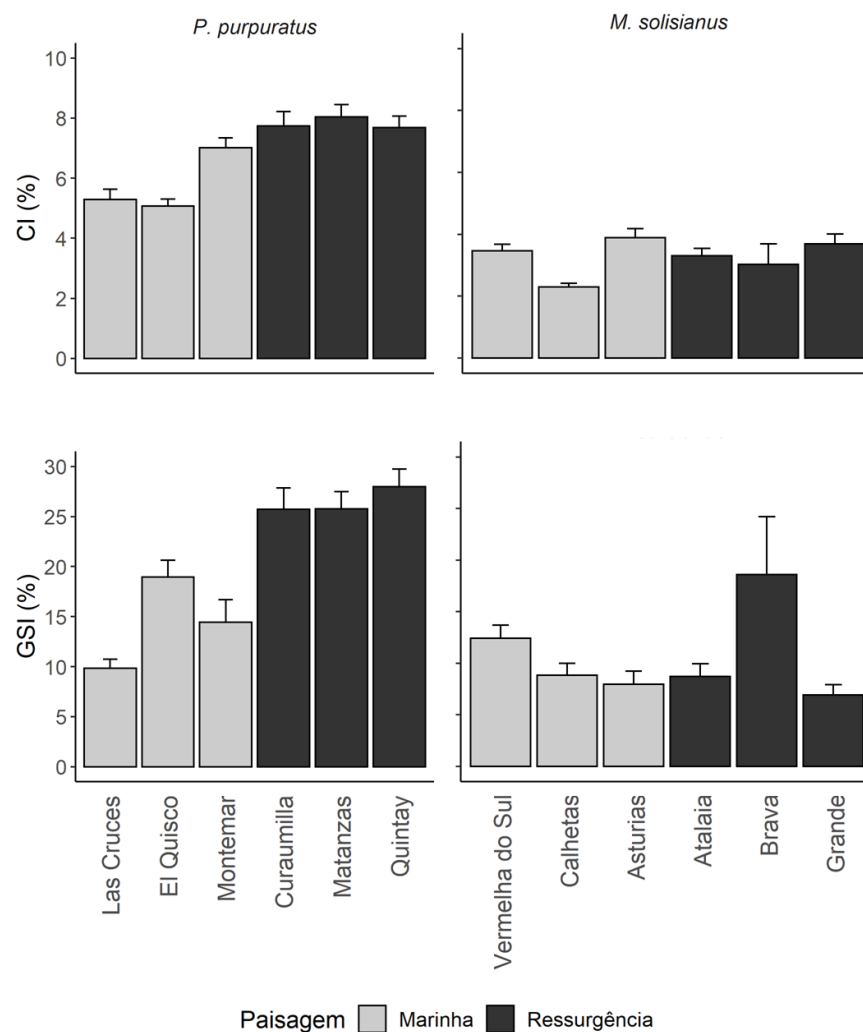


Figura 2. Variação média ($\pm$ erro padrão) do índice de condição (CI) e gonadosomático (GSI) das espécies de mexilhões *Perumytilus purpuratus* e *Mytilaster solisianus* por localidade nas paisagens marinha e ressurgência.

Nos dois sistemas de ressurgência os mexilhões foram enriquecidos em $\delta^{13}\text{C}$, apresentando valores próximos ao das macroalgas (Figura 3, Tabela suplementar S1). O efeito da ressurgência foi registrado em *P. purpuratus* (Tabela 1) com menor valor de $\delta^{13}\text{C}$ na paisagem ressurgência ($-17,73 \pm 0,47\text{‰}$) do que na marinha ($-16,71 \pm 0,49\text{‰}$). Enquanto o $\delta^{15}\text{N}$ não variou entre as paisagens como o esperado, mas variou entre as espécies, com maior enriquecimento em *P. purpuratus*, mostrando que a costa do Chile possui nitrogênio renovado (Tabela 1, Figura 3).

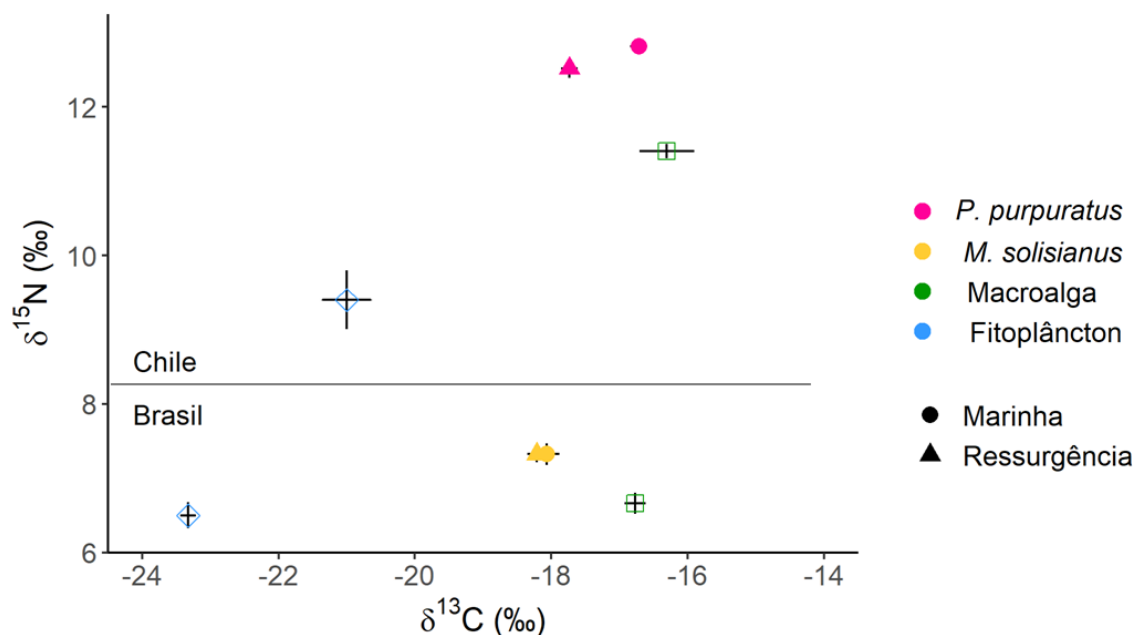


Figura 3. Variação média ($\pm$ erro padrão) do perfil isotópico de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ dos mexilhões (*Perumytilus purpuratus* e *Mytilaster solisianus*) e das fontes alimentares macroalgas e fitoplâncton (obtidos de Pucci 2016 e Barrios-Guzman et al., 2019) nas paisagens marinha e ressurgência na costa do Chile e do Brasil.

3.4. Discussão

Neste estudo a variação na condição individual e no investimento reprodutivo dos mexilhões foram entre as localidades e com influência da ressurgência em *P. purpuratus*. Em estudo de mesoescala espacial com *P. purpuratus* o aumento no índice de condição foi relacionado com a biomassa de fitoplâncton em locais com ressurgência (McCabe & Navarrete, 2018). Em costões rochosos de maior produtividade primária a taxa de crescimento, abundância e produção de larvas aumenta nos suspensívoros (Sanford & Menge, 2001; Leslie et al., 2005; Aldana et al., 2017; Phillips, 2007; Xavier et al., 2007), podendo refletir na dinâmica da comunidade (Menge et al., 1994; Navarrete et al., 2005). Além disso, bivalves com maior produção de larvas possuem maior probabilidade de recrutamento em novas áreas promovendo a conectividade genética entre populações, alterando a frequência de genes e aumentando a diversidade (Manel & Holderegger, 2013; Selkoe et al., 2016). Assim, os resultados deste estudo demonstram a influência do enriquecimento dos recursos alimentares nos aspectos reprodutivos e de crescimento de indivíduos com impactos na dinâmica de populações.

No entanto, a influência da ressurgência não foi encontrada em *M. solisianus*, os quais apresentaram menor desempenho do que *P. purpuratus*, para isso foram sugeridas três possibilidades. A primeira está relacionada com a diferença entre as espécies em cada sistema de ressurgência, embora sejam da mesma subfamília, características intraespecíficas podem gerar respostas fisiológicas distintas aos estressores ambientais como temperatura e ação de ondas (McCabe & Navarrete, 2018). A segunda, refere-se ao período das amostragens em campo, no Chile as coletas foram realizadas durante a fase de ressurgência e após o pico da liberação dos gametas de *P. purpuratus* que ocorre no início desta fase, na primavera (Lozada & Reyes, 1981; Oyarzún et al., 2018). Enquanto no Brasil, as amostragens foram realizadas fora do período de ressurgência e também após o pico de liberação de gametas de *M. solisianus*, no verão (Avelar & Boleli, 1989; Barber et al., 2005). Ambas as espécies se reproduzem ao longo do ano, e pode ser que o enriquecimento das águas costeiras apresentem maior influência na reprodução e na condição individual de *M. solisianus* após o período de ressurgência em que os animais tiveram expostos a maior disponibilidade de recurso. Já o desempenho de *P. purpuratus* pode estar relacionado com o período em que foi amostrado, embora McCabe e Navarrete (2018) tenham relacionado o investimento reprodutivo desta espécie com a produtividade primária em meses que precederam o pico da liberação dos gametas e do evento de ressurgência.

A última consideração está relacionada com a caracterização dos sistemas de ressurgência. Esta caracterização mostrou que as paisagens do Brasil apresentam produtividade primária similar. A menor biomassa de fitoplâncton na paisagem ressurgência pode estar relacionada com a turbulência e advecção da massa de água para o sul (González-Rodríguez et al. 1992). Além disso Pardal-Souza (2017) mostrou que a concentração de carbono particulado foi menor em Cabo Frio do que nas regiões ao sul. Este aumento de material orgânico nas áreas sem ressurgência pode ter sido causado pela influência da água doce. No sudeste do Brasil, há centenas de rios que deságuam no oceano, sendo que alguns estão próximos a centros urbanos que fertilizam a costa (Gaeta & Brandini, 2006). Esta dinâmica costeira pode explicar o maior aporte de material terrestre para os costões rochosos, gerando desempenho similar na condição individual e reprodutiva de *M. solisianus* entre as paisagens marinhas e de ressurgência. Sendo assim, se ressalta a atenção na comparação de áreas sem estudos similares de larga escala como é o caso do Brasil, em que muitas pesquisas são realizadas nos centros de ressurgência, enquanto outros processos também podem enriquecer as águas costeiras e influenciarem os suspensívoros.

