

**INTERAÇÕES PREDADOR-PRESA EM PRAIAS ARENOSAS: QUEBRA
DE PARADIGMA DE CONTROLE FÍSICO DOS SISTEMAS
ECOLÓGICOS?**

VITOR FIGUEIRA ARUEIRA

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE DARCY
RIBEIRO – UENF**

CAMPOS DOS GOYTACAZES - RJ

Julho de 2024

INTERAÇÕES PREDADOR-PRESA EM PRAIAS ARENOSAS: QUEBRA DE PARADIGMA DE CONTROLE FÍSICO DOS SISTEMAS ECOLÓGICOS?

VITOR FIGUEIRA ARUEIRA

Dissertação apresentada ao Centro de Biociências e
Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte
Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências
para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e
Recursos Naturais.

Orientador: Dr. Leonardo Lopes Costa

Coorientador: Dr. Pedro Vianna Gatts

CAMPOS DOS GOYTACAZES - RJ

Julho de 2024

INTERAÇÕES PREDADOR-PRESA EM PRAIAS ARENOSAS: QUEBRA DE PARADIGMA DE CONTROLE FÍSICO DOS SISTEMAS ECOLÓGICOS?

VITOR FIGUEIRA ARUEIRA

Dissertação apresentada ao Centro de Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovado em: 10 de julho de 2024

Professor Dr. Abilio Soares-Gomes (Doutor em Oceanografia Biológica) – USP

Professor Dr. Carlos Alberto de Moura Barboza (Doutor em Biologia Marinha) – UFF

Professora Dra. Ilana Rosental Zalmon (Doutora em Zoologia) – USP

Professor Dr. Leonardo Lopes Costa (Doutor em Ecologia e Recursos Naturais) – UENF (Orientador)

Professor Dr. Pedro Vianna Gatts (Doutor em Dinâmica dos Oceanos e da Terra) – UFF (Coorientador)

Agradecimentos

Primeiramente a Deus, por tudo.

Aos meus pais, Alcione Maria Cabral Figueira e André Farah Arueira por todo o carinho, amor, apoio e educação.

Aos meus avós, Dela Farah Arueira, Pedro Cabral Figueira, Alcedina Cabral Figueira e Jorge Farah Arueira por todo o zelo, carinho e amor.

A minha querida tia falecida, Solange Marice Cabral Figueira, que sempre me apoiou e esteve ao meu lado.

A toda a minha família, que sempre esteve ao meu lado nos momentos difíceis. Em especial a minha amada mãe, minha tia Paula e minha avó Dela, eu não seria nada sem vocês.

A todos os meus amigos, por dividirem tantos risos e alegrias ao meu lado e sempre me impulsionarem a ir para frente.

Ao meu querido orientador e amigo, Leonardo Lopes Costa, pela dedicação, apoio e muita paciência. Por guiar meus passos, ser um bom amigo e servir como grande fonte de inspiração.

Ao meu coorientador Pedro Vianna Gatts que foi essencial nessa jornada, por toda paciência, auxílio e dedicação.

Aos professores Fabio Bozzeda, Ilana Rosental Zalmon e Carlos Eduardo de Resende que foram essenciais para que esse projeto fosse realizado.

A todos os professores