Considerando a importância e o conhecimento sobre a ressurgência na literatura, talvez o uso da concentração de clorofila-a associada a outros fatores, como o teor de nutrientes e temperatura superficial da água (McCabe & Navarrete, 2018; Wieters et al., 2003) apresentem

melhores resultados para a caracterização da intensidade de ressurgência. Além disso, deve-se considerar que as regiões costeiras distantes de centros de ressurgência também podem apresentar maior produtividade primária devido a advecção da massa de água enriquecida desde as paisagens de ressurgência, processo conhecido como “sombra da ressurgência” (Graham & Largier, 1997; Wieters et al., 2003), podendo influenciar os animais dos costões rochosos vizinhos.

As diferenças encontradas em $\delta^{15}\text{N}$ entre as espécies de mexilhões e de macroalgas nas paisagens sugerem pelos valores dos produtores primários que a água costeira do Chile possui nitrogênio renovado, e no Brasil o nitrogênio derivado de maior processo de ciclagem microbiana. Isto ocorre porque áreas de ressurgência são caracterizadas pelo nitrogênio renovado, com alto valor de $\delta^{15}\text{N}$ devido ao processo de desnitrificação do nitrato (Michener & Kaufman, 1994). Este nitrato é absorvido pelos produtores primários do ambiente (ex. macroalgas e fitoplâncton) e transferido para os consumidores que passam a ter um enriquecimento de $\delta^{15}\text{N}$ em seus tecidos, e deste modo é possível rastrear a ressurgência na cadeia alimentar (Wada et al., 1975). Os resultados encontrados nos locais do Brasil foram similares aos valores de $\delta^{15}\text{N}$ de estudos anteriores com *M. solisianus* e de outros bivalves para as paisagens de estudo (Corbisier et al., 2006, 2014; Vinagre et al., 2018), sugerindo uma maior ciclagem dos nutrientes. Enquanto na costa chilena foram registrados valores mais altos na literatura para *P. purpuratus* (Reddin et al., 2015; Docmac et al., 2017) refletindo as diferenças da intensidade de ressurgência entre os oceanos.

A composição dos isótopos estáveis nos mexilhões correspondem a integração de múltiplos fatores ambientais e fisiológicos. $\delta^{13}\text{C}$ varia com as fontes alimentares, o tamanho do fitoplâncton, concentração de CO_2 dissolvido e o fracionamento do consumidor (Rau et al., 1990; Michener & Kaufman, 1994; Gorman et al., 2019; Bode et al., 2020). A resposta no músculo dos filtradores incorpora essas variáveis revelando as principais fontes alimentares do animal em eventos pregressos, como durante o período de ressurgência. Os mexilhões dos locais de ressurgência tanto no sistema do Chile, como no Brasil apresentaram valores de $\delta^{13}\text{C}$ próximos de macroalgas do que de fitoplâncton. Sugerindo que a fonte alimentar de origem autóctone apresenta forte influência na composição da dieta e na formação dos tecidos dos filtradores (Capítulo 1, Porter et al., 2014).

O estudo mostrou através do $\delta^{13}\text{C}$ dos mexilhões que as espécies apresentam dietas alimentares semelhantes, e que a paisagem ressurgência do Chile possui maior renovação de nitrogênio, sugerindo que *P. purpuratus* foram expostos a maior intensidade de ressurgência costeira do que *M. solisianus*. Também foi visto que a ressurgência influencia no processo de

crescimento e reprodução de mexilhões, porém esta relação variou com o local, paisagem e espécie. Centros de ressurgência são importantes para o enriquecimento das águas, porém outros fatores que influenciam na produtividade primária também devem ser considerados em estudos de larga escala. Esta descoberta sugere que o enriquecimento da água costeira, por ressurgência, pode afetar a manutenção da população e a conectividade genética de ambientes costeiros.

Conclusões

Este é um dos primeiros estudos a investigarem a conectividade ecológica terra-mar em grupos funcionais de costões rochosos integrando paisagens terrestres, água doce e marinhas. Este estudo trouxe importantes avanços do conhecimento sobre a influência de distintos níveis (paisagem, zonation vertical e indivíduos) nos aspectos de conectividade do ambiente e população. Observou-se que suspensívoros filtradores (bivalves) interagem com o meio terrestre e marinho, enquanto os suspensívoros passivos (cracas) e raspadores (lapas e isópoda) predominantemente com o ambiente marinho. Todos os grupos funcionais apresentaram forte influência de material de origem bentônica, as macroalgas, sugerindo que materiais originados próximos da costa são importantes para sustentar a comunidade do entremarés.

Foi observado o maior consumo de matéria orgânica de origem terrestre nas três espécies de suspensívoros filtradores em relação aos outros grupos funcionais, e ainda nas paisagens próximas a floresta com ou sem a influência de rios. Ao contrário do esperado, não foi registrado o aumento da contribuição relativa de fonte terrestre na estação climática chuvosa. Entretanto, o $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ da maioria das espécies foram influenciados por ao menos uma paisagem entre a estação climática seca e chuvosa, mostrando que existe uma variação espacial e temporal no perfil isotópico dos organismos. Este estudo também mostrou a influência da paisagem nos mexilhões, através do experimento transplante. Os mexilhões refletiram o perfil isotópico dos costões rochosos através do link pelágico bentônico, embora esta resposta tenha variado com o tipo de paisagem ela reforça a interação entre os ecossistemas pelos suspensívoros filtradores.

A diferença na conectividade realizada entre os suspensívoros filtradores e passivos mostraram que a estratégia alimentar foi um dos elementos responsáveis pela partição trófica entre eles. Ambos os grupos são onívoros, os filtradores consomem partículas menores, preferencialmente o fitoplâncton, e mostraram que são capazes de digerir e assimilar as fontes terrestres. Enquanto as cracas, suspensívoros passivos, tiveram acesso ao material orgânico terrestre e variaram na proporção assimilada de fontes terrestres no estudo, onde a contribuição observada no capítulo 2 foi 3 vezes maior do que no primeiro capítulo. Sugerindo que as cracas também podem contribuir na interação com o ambiente terrestre.

Este estudo indicou resultados inovadores que abrem novas questões científicas. Por exemplo, foi mostrado que as duas espécies de cracas apresentaram valor elevado de $\delta^{15}\text{N}$, indicando diferente grau de onivoria em relação aos suspensívoros filtradores e também que ocupam posição trófica similar as espécies de predadores do entremarés (*Stramonita brasiliensis* e

Pachygrapsus transversus). Este resultado indica uma possível seleção alimentar entre grupos com diferentes estratégias de captura de alimento, com implicações na dinâmica de populações, como por exemplo pelo conteúdo energético e proteico da fonte alimentar; e de comunidades, por exemplo diminuindo a competição entre organismos do entremarés no processo de alimentação. Esta menor competição seria uma característica evolutiva especialmente importante em águas mais oligotróficas.

A conectividade ecológica terra-mar pode ter efeitos na população e na comunidade dos organismos bentônicos. O capítulo 3 mostrou o aumento no investimento de energia em crescimento em *Perumytilus purpuratus* de costões rochosos sob influência de ressurgência no Chile. Este efeito pode refletir em melhor condição individual das populações de determinados costões rochosos. Além disso, deve-se considerar o enriquecimento das águas costeiras por outras fontes, que podem influenciar no desempenho individual dos organismos costeiros de modo similar as áreas influenciadas por ressurgência, como foi visto em *Mytilaster solisianus*.

As macroalgas apresentaram uma forte influência na composição alimentar dos animais em todas as vias de alimentação (pelágica e bentônica), paisagens e independente do tempo e produtividade primária. As macroalgas são facilmente digeridas e devem ser consideradas em estudos de cadeia alimentar, além das fontes pelágicas tradicionais de fitoplâncton e zooplâncton. A alta contribuição de macroalgas na alimentação dos consumidores primários (suspensívoros e raspadores) e secundários indicam a forte influência deste material autóctone na transferência de energia na cadeia alimentar dos costões rochosos.

Portanto, as descobertas da tese sugerem a interação entre os ambientes terrestre e marinho, principalmente através dos suspensívoros filtradores. Esta interação varia em escala espacial e temporal, influenciando de modo diferente a composição isotópica das espécies. Além disso, a conectividade pode influenciar o desempenho dos animais no costão rochoso influenciando a dinâmica de populações. Por fim, a ampla avaliação de modelos biológicos neste estudo suportam novas perguntas que possam avaliar características espécie específicas e ampliar o entendimento da conectividade entre paisagens marinhas na dinâmica costeira.

Material suplementar

Capítulo 1

Tabela S1. Locais amostrados em cada paisagem e os rios que deságuam próximo dos costões rochosos com dados da área total drenada obtida pela Agência Nacional de Águas.

Paisagem/Localidade	Latitude	Longitude	Nome dos rios / área total drenada
Marinha			
Vermelha do Sul	-23°30'22"	-45°10'20"	
Calhetas	-23°49'56"	-45°31'17"	
Astúrias	-24°00'35"	-46°15'58"	
Ressurgência			
Ponta da Cabeça	-22°58'35"	-42°02'06"	
Atalaia	-22°59'11"	-42°00'39"	
Bravinha	-22°58'56"	-42°01'24"	
Água Doce			
Camburizinho	-23°46'44"	-45°38'52"	Rio Camburí (24,5 km²)
Praia dos Milionários	-23°58'33"	-46°22'20"	Estuário de São Vicente
Sonho	-24°11'47"	-46°48'04"	Rio Itanhaém (1100 km²)
Floresta			
Domingas Dias	-23°30'01"	-45°08'38"	
Iporanga	-23°54'18"	-46°08'49"	
Tombo	-24°00'59"	-46°16'32"	
Terrestre-marinha			
Praia Dura	-23°29'36"	-45°09'52"	Rio Escuro (51,5 km²)
Itaguá	-23°45'43"	-45°52'35"	Rio Guaratuba (243 km²)
Barra do Una	-24°26'09"	-47°03'32"	Rio Una do Prelado

Tabela S2. Locais em cada paisagem que não foram usados (X) nos modelos estatísticos para o efeito temporal da estação climática na variabilidade de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ nos grupos funcionais e organismos em cada paisagem. Espaços vazios indicam presença de dados nas análises.

Local	Biofilme	<i>Ulva</i> sp.	<i>Chaetomorpha</i> sp.	<i>T. stalactifera</i>	<i>P. perna</i>	<i>M. gigas</i>	<i>F. clenchi</i>	<i>L. exotica</i>
Marinha								
Vermelha do Sul		X	X					X
Calhetas	X							X
Astúrias				X	X	X	X	X
Ressurgência								
Atalaia					X			
Brava								
Grande								
Água Doce								
Camburizinho		X	X		X			X
Ilha Porchat			X				X	
Sonho	X		X	X		X		
Floresta								
Domingas Dias	X		X		X		X	
Iporanga								
Tombo		X		X		X		X
Terrestre-marinha								
Dura	X		X	X	X		X	
Itaguá		X	X			X		
Barra do Una			X					X

As espécies *Mytilaster solisianus*, *Chthamalus bisinuatus*, *Lottia subrugosa*, *Stramonita brasiliensis* e *Pachygrapsus transversus* tiveram o mesmo número de réplicas em todos os locais e estações climáticas. Para manter o balanceamento da análise foram retiradas 1 local por paisagem: Astúrias, Sonho, Tombo e Itaguá, seguindo os critérios descritos no item 1.2.9.

Tabela S3. Efeito da paisagem no perfil isotópico de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ nas espécies de cada grupo funcional. g.l: grau de liberdade, F: razão F; *** p < 0,001; ** p < 0,01; * p < 0,05 indica efeito significativo, Var: variância, DP: desvio padrão.

Raspadores	<i>L. subrugosa</i>					<i>F. clenchi</i>					<i>L. exotica</i>				
	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$		g.l.	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$		g.l.	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$		g.l.
	F	p	F	p		F	p	F	p		F	p	F	p	
Efeito															
Paisagem (P)	3	1,70	0,25	4,08	*	3	1,52	0,34	0,57	0,66	2	0,42	0,69	1,94	0,29
Estação (E)	1	0,59	0,44	12,66	***	1	2,14	0,15	5,83	*	1	4,99	*	44,65	***
P*E	3	0,45	0,72	2,71	*	3	0,22	0,88	4,16	**	2			0,17	0,84
Resíduo	110					70					51				
Efeito aleatório		Var	DP	Var	DP		Var	DP	Var	DP		Var	DP	Var	DP
P(Localidade)		1,14	1,07	0,56	0,75		0,84	0,92	0,17	0,41		2,58	1,61	3,78	1,94
Resíduo		2,40	1,55	0,42	0,65		1,82	1,35	0,24	0,49		1,06	1,03	3,48	1,87

Suspensívoros filtradores	<i>M. solisianus</i>					<i>P. perna</i>					<i>M. gigas</i>				
	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$		g.l.	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$		g.l.	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$		g.l.
	F	p	F	p		F	p	F	p		F	p	F	p	
Efeito															
P	3	0,66	0,60	1,79	0,23	3	12,27	*	18,28	**		0,21	0,88	0,10	0,95
E	1	1,06	0,30	0,35	0,55	1	6,98	*	0,03	0,86		2,96	0,09	0,14	0,71
P*E	3	0,93	0,43	3,84	*	3	12,42	***	12,44	***	3	2,14	0,10	0,77	0,52
Resíduo	110					70					1				
Efeito aleatório		Var	DP	Var	DP		Var	DP	Var	DP		Var	DP	Var	DP
P(Localidade)		0,69	0,83	0,04	0,22		0,06	0,24	0,006	0,07		1,85	1,36	0,11	0,33
Resíduo		0,10	0,32	0,10	0,32		0,05	0,23	0,10	0,32		0,09	0,31	0,20	0,45

Suspensívoros passivos	<i>C. bisinuatus</i>					<i>T. stalactifera</i>				
	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$		g.l.	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$		g.l.
	F	p	F	p		F	p	F	p	
Efeito										
P		1,58	0,26	1,41	0,31		0,69		0,60	
E	3	19,68	***	1,40	0,24	3	0,14		0,9	
P*E	1	5,78	**	2,90	*	1	8,56		***	
Resíduo	3				3					
Efeito aleatório	109	Var	DP	Var	DP	70	Var	DP	Var	DP
P(Localidade)		0,96	0,98	0,15	0,40		1,02	1,01	0,07	0,26
Resíduo		0,41	0,64	0,18	0,42		0,50	0,70	0,19	0,43

Predadores ativos	<i>S. brasiliensis</i>					<i>P. transversus</i>				
	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$		g.l.	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$		g.l.
	F	p	F	p		F	p	F	p	
Efeito										
P		0,27	0,84	2,43	0,14		1,21		0,36	
E	3	0,37	0,54	10,49	**	3	18,72		***	
P*E	1	0,18	0,91	2,09	0,10	1	1,68		0,17	
Resíduo	3				3					
Efeito aleatório	110	Var	DP	Var	DP	109	Var	DP	Var	DP
P(Localidade)		0,40	0,63	0,63	0,79		0,54	0,73	0,59	0,77
Resíduo		0,34	0,58	0,53	0,72		1,77	1,33	0,75	0,87

Produtores primários	Biofilme					<i>Ulva</i> sp.					<i>Chaetomorpha</i> sp.				
	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$		g.l.	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$		g.l.	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$		g.l.
	F	p	F	p		F	p	F	p		F	p	F	p	
Efeito															
P		1,04	0,46	0,13	0,94		4,14	*	0,12	0,94		2,65	0,25	0,31	0,87
E	3	1,48	0,23	0,43	0,52	3	4,80	*	0,20	0,65	1	0,83	0,37	2,54	0,13
P*E	1	9,94	***	3,72	*	1	3,45	*	2,13	0,11	1	2,56	0,13	1,31	0,27
Resíduo	3				3					1					
Efeito aleatório	38	Var	DP	Var	DP	39	Var	DP	Var	DP	17	Var	DP	Var	DP
P(Localidade)		1,18	1,08	0,74	0,86		0,0	0,0	0,31	0,56		0,04	0,19	0,40	0,63
Resíduo		7,22	2,69	3,72	1,93		1,05	1,02	2,09	1,48		0,40	0,63	1,46	1,21

Capítulo 3

Tabela S1. Variação isotópica (média $\pm$ desvio padrão) de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ das macroalgas amostradas no Chile e no Brasil.

Filo	Espécie	N	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Chile				
Chlophyta	<i>Ulva</i> sp.	4	$-16,44 \pm 1,34$	$11,52 \pm 0,51$
Ochrophyta	<i>Lessonia spicata</i>	4	$-14,48 \pm 1,09$	$11,15 \pm 0,13$
Rhodophyta	<i>Mazzaella laminarioides</i>	4	$-16,96 \pm 1,32$	$11,29 \pm 0,24$
	<i>Pyropia columbina</i>	4	$-17,35 \pm 1,28$	$11,66 \pm 0,48$
Média total		16	$-16,31 \pm 1,60$	$11,40 \pm 0,39$
Brasil				
Chlophyta	<i>Ulva</i> sp.	15	$-16,76 \pm 1,03$	$6,92 \pm 0,66$
	<i>Chaetomorpha</i> sp.	18	$-16,78 \pm 0,75$	$6,45 \pm 0,86$
Média total		33	$-16,77 \pm 0,87$	$6,66 \pm 0,80$

Referências bibliográficas

- Aguilera, M. A. (2011). The functional roles of herbivores in the rocky intertidal systems in Chile: A review of food preferences and consumptive effects. *Revista Chilena de Historia Natural*, 84(2), 241–261. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2011000200009>
- Aldana, M., García-Huidobro, M. R., Pulgar, V. M., & Pulgar, J. (2017). Upwelling promotes earlier onset and increased rate of gonadal development of four coastal herbivores. *Bulletin of Marine Science*, 93(3), 671–688. <https://doi.org/10.5343/bms.2016.1063>
- Alvares, C. A., Stape, J. L., Sentelhas, P. C., de Moraes, J. L. G., & Sparovek, G. (2013). Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22(6), 711–728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- Alves, L. M., Marengo, J. A., Júnior, H. C., & Castro, C. (2005). Início da estação chuvosa na região sudeste do Brasil: Parte 1- estudos observacionais. *Revista Brasileira de Meteorologia*, 20, 385–394.
- Andrade, T. M. B., Camargo, P. B., Silva, D. M. L., Piccolo, M. C., Vieira, S. A., Alves, L. F., Joly, C. A., & Martinelli, L. A. (2011). Dynamics of dissolved forms of carbon and inorganic nitrogen in small watersheds of the coastal Atlantic Forest in southeast Brazil. *Water, Air, & Soil Pollution*, 214(1–4), 393–408. <https://doi.org/10.1007/s11270-010-0431-z>
- Andrew Parnell (2019). *simmr: A Stable Isotope Mixing Model*. R package version 0.4.1. <https://CRAN.R-project.org/package=simmr>
- Arar, E. J., & Collins, G. B. (1997). Method 445.0: In vitro determination of chlorophyll a and pheophytin a in marine and freshwater algae by fluorescence. Washington, DC, USA: United States Environmental Protection Agency, Office of Research and Development, National Exposure Research Laboratory.
- Avelar, W. E. P., & Boleli, I. C. (1989). Annual cycle of gametogenesis in *Brachidontes solisianus* (Orbigny, 1846) (Mollusca, Bivalvia, Mytilidae). *Iheringia*, 69, 9-18.
- Baek, M. J., Lee, Y. J., Choi, K. S., Lee, W. C., Park, H. J., Kwak, J. H., & Kang, C. K. (2014). Physiological disturbance of the Manila clam, *Ruditapes philippinarum*, by altered environmental conditions in a tidal flat on the west coast of Korea. *Marine Pollution Bulletin*, 78, 137–145.
- Barber, B. J., Fajans, J. S., Baker, S. M., & Baker, P. (2005). Gametogenesis in the non-native green mussel, *Perna viridis*, and the native scorched mussel, *Brachidontes exustus*, in Tampa Bay, Florida. *Journal of Shellfish Research*, 24(4), 1087–1095.
- Bates, A. J., Sadler, J. P., Fairbrass, A. J., Falk, S. J., Hale, J. D., & Matthews, T. J. (2011). Changing bee and hoverfly pollinator assemblages along an urban-rural gradient. *PLoS ONE*, 6(8), e23459. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023459>
- Bayne, B. L., Hawkins, A. J. S., & Navarro, E. (1988). Feeding and Digestion in Suspension-Feeding Bivalve Molluscs: The Relevance of Physiological Compensations. *American Zoologist*, 28(1), 147–159. <https://doi.org/10.1093/icb/28.1.147>
- Beger, M., Grantham, H. S., Pressey, R. L., Wilson, K. A., Peterson, E. L., Dorfman, D., Mumby, P. J., Lourival, R., Brumbaugh, D. R., & Possingham, H. P. (2010). Conservation planning for connectivity across marine, freshwater, and terrestrial realms. *Biological Conservation*, 143(3), 565–575. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.11.006>
- Berkström, C., Gullström, M., Lindborg, R., Mwandya, A. W., Yahya, S. A. S., Kautsky, N., & Nyström, M. (2012). Exploring 'knowns' and 'unknowns' in tropical seascape connectivity with insights from East African coral reefs. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 107, 1–21. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.03.020>

- Berkström, C., Jörgensen, T. L., & Hellström, M. (2013). Ecological connectivity and niche differentiation between two closely related fish species in the mangrove-seagrass-coral reef continuum. *Marine Ecology Progress Series*, 477, 201–215. <https://doi.org/10.3354/meps10171>
- Bernardino, A. F., Netto, S. A., Pagliosa, P. R., Barros, F., Christofolletti, R. A., Rosa Filho, J. S., Colling, A., & Lana, P. C. (2015). Predicting ecological changes on benthic estuarine assemblages through decadal climate trends along Brazilian Marine Ecoregions. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 166, 74–82. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.05.021>
- Bode, A., Lamas, A. F., & Mompeán, C. (2020). Effects of upwelling intensity on nitrogen and carbon fluxes through the planktonic food web off A Coruña (Galicia, NW Spain) assessed with stable isotopes. *Diversity*, 12(4), 121. <https://doi.org/10.3390/d12040121>
- Bollens, S. M., Frost, B. W., Thoreson, D. S., & Watts, S. J. (1992). Diel vertical migration in zooplankton: Field evidence in support of the predator avoidance hypothesis. *Hydrobiologia*, 234(1), 33–39. <https://doi.org/10.1007/BF00010777>
- Bongiorni, L., Nasi, F., Fiorentino, F., Auriemma, R., Rampazzo, F., Nordström, M. C., & Berto, D. (2018). Contribution of deltaic wetland food sources to coastal macrobenthic consumers (Po River Delta, north Adriatic Sea). *Science of The Total Environment*, 643, 1373–1386. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.06.192>
- Boström, C., Pittman, S. J., Simenstad, C., Kneib, R. T. (2011). Seascape ecology of coastal biogenic habitats: advances, gaps, and challenges. *Marine Ecology Progress Series*, 427, 191–217. <https://doi.org/10.3354/meps09051>
- Boyer, E. W., Howarth, R. W., Galloway, J. N., Dentener, F. J., Green, P. A., & Vörösmarty, C. J. (2006). Riverine nitrogen export from the continents to the coasts. *Global Biogeochemical Cycles*, 20(1), 1–9. <https://doi.org/10.1029/2005GB002537>
- Broitman, B., Navarrete, S., Smith, F., & Gaines, S. (2001). Geographic variation of southeastern Pacific intertidal communities. *Marine Ecology Progress Series*, 224, 21–34. <https://doi.org/10.3354/meps224021>
- Bulleri, F., & Chapman, M. G. (2010). The introduction of coastal infrastructure as a driver of change in marine environments. *Journal of Applied Ecology*, 47(1), 26–35. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01751.x>
- Bustamante, R. H., Branch, G. M., & Eekhout, S. (1995). Maintenance of an exceptional intertidal grazer biomass in South Africa: Subsidy by subtidal kelps. *Ecology*, 76(7), 2314–2329. <https://doi.org/10.2307/1941704>
- Campos, E. J. D., Ikeda, Y., Castro, B. M., Gaeta, S. A., Lorenzetti, J. A. & Stevenson, M. R. (1996). Experiment studies circulation in the Western South Atlantic. *Eos Transactions American Geophysical Union*, 77(27), 253–259.
- Cannicci, S., Gomei, M., Boddi, B., & Vannini, M. (2002). Feeding habits and natural diet of the intertidal crab *Pachygrapsus marmoratus*: Opportunistic browser or selective feeder? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 54(6), 983–1001. <https://doi.org/10.1006/ecss.2001.0869>
- Canuel, E. A., Cammer, S. S., McIntosh, H. A., & Pondell, C. R. (2012). Climate change impacts on the organic carbon cycle at the land-ocean interface. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 40(1), 685–711. <https://doi.org/10.1146/annurev-earth-042711-105511>
- Carrilho C., 2015. Identificação e valoração econômica e sociocultural dos serviços ecossistêmicos da Baía do Araçá - São Sebastião, SP, Brasil. Programa de Pós-Graduação em Ciência Ambiental, Instituto de Energia e Ambiente: Universidade de São Paulo, 170p.
- Castello, L., & Macedo, M. N. (2016). Large-scale degradation of Amazonian freshwater ecosystems. *Global Change Biology*, 22(3), 990–1007. <https://doi.org/10.1111/gcb.13173>
- Caut, S., Angulo, E., & Courchamp, F. (2009). Variation in discrimination factors ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$): The effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of Applied Ecology*, 46(2), 443–453. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01620.x>

- Chakraborty, S., Bhattacharya, T., Singh, G., & Maity, J. P. (2014). Benthic macroalgae as biological indicators of heavy metal pollution in the marine environments: A biomonitoring approach for pollution assessment. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 100, 61-68.
- Chapman, M. G., & Underwood, A. J. (1992). Experimental designs for analyses of movements by molluscs. In *Proceedings of the third international symposium on littorinid biology* (pp. 169-180). The Malacological Society of London London.
- Chavez, F. P., & Messié, M. (2009). A comparison of Eastern boundary upwelling ecosystems. *Progress in Oceanography*, 53(1–4), 80–96. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2009.07.032>
- Christofoletti, R. A., Murakami, V. A., Oliveira, D. N. de, Barreto, R. E., & Flores, A. A. V. (2010). Foraging by the omnivorous crab *Pachygrapsus transversus* affects the structure of assemblages on sub-tropical rocky shores. *Marine Ecology Progress Series*, 420, 125–135. <https://doi.org/10.3354/meps08880>
- Christofoletti, R. A., Takahashi, C. K., & Flores, A. A. V. (2011). Abundance of sedentary consumers and sessile organisms along the wave exposure gradient of subtropical rocky shores of the south-west Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 91(5), 961–967. <https://doi.org/10.1017/S0025315410001992>
- Coelho-Souza, Sergio A., Pereira, G. C., Lopez, M. S., Guimaraes, J. R. D., & Coutinho, R. (2017). Seasonal sources of carbon to the Brazilian upwelling system. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 194, 162–171. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.06.013>
- Coelho-Souza, Sergio Augusto, López, M. S., Guimarães, J. R. D., Coutinho, R., & Candella, R. N. (2012). Biophysical interactions in the Cabo Frio upwelling system, southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography*, 60(3), 353–365. <https://doi.org/10.1590/S1679-87592012000300008>
- Cole, V. J., & McQuaid, C. D. (2010). Bioengineers and their associated fauna respond differently to the effects of biogeography and upwelling. *Ecology*, 91(12), 3549–3562. <https://doi.org/10.1890/09-2152.1>
- Colombini, I., & Chelazzi, L. (2003). Influence of marine allochthonous input on sandy beach communities. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 41, 115–159.
- Conway-Cranos, L., Kiffney, P., Banas, N., Plummer, M., Naman, S., MacCready, P., Bucci, J., & Ruckelshaus, M. (2015). Stable isotopes and oceanographic modeling reveal spatial and trophic connectivity among terrestrial, estuarine, and marine environments. *Marine Ecology Progress Series*, 533, 15–28. <https://doi.org/10.3354/meps11318>
- Corbisier, T. N., Soares, L. S. H., Petti, M. A. V., Muto, E. Y., Silva, M. H. C., McClelland, J., & Valiela, I. (2006). Use of isotopic signatures to assess the food web in a tropical shallow marine ecosystem of Southeastern Brazil. *Aquatic Ecology*, 40(3), 381–390. <https://doi.org/10.1007/s10452-006-9033-7>
- Corbisier, T., Petti, M., Soares, L., Muto, E., Bromberg, S., & Valiela, I. (2014). Trophic structure of benthic communities in the Cabo Frio upwelling system (southeastern Brazilian shelf): A temporal study using stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 512, 23–38. <https://doi.org/10.3354/meps10947>
- Costanza, R., de Groot, R., Sutton, P., van der Ploeg, S., Anderson, S. J., Kubiszewski, I., Farber, S., & Turner, R. K. (2014). Changes in the global value of ecosystem services. *Global Environmental Change*, 26, 152–158. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2014.04.002>
- Cresson, P., Ruitton, S., & Harmelin-Vivien, M. (2016). Feeding strategies of co-occurring suspension feeders in an oligotrophic environment. *Food Webs*, 6, 19–28. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2015.12.002>
- Dale P. & Sheaves M. (2016) Estuarine Connectivity. In: Kennish M.J. (Eds) *Encyclopedia of Estuaries*. Encyclopedia of Earth Sciences Series. Springer, Dordrecht.

- Dame, R. F., Bushek, D., & Prins, T. C. (2001). Benthic suspension feeders as determinants of ecosystem structure and function in shallow coastal waters. In K. Reise (Org.), *Ecological Comparisons of Sedimentary Shores*, Springer Berlin Heidelberg, 151, . 11–37. https://doi.org/10.1007/978-3-642-56557-1_2
- Davenport, J., & Chen, X. (1987). A comparison of methods for the assessment of condition in the mussel (*Mytilus edulis* L.). *Journal of Molluscan Studies*, 53(3), 293–297. <https://doi.org/10.1093/mollus/53.3.293>
- De Léo, F. C., & Pires-Vanin, A. M. S. (2006). Benthic megafauna communities under the influence of the South Atlantic Central Water intrusion onto the Brazilian SE shelf: A comparison between an upwelling and a non-upwelling ecosystem. *Journal of Marine Systems*, 60(3–4), 268–284. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2006.02.002>
- Decreto nº 5.300 de 7 de dezembro de 2004. Disponível em < http://www.planalto.gov.br/ccivil_03/_ato2004-2006/2004/decreto/d5300.htm> Acessado em 29/05/2020.
- Deegan, L., & Garritt, R. (1997). Evidence for spatial variability in estuarine food webs. *Marine Ecology Progress Series*, 147, 31–47. <https://doi.org/10.3354/meps147031>
- DeNiro, M. J., & Epstein, S. (1978). Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 42(5), 495–506. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(78\)90199-0](https://doi.org/10.1016/0016-7037(78)90199-0)
- Docmac, F., Araya, M., Hinojosa, I. A., Dorador, C., & Harrod, C. (2017). Habitat coupling writ large: pelagic-derived materials fuel benthivorous macroalgal reef fishes in an upwelling zone. *Ecology*, 98(9), 2267–2272. <https://doi.org/10.1002/ecy.1936>
- Domingos, A. M., & Lana, P. da C. (2017). Detecting multiple states of trophic connectivity between mangroves and salt marshes. *Ecosystems*, 20(6), 1179–1189. <https://doi.org/10.1007/s10021-016-0101-0>
- Domínguez-Hernández, G., Cepeda-Morales, J., Soto-Mardones, L., Rivera-Caicedo, J. P., Romero-Rodríguez, D. A., Inda-Díaz, E. A., Hernández-Almeida, O. U., & Romero-Bañuelos, C. (2020). Semi-annual variations of chlorophyll concentration on the Eastern Tropical Pacific coast of Mexico. *Advances in Space Research*, 65(11), 2595–2607. <https://doi.org/10.1016/j.asr.2020.02.019>
- Dubois, S., Jean-Louis, B., Bertrand, B., & Lefebvre, S. (2007). Isotope trophic-step fractionation of suspension-feeding species: Implications for food partitioning in coastal ecosystems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 351(1–2), 121–128. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.06.020>
- Dugan, J. E., Hubbard, D. M., McCrary, M. D., & Pierson, M. O. (2003). The response of macrofauna communities and shorebirds to macrophyte wrack subsidies on exposed sandy beaches of southern California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 58, 25–40. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(03\)00045-3](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(03)00045-3)
- Escribano, R., Daneri, G., Farías, L., Gallardo, V. A., González, H. E., Gutiérrez, D., Lange, C. B., Morales, C. E., Pizarro, O., Ulloa, O., & Braun, M. (2004). Biological and chemical consequences of the 1997–1998 El Niño in the Chilean coastal upwelling system: A synthesis. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 51(20–21), 2389–2411. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2004.08.011>
- Fan, H., & He, D. (2015). Temperature and precipitation variability and its effects on streamflow in the upstream regions of the Lancang–Mekong and Nu–Salween rivers. *Journal of Hydrometeorology*, 16(5), 2248–2263. <https://doi.org/10.1175/JHM-D-14-0238.1>
- Fang, X., Hou, X., Li, X., Hou, W., Nakaoka, M., & Yu, X. (2018). Ecological connectivity between land and sea: A review. *Ecological Research*, 33(1), 51–61. <https://doi.org/10.1007/s11284-017-1549-x>
- Fernandes, L. D. de A., Fagundes Netto, E. B., Coutinho, R., & on behalf of the PELD-RECA. (2017). Inter-annual cascade effect on marine food web: A benthic pathway lagging nutrient supply to pelagic fish stock. *PLoS ONE*, 12(9), e0184512. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0184512>

- Finlay, J., & Kendall, C. (1994). Stable isotope tracing of temporal and spatial variability in organic matter sources to freshwater ecosystems. In: Michener, R. & Lajtha, K. (Editors). *Stable isotopes in ecology and environmental science*, 2nd Edition, Blackwell Publishing, Ltd, 238-282.
- France, R. (1995). Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications. *Marine Ecology Progress Series*, 124, 307–312. <https://doi.org/10.3354/meps124307>
- Franchito, S. H., Oda, T. O., Rao, V. B., & Kayano, M. T. (2008). Interaction between coastal upwelling and local winds at Cabo Frio, Brazil: An Observational Study. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 47(6), 1590–1598. <https://doi.org/10.1175/2007JAMC1660.1>
- Gaeta, S. A., & Brandini, F. P. (2006). Produção primária do fitoplâncton na região entre o Cabo de São Tomé (RJ) e o Chuí (RS). In: *O ambiente oceanográfico da plataforma continental e do talude na região sudeste-sul do Brasil*. Rossi-Wongtschowski, C. L. B. & Madureira, L. S. P., editors. São Paulo, SP: Editora da Universidade de São Paulo, pp. 219-264.
- Ghilardi-Lopes, N. P., Hadel, V. F., Berchez, F. (2012) Guia para educação ambiental em costões rochosos. Porto Alegre, Artmed, 200p.
- Giannini, M. F. C., & Ciotti, Á. M. (2016). Parameterization of natural phytoplankton photo-physiology: Effects of cell size and nutrient concentration: parameterization of natural phytoplankton photo-physiology. *Limnology and Oceanography*, 61(4), 1495–1512. <https://doi.org/10.1002/lno.10317>
- Gonzalez-Rodriguez, E., Valentin, J. L., André, D. L., & Jacob, S. A. (1992). Upwelling and downwelling at Cabo Frio (Brazil): comparison of biomass and primary production responses. *Journal of Plankton Research*, 14(2), 289–306. <https://doi.org/10.1093/plankt/14.2.289>
- Gorman, D., Pucci, M., Soares, L. S. H., Turra, A., & Schlacher, T. A. (2019). Land–ocean connectivity through subsidies of terrestrially derived organic matter to a nearshore marine consumer. *Ecosystems*, 22(4), 796–804. <https://doi.org/10.1007/s10021-018-0303-8>
- Gorokhova, E., & Hansson, S. (1999). An experimental study on variations in stable carbon and nitrogen isotope fractionation during growth of *Mysis mixta* and *Neomysis integer*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56(11), 2203–2210.
- Grafeld, S., Oleson, K. L. L., Teneva, L., & Kittinger, J. N. (2017). Follow that fish: uncovering the hidden blue economy in coral reef fisheries. *PLoS ONE*, 12(8), e0182104. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0182104>
- Graham, N. A. J., Wilson, S. K., Carr, P., Hoey, A. S., Jennings, S., & MacNeil, M. A. (2018). Seabirds enhance coral reef productivity and functioning in the absence of invasive rats. *Nature*, 559(7713), 250–253. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0202-3>
- Grasse, P., Ryabenko, E., Ehlert, C., Altabet, M. A., & Frank, M. (2016). Silicon and nitrogen cycling in the upwelling area off Peru: A dual isotope approach: Silicon and nitrogen cycling in the upwelling area of Peru. *Limnology and Oceanography*, 61(5), 1661–1676. <https://doi.org/10.1002/lno.10324>
- Grasshoff, K. K., Kremling & Ehrhardt, M. (1999). *Methods of Seawater Analysis*. 3rd edition. Wiley-VCH, Germany, 600 pp.
- H. Wickham. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York, 2016.
- Hammond, A., L. (1990). *World Resources Institute world resources, 1990-1991*. Oxford University Press, New York.
- Harley, C. D. G., & Helmuth, B. S. T. (2003). Local- and regional-scale effects of wave exposure, thermal stress, and absolute versus effective shore level on patterns of intertidal zonation. *Limnology and Oceanography*, 48(4), 1498–1508. <https://doi.org/10.4319/lo.2003.48.4.1498>
- Hawkins, S. J., & Hartnoll, R., G. (1983). Grazing of intertidal algae by marine invertebrates. *Oceanography and marine biology*, 21, 195-282.

- Heller, N. E., & Zavaleta, E. S. (2009). Biodiversity management in the face of climate change: A review of 22 years of recommendations. *Biological Conservation*, 142(1), 14–32. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.10.006>
- Hessing-Lewis, M. L., & Hacker, S. D. (2013). Upwelling-influence, macroalgal blooms, and seagrass production; temporal trends from latitudinal and local scales in northeast Pacific estuaries. *Limnology and Oceanography*, 58(3), 1103–1112. <https://doi.org/10.4319/lo.2013.58.3.1103>
- Hill, J. M., & McQuaid, C. D. (2008). $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ biogeographic trends in rocky intertidal communities along the coast of South Africa: Evidence of strong environmental signatures. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 80(2), 261–268. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.08.005>
- Hill, J. M., McQuaid, C. D., & Kaehler, S. (2008). Temporal and spatial variability in stable isotope ratios of SPM link to local hydrography and longer term SPM averages suggest heavy dependence of mussels on nearshore production. *Marine Biology*, 154(5), 899–909. <https://doi.org/10.1007/s00227-008-0983-2>
- Hladyz, S., Nielsen, D. L., Suter, P. J., & Krull, E. S. (2012). Temporal variations in organic carbon utilization by consumers in a lowland river. *River Research and Applications*, 28(5), 513–528. <https://doi.org/10.1002/rra.1467>
- Hunt, M. J., & Alexander, C. G. (1991). Feeding mechanisms in the barnacle *Tetraclita squamosa* (Bruguère). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 154, 1–28.
- Ingham R., E. & Zishke J., A. (1977) Prey preferences of carnivorous intertidal snails in the Florida Keys. *Veliger*, 20:49–51.
- Jaksic, F. M. (2001). Ecological effects of El Niño in terrestrial ecosystems of western South America. *Ecography*, 24(3), 241–250. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2001.240301.x>
- Jenner, K. C. S., Jenner, M.-N. M., & McCabe, K. A. (2001). Geographical and temporal movements of humpback whales in Western Australian waters. *The APPEA Journal*, 41(1), 749. <https://doi.org/10.1071/AJ00044>
- Jordan, M. J., Nadelhoffer, K. J., & Fry, B. (1997). Nitrogen cycling in forest and grass ecosystems irrigated with ^{15}N -enriched wastewater. *Ecological Application*, 7, 864–81.
- Jorgensen, C., B. (1966). *Biology of suspension feeding*. Pergamon Press, Oxford.
- Karenyi, N., Sink, K., Nel, R. (2016). Defining seascapes for marine unconsolidated shelf sediments in an eastern boundary upwelling region: the southern Benguela as a case study. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 169, 195–206.
- Kéfi, S., Berlow, E. L., Wieters, E. A., Navarrete, S. A., Petchey, O. L., Wood, S. A., Boit, A., Joppa, L. N., Lafferty, K. D., Williams, R. J., Martinez, N. D., Menge, B. A., Blanchette, C. A., Iles, A. C., & Brose, U. (2012). More than a meal... integrating non-feeding interactions into food webs. *Ecology Letters*, 15(4), 291–300. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01732.x>
- Knoppers, B., Ekau, W., & Figueiredo, A. G. (1999). The coast and shelf of east and northeast Brazil and material transport. *Geo-Marine Letters*, 19(3), 171–178. <https://doi.org/10.1007/s003670050106>
- Kondolf, G. M., Boulton, A. J., O'Daniel, S., Poole, G. C., Rahel, F. J., Stanley, E. H., Wohl, E., Bång, A., Carlstrom, J., Cristoni, C., Huber, H., Koljonen, S., Louhi, P., & Nakamura, K. (2006). Process-Based Ecological river restoration: visualizing three-dimensional connectivity and dynamic vectors to recover lost linkages. *Ecology and Society*, 11(2), 5. <https://doi.org/10.5751/ES-01747-110205>
- Kütter, V. T., Wallner-Kersanach, M., Sella, S. M., Albuquerque, A. L. S., Knoppers, B. A., & Silva-Filho, E. V. (2014). Carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry of plankton and the nutrient regime in Cabo Frio Bay, SE Brazil. *Environmental Monitoring and Assessment*, 186(1), 559–573. <https://doi.org/10.1007/s10661-013-3399-5>
- Layman, C. A., Araujo, M. S., Boucek, R., Hammerschlag-Peyer, C. M., Harrison, E., Jud, Z. R., Matich, P., Rosenblatt, A. E., Vaudo, J. J., Yeager, L. A., Post, D. M., & Bearhop, S. (2012). Applying stable isotopes to examine food-web structure: An overview of analytical tools. *Biological Reviews*, 87(3), 545–562. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00208.x>

- Lee, W. Y., & Wang, W. X. (2001). Metal accumulation in the green macroalga *Ulva fasciata*: effects of nitrate, ammonium and phosphate. *Science of the Total Environment*, 278(1-3), 11-22.
- Lees, A. C., Peres, C. A., Fearnside, P. M., Schneider, M., & Zuanon, J. A. S. (2016). Hydropower and the future of Amazonian biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, 25(3), 451–466. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1072-3>
- Lefebvre, S., Marín Leal, J. C., Dubois, S., Orvain, F., Blin, J.-L., Bataillé, M.-P., Ourry, A., & Galois, R. (2009). Seasonal dynamics of trophic relationships among co-occurring suspension-feeders in two shellfish culture dominated ecosystems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 82(3), 415–425. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.02.002>
- Leslie, H. M., Breck, E. N., Chan, F., Lubchenco, J., & Menge, B. A. (2005). Barnacle reproductive hotspots linked to nearshore ocean conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(30), 10534–10539. <https://doi.org/10.1073/pnas.0503874102>
- Lesser, M. P. (2016). Climate change stressors cause metabolic depression in the blue mussel, *Mytilus edulis*, from the Gulf of Maine: Metabolic depression in the blue mussel. *Limnology and Oceanography*, 61(5), 1705–1717. <https://doi.org/10.1002/lno.10326>
- Little C., Williams G., Trowbridge C. (2009). *The biology of rocky shores*. Biology of habitats series, Oxford University Press. 2nd Edition.
- Lorrain, A., Paulet, Y. M., Chauvaud, L., Savoye, N., Donval, A., & Saout, C. (2002). Differential $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures among scallop tissues: Implications for ecology and physiology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 275, 47–61.
- Lowe, W. H., & Allendorf, F. W. (2010). What can genetics tell us about population connectivity? *Molecular Ecology*, 19(15), 3038-3051. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04688.x>
- Lozada, E., & Reyes, P. (1981). Reproductive biology of a population of *Perumytilus purpuratus* at El Tabo, Chile. *Veliger*, 24, 147–154.
- Manel, S., & Holderegger, R. (2013). Ten years of landscape genetics. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(10), 614–621. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.05.012>
- Marengo, J., Valverde, M., & Obregon, G. (2013). Observed and projected changes in rainfall extremes in the metropolitan area of São Paulo. *Climate Research*, 57(1), 61–72. <https://doi.org/10.3354/cr01160>
- Martensen, A. C., Pimentel, R. G., & Metzger, J. P. (2008). Relative effects of fragment size and connectivity on bird community in the Atlantic Rain Forest: Implications for conservation. *Biological Conservation*, 141(9), 2184–2192. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.06.008>
- Martinez, A. S., Mayer-Pinto, M., & Christofolletti, R. A. (2019). Functional responses of filter feeders increase with elevated metal contamination: Are these good or bad signs of environmental health? *Marine Pollution Bulletin*, 149, 110571. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2019.110571>
- Mazzuco, A. C. de A., Christofolletti, R. A., Coutinho, R., & Ciotti, Á. M. (2018). The influence of atmospheric cold fronts on larval supply and settlement of intertidal invertebrates: Case studies in the Cabo Frio coastal upwelling system (SE Brazil). *Journal of Sea Research*, 137, 47–56. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2018.02.010>
- McCabe, M., & Navarrete, S. (2018). Reproductive investment in rocky intertidal mussels: Spatiotemporal variability and environmental determinants. *Marine Ecology Progress Series*, 599, 107–124. <https://doi.org/10.3354/meps12608>
- McClelland, J. W., & Valiela, I. (1998). Linking nitrogen in estuarine producers to land-derived sources. *Limnology and Oceanography*, 43, 577–85.
- McMahon, K. W., Berumen, M. L., & Thorrold, S. R. (2012). Linking habitat mosaics and connectivity in a coral reef seascape. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(38), 15372–15376. <https://doi.org/10.1073/pnas.1206378109>

- Mehvar, S., Filatova, T., Dastgheib, A., de Ruyter van Steveninck, E., & Ranasinghe, R. (2018). Quantifying economic value of coastal ecosystem services: a review. *Journal of Marine Science and Engineering*, 6(1), 5. <https://doi.org/10.3390/jmse6010005>
- Menge, B. A. (2000). Top-down and bottom-up community regulation in marine rocky intertidal habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 250(1–2), 257–289. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(00\)00200-8](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(00)00200-8)
- Menge, B. A., Berlow, E. L., Blanchette, C. A., Navarrete, S. A., & Yamada, S. B. (1994). The keystone species concept: variation in interaction strength in a rocky intertidal habitat. *Ecological Monographs*, 64(3), 249–286. <https://doi.org/10.2307/2937163>
- Michener, R. H., & Kaufman, L. (1994). Stable isotope ratios as tracers in marine food webs: an update. In: Michener, R. & Lajtha, K. (editors). *Stable isotopes in ecology and environmental science*, 2nd Edition, Blackwell Publishing, Ltd, p.238-282
- Miller, R. J., & Page, H. M. (2012). Kelp as a trophic resource for marine suspension feeders: a review of isotope-based evidence. *Marine Biology*, 159(7), 1391–1402. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-1929-2>
- Miyake, Y., & Wada, E. (1967). The abundance ratio of $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ in marine environments. *Records of Oceanographic Works in Japan*, 9, 37-53.
- Morellato, L. P. C., & Haddad, C. F. B. (2000). Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica*, 32(4b), 786–792. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00618.x>
- Mortelliti, A., Fagiani, S., Battisti, C., Capizzi, D., & Boitani, L. (2010). Independent effects of habitat loss, habitat fragmentation and structural connectivity on forest-dependent birds: Bird distribution in fragmented landscapes. *Diversity and Distributions*, 16(6), 941–951. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00701.x>
- Narváez, D. A., Poulin, E., Leiva, G., Hernández, E., Castilla, J. C., & Navarrete, S. A. (2004). Seasonal and spatial variation of nearshore hydrographic conditions in central Chile. *Continental Shelf Research*, 24(2), 279–292. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2003.09.008>
- Navarrete, S. A., & Manzur, T. (2008). Individual- and population-level responses of a keystone predator to geographic variation in prey. *Ecology*, 89(7), 2005–2018. <https://doi.org/10.1890/07-1231.1>
- Navarrete, S. A., Wieters, E. A., Broitman, B. R., & Castilla, J. C. (2005). Scales of benthic-pelagic coupling and the intensity of species interactions: from recruitment limitation to top-down control. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(50), 18046–18051. <https://doi.org/10.1073/pnas.0509119102>
- Nielsen, K. J., & Navarrete, S. A. (2004). Mesoscale regulation comes from the bottom-up: intertidal interactions between consumers and upwelling. *Ecology Letters*, 7(1), 31–41. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00542.x>
- O’Riordan, R. M., Power, A. M., & Myers, A. A. (2010). Factors, at different scales, affecting the distribution of species of the genus *Chthamalus* Ranzani (Cirripedia, Balanomorpha, Chthamaloidea). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 392(1–2), 46–64. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2010.04.010>
- Olds, A., Connolly, R., Pitt, K., & Maxwell, P. (2012). Primacy of seascape connectivity effects in structuring coral reef fish assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 462, 191–203. <https://doi.org/10.3354/meps09849>
- Oliveira, D. N. de, Christofoletti, R. A., & Barreto, R. E. (2015). Feeding behavior of a crab according to cheliped number. *PLOS ONE*, 10(12), e0145121. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0145121>
- Oliveira, J. C., Aguiar, W., Cirano, M., Genz, F., & Amorim, F. N. de. (2018). A climatology of the annual cycle of river discharges into the Brazilian continental shelves: From seasonal to interannual variability. *Environmental Earth Sciences*, 77(5), 192. <https://doi.org/10.1007/s12665-018-7349-y>
- Oliveira-Filho, A. T., & Fontes, M. A. L. (2000). Patterns of floristic differentiation among atlantic forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica*, 32(4b), 793–810. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00619.x>

- Otero, X. L., De La Peña-Lastra, S., Pérez-Alberti, A., Ferreira, T. O., & Huerta-Díaz, M. A. (2018). Seabird colonies as important global drivers in the nitrogen and phosphorus cycles. *Nature Communications*, 9(1), 246. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-02446-8>
- Oyarzún, P., Toro, J., Jaramillio, R., Guíñez, R., Briones, C., & Astorga, M. (2010). Análisis comparativo del ciclo gametogénico de *Perumytilus purpuratus* (Bivalvia: Mytilidae), en las localidades de Taltal y Huasco, norte de Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 45(1), 43–58.
- Page, H., Reed, D., Brzezinski, M., Melack, J., & Dugan, J. (2008). Assessing the importance of land and marine sources of organic matter to kelp forest food webs. *Marine Ecology Progress Series*, 360, 47–62. <https://doi.org/10.3354/meps07382>
- Pardal-Souza, A. (2017). Characterization of nearshore ocean along Southeast Brazil: subsidies for coupling coastal oceanography to rocky shore ecology. Report of the research internship at the Center for Marine Biology (CEBIMAR/USP), 44p.
- Pardini, R., de Souza, S. M., Braga-Neto, R., & Metzger, J. P. (2005). The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biological Conservation*, 124(2), 253–266. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.01.033>
- Parisi, M. G., Mauro, M., Sarà, G., & Cammarata, M. (2017). Temperature increases, hypoxia, and changes in food availability affect immunological biomarkers in the marine mussel *Mytilus galloprovincialis*. *Journal of Comparative Physiology B*, 187(8), 1117–1126. <https://doi.org/10.1007/s00360-017-1089-2>
- Parnell, A. C., Phillips, D. L., Bearhop, S., Semmens, B. X., Ward, E. J., Moore, J. W., Jackson, A. L., Grey, J., Kelly, D. J., & Inger, R. (2013). Bayesian stable isotope mixing models: Bayesian stable isotope mixing models. *Environmetrics*, n/a-n/a. <https://doi.org/10.1002/env.2221>
- Pérez, C. A., DeGrandpre, M. D., Lagos, N. A., Saldías, G. S., Cascales, E.-K., & Vargas, C. A. (2015). Influence of climate and land use in carbon biogeochemistry in lower reaches of rivers in central southern Chile: Implications for the carbonate system in river-influenced rocky shore environments. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 120(4), 673–692. <https://doi.org/10.1002/2014JG002699>
- Pérez, C. A., Lagos, N. A., Saldías, G. S., Waldbusser, G., & Vargas, C. A. (2016). Riverine discharges impact physiological traits and carbon sources for shell carbonate in the marine intertidal mussel *Perumytilus purpuratus*. *Limnology and Oceanography*, 61(3), 969–983. <https://doi.org/10.1002/lno.10265>
- Peterson, B. J. (1999). Stable isotopes as tracers of organic matter input and transfer in benthic food webs: A review. *Acta Oecologica*, 20(4), 479–487. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(99\)00120-4](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(99)00120-4)
- Peterson, B. J., & Fry, B. (1987). Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 293–320.
- Phillips, N. E. (2007). A spatial gradient in the potential reproductive output of the sea mussel *Mytilus californianus*. *Marine Biology*, 151(4), 1543–1550. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0592-x>
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, R Core Team (2019). *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-140, <URL: <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>>.
- Pittman S., J. (2018) Introducing seascape ecology. In: Pittman S., J. (Eds), *Seascape Ecology*. John Wiley and Sons Ltd.
- Polis, G. A., & Hurd, S. D. (1996). Linking marine and terrestrial food webs: allochthonous input from the ocean supports high secondary productivity on small islands and coastal land communities. *The American Naturalist*, 147(3), 396–423.
- Polis, G. A., Anderson, W. B., & Holt, R. D. (1997). Toward and integration of landscape and food web ecology: The dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28(1), 289–316. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.289>

- Poloczanska, E. S., Hawkins, S. J., Southward, A. J., & Burrows, M. T. (2008). Modeling the response of populations of competing species to climate change. *Ecology*, 89(11), 3138–3149. <https://doi.org/10.1890/07-1169.1>
- Porter, S., Kaehler, S., Branch, G., & Sink, K. (2014). Riverine subsidies for inshore filter-feeder communities: potential influences on trophic patterns among bioregions. *Marine Ecology Progress Series*, 498, 13–26. <https://doi.org/10.3354/meps10634>
- Post, D. M. (2002). Using stable isotope to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83(3), 16. <https://doi.org/10.1890/0012-9658>
- Post, D. M., Layman, C. A., Arrington, D. A., Takimoto, G., Quattrochi, J., & Montaña, C. G. (2007). Getting to the fat of the matter: Models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia*, 152(1), 179–189. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0630-x>
- Pringle, C. M. (2001). Hydrologic connectivity and the management of biological reserves: a global perspective. *Ecological Applications*, 11(4), 981–998. <https://doi.org/10.1890/1051-0761>
- Pucci M., C., J. (2016) Interações tróficas dos peixes e lulas da baía do Araçá, município de São Sebastião (São Paulo, Brasil): uma abordagem pelo uso de isótopos estáveis. Tese de doutorado pelo Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo, 160p.
- Puccinelli, E., McQuaid, C. D., Dobretsov, S., & Christofolletti, R. A. (2019). Coastal upwelling affects filter-feeders stable isotope composition across three continents. *Marine Environmental Research*, 147, 13–23. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2019.03.015>
- Puccinelli, E., McQuaid, C., & Noyon, M. (2016). Absence of an effect of freshwater input on the stable isotope and fatty acid signatures of intertidal filter-feeders. *African Journal of Marine Science*, 38(4), 481–492. <https://doi.org/10.2989/1814232X.2016.1227277>
- Pulgar, J., Aldana, M., Alvarez, M., Garcia-Huidobro, R., Molina, P., Morales, J. P., & Pulgar, V. M. (2013). Upwelling affects food availability, impacting the morphological and molecular conditions of the herbivorous limpet *Fissurella crassa* (Mollusca: Archeogastropoda). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93(3), 797–802. <https://doi.org/10.1017/S0025315412001415>
- Rau, G. H., Teyssie, J. L., Rassoulzadegan, F., & Fowler, S. W. (1990). $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ variations among size-fractionated marine particles: implications for their origin and trophic relationships. *Marine Ecology Progress Series*, 59, 33–38. <https://doi.org/10.3354/meps059033>
- Ray, G. C. (2005). Connectivities of estuarine fishes to the coastal realm. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64(1), 18–32. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.02.003>
- Reddin, C. J., Docmac, F., O'Connor, N. E., Bothwell, J. H., & Harrod, C. (2015). Coastal upwelling drives intertidal assemblage structure and trophic Ecology. *PLOS ONE*, 10(7), e0130789. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130789>
- Ribeiro, M. C., Metzger, J. P., Martensen, A. C., Ponzoni, F. J., & Hirota, M. M. (2009). The Brazilian Atlantic forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, 142(6), 1141–1153. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.021>
- Richoux, N. B., Vermeulen, I., & Froneman, P. W. (2014). Stable isotope ratios indicate differential omnivory among syntopic rocky shore suspension-feeders. *Marine Biology*, 161(5), 971–984. <https://doi.org/10.1007/s00227-013-2358-6>
- Riisgård, H., & Larsen, P. (2010). Particle capture mechanisms in suspension-feeding invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, 418, 255–293. <https://doi.org/10.3354/meps08755>

- Rossi, F., Herman, P. M. J., & Middelburg, J. J. (2004). Interspecific and intraspecific variation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in deposit- and suspension-feeding bivalves (*Macoma balthica* and *Cerastoderma edule*): Evidence of ontogenetic changes in feeding mode of *Macoma balthica*. *Limnology and Oceanography*, 49(2), 408–414. <https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.2.0408>
- Russell Lenth (2020). emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 1.4.8. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>
- Rykaczewski, R. R. & Checkley, D. M. (2008). Influence of ocean winds on the pelagic ecosystem in upwelling regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 1965–1970.
- Saldanha-Corrêa, F. M., & Gíanesella, S. M. F. (2008). Produção primária e fitoplâncton. In Pires-Vanin, A. M. S. (Org.). *Oceanografia de um Ecossistema Subtropical: Plataforma de São Sebastião*, 1st ed., v. 1, p. 223–251..
- Sanchez-Piñero, F., & Polis, G. A. (2000). Bottom-up dynamics of allochthonous input: Direct and indirect effects of seabirds on islands. *Ecology*, 81(11), 3117–3132. <https://doi.org/10.1890/0012-9658>
- Sanford, E., & Menge, B. (2001). Spatial and temporal variation in barnacle growth in a coastal upwelling system. *Marine Ecology Progress Series*, 209, 143–157. <https://doi.org/10.3354/meps209143>
- Santelices, B., & Martínez, E. (1988). Effects of filter-feeders and grazers on algal settlement and growth in mussel beds. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 118(3), 281–306. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(88\)90079-2](https://doi.org/10.1016/0022-0981(88)90079-2)
- Schaal, G., Riera, P., Leroux, C., & Grall, J. (2010). A seasonal stable isotope survey of the food web associated to a peri-urban rocky shore. *Marine Biology*, 157(2), 283–294. <https://doi.org/10.1007/s00227-009-1316-9>
- Segurado, P., Branco, P., & Ferreira, M. T. (2013). Prioritizing restoration of structural connectivity in rivers: A graph based approach. *Landscape Ecology*, 28(7), 1231–1238. <https://doi.org/10.1007/s10980-013-9883-z>
- Seitzinger, S. P., Harrison, J. A., Dumont, E., Beusen, A. H. W., & Bouwman, A. F. (2005). Sources and delivery of carbon, nitrogen, and phosphorus to the coastal zone: an overview of global nutrient export from watersheds (NEWS) models and their application. *Global Biogeochemical Cycles*, 19(4), GB4S01. <https://doi.org/10.1029/2005GB002606>
- Selkoe, K., D'Aloia, C., Crandall, E., Iacchei, M., Liggins, L., Puritz, J., von der Heyden, S., & Toonen, R. (2016). A decade of seascape genetics: contributions to basic and applied marine connectivity. *Marine Ecology Progress Series*, 554, 1–19. <https://doi.org/10.3354/meps11792>
- Sheaves, M. (2009). Consequences of ecological connectivity: the coastal ecosystem mosaic. *Marine Ecology Progress Series*, 391, 107–115. <https://doi.org/10.3354/meps08121>
- Silva, A. C. F., Shapouri, M., Cereja, R., Dissanayake, A., & Vinagre, C. (2017). Variations in crab claw morphology and diet across contrasting inter-tidal habitats. *Marine Ecology*, 38(1), e12374. <https://doi.org/10.1111/maec.12374>
- Smith, J. R., Fong, P., & Ambrose, R. F. (2009). Spatial patterns in recruitment and growth of the mussel *Mytilus californianus* (Conrad) in southern and northern California, USA, two regions with differing oceanographic conditions. *Journal of Sea Research*, 61(3), 165–173. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2008.10.009>
- Smith, R. L. (1968). Upwelling: Oceanography. *Marine Biology*, 6, 11–46.
- Steneck, R. S., & Watling, L. (1982). Feeding capabilities and limitation of herbivorous molluscs: A functional group approach. *Marine Biology*, 68(3), 299–319. <https://doi.org/10.1007/BF00409596>
- Strub, P. T., Mesías, J. M., Montecinos, V., Rutllant, J., & Salinas, S. (1998). Coastal ocean circulation off western South America. In: Robinson, A. R. & Brink, K. H. (eds). *The sea*, John Wiley & Sons, Hoboken, NJ, 11, 273–313.
- Sumida, P., Yoshinaga, M., Ciotti, A., & Gaeta, S. (2005). Benthic response to upwelling events off the SE Brazilian coast. *Marine Ecology Progress Series*, 291, 35–42. <https://doi.org/10.3354/meps291035>

- Talley, D. M., Huxel, G. R., & Holyoak, M. (2006). Connectivity at the land–water interface. In Crooks, K. R. & Sanjayan, M. (Eds.), *Connectivity Conservation*. Cambridge University Press, (p. 97–129). <https://doi.org/10.1017/CBO9780511754821.006>
- Tallis, H. (2009). Kelp and rivers subsidize rocky intertidal communities in the Pacific Northwest (USA). *Marine Ecology Progress Series*, 389, 85–96. <https://doi.org/10.3354/meps08138>
- Tanaka, M. O., & De Magalhães, C. A. (1999). Morphometric species recognition in *Brachidontes darwinianus* and *Brachidontes solisianus* (Bivalvia: Mytilidae). *Veliger*, 42, 267–274.
- Tanaka, M. O., Duque-Estrada, T. E. M., & Magalhães, C. A. (2002). Dynamics of the acmaeid limpet *Collisella subrugosa* and vertical distribution of size and abundance along a wave exposure gradient. *Journal of Molluscan Studies*, 68(1), 55–64. <https://doi.org/10.1093/mollus/68.1.55>
- Tapia, F. J., Largier, J. L., Castillo, M., Wieters, E. A., & Navarrete, S. A. (2014). Latitudinal discontinuity in thermal conditions along the nearshore of central-northern Chile. *PLoS ONE*, 9(10), e110841. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0110841>
- Tapia, F. J., Navarrete, S. A., Castillo, M., Menge, B. A., Castilla, J. C., Largier, J., Wieters, E. A., Broitman, B. L., & Barth, J. A. (2009). Thermal indices of upwelling effects on inner-shelf habitats. *Progress in Oceanography*, 53(1–4), 278–287. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2009.07.035>
- Taylor, P. D., Fahrig, L., Henein, K., & Merriam, G. (1993). Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 68(3), 571–573. <https://doi.org/10.2307/3544927>
- Thiel, M., Macaya, E., Acuña, E., Arntz, W., Bastias, H., Brokordt, K., Camus, P., Castilla, J., Castro, L., ... Vega, A. (2007). The Humboldt Current System of northern and central Chile: oceanographic processes, ecological interactions and socioeconomic feedback. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 45, 195–344. <https://doi.org/10.1201/9781420050943.ch6>
- Thomas, A.C. (1999). Seasonal distributions of satellite-measured phytoplankton pigment concentration along the Chilean coast. *Journal of Geophysical Research, Oceans*, 104, 25877–25890.
- Thoms, M. C. (2003). Floodplain–river ecosystems: lateral connections and the implications of human interference. *Geomorphology*, 56(3–4), 335–349. [https://doi.org/10.1016/S0169-555X\(03\)00160-0](https://doi.org/10.1016/S0169-555X(03)00160-0)
- Tieszen, L. L., Boutton, T. W., Tesdahl, K. G., & Slade, N. A. (1983). Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: Implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia*, 57(1–2), 32–37. <https://doi.org/10.1007/BF00379558>
- Tischendorf, L., & Fahrig, L. (2000). On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos*, 90(1), 7–19. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.900102.x>
- Trierweiler, C., Klaassen, R. H. G., Drent, R. H., Exo, K.-M., Komdeur, J., Bairlein, F., & Koks, B. J. (2014). Migratory connectivity and population-specific migration routes in a long-distance migratory bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1778), 20132897. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2897>
- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., & Thies, C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecology Letters*, 8(8), 857–874. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x>
- Valentin, J. L. (2001). The Cabo Frio Upwelling System, Brazil. In Seeliger, U. & Kjerfve, B. (Eds.), *Coastal Marine Ecosystems of Latin America*. Springer Berlin Heidelberg, 144, 97–105. https://doi.org/10.1007/978-3-662-04482-7_8
- Valentin, Jean L., Andre, D. L., & Jacob, S. A. (1987). Hydrobiology in the Cabo Frio (Brazil) upwelling: two-dimensional structure and variability during a wind cycle. *Continental Shelf Research*, 7(1), 77–88. [https://doi.org/10.1016/0278-4343\(87\)90065-3](https://doi.org/10.1016/0278-4343(87)90065-3)
- Vanderklift, M. A., & Ponsard, S. (2003). Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: A meta-analysis. *Oecologia*, 136(2), 169–182. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1270-z>

- Vaughn, C. C., & Hoellein, T. J. (2018). Bivalve impacts in freshwater and marine ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 49(1), 183–208. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110617-062703>
- Vinagre, C., Mendonça, V., Flores, A. A. V., Baeta, A., & Marques, J. C. (2018). Complex food webs of tropical intertidal rocky shores (SE Brazil) – An isotopic perspective. *Ecological Indicators*, 95, 485–491. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.07.065>
- Wada, E., Kadonaga, T. & Matsuo, S. (1975) ^{15}N abundance in nitrogen of naturally occurring substances and global assessment of denitrification from isotopic viewpoint. *Geochemical Society of Japan*, 9, 139–148.
- Ward, J. V. (1989). The four-dimensional nature of lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, 8(1), 2–8. <https://doi.org/10.2307/1467397>
- Ward, J. V. (1997). An expansive perspective of riverine landscapes: pattern and process across scales. *GAIA - Ecological Perspectives for Science and Society*, 6(1), 52–60. <https://doi.org/10.14512/gaia.6.1.6>
- Watanabe, J. T., & Young, C. M. (2006). Feeding habits and phenotypic changes in proboscis length in the southern oyster drill, *Stramonita haemastoma* (Gastropoda: Muricidae), on Florida sabellariid worm reefs. *Marine Biology*, 148(5), 1021–1029. <https://doi.org/10.1007/s00227-005-0152-9>
- Weidberg, N., Ospina-Alvarez, A., Bonicelli, J., Barahona, M., Aiken, C. M., Broitman, B. R., & Navarrete, S. A. (2020). Spatial shifts in productivity of the coastal ocean over the past two decades induced by migration of the Pacific Anticyclone and Bakun’s effect in the Humboldt Upwelling Ecosystem. *Global and Planetary Change*, 193, 103259. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2020.103259>
- Whitney, E. J., Beaudreau, A. H., & Howe, E. R. (2018). Using stable isotopes to assess the contribution of terrestrial and riverine organic matter to diets of nearshore marine consumers in a glacially influenced estuary. *Estuaries and Coasts*, 41(1), 193–205. <https://doi.org/10.1007/s12237-017-0260-z>
- Wieters, E. (2005). Upwelling control of positive interactions over mesoscales: A new link between bottom-up and top-down processes on rocky shores. *Marine Ecology Progress Series*, 301, 43–54. <https://doi.org/10.3354/meps301043>
- Wieters, E., Kaplan, D., Navarrete, S., Sotomayor, A., Largier, J., Nielsen, K., & Véliz, F. (2003). Alongshore and temporal variability in chlorophyll a concentration in Chilean nearshore waters. *Marine Ecology Progress Series*, 249, 93–105. <https://doi.org/10.3354/meps249093>
- Williams, J. R., & Babcock, R. C. (2005). Assessment of size at maturity and gonad index methods for the scallop *Pecten novaezelandiae*. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 39(4), 851–864. <https://doi.org/10.1080/00288330.2005.9517357>
- Wootton, J. T. (1991). Direct and indirect effects of nutrients on intertidal community structure: Variable consequences of seabird guano. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 151(2), 139–153. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(91\)90121-C](https://doi.org/10.1016/0022-0981(91)90121-C)
- Xavier, B. M., Branch, G. M., & Wieters, E. (2007). Abundance, growth and recruitment of *Mytilus galloprovincialis* on the west coast of South Africa in relation to upwelling. *Marine Ecology Progress Series*, 346, 189–201. <https://doi.org/10.3354/meps07007>
- Zanden, M. J. V., & Rasmussen, J. B. (2001). Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography*, 46(8), 2061–2066. <https://doi.org/10.4319/lo.2001.46.8.2061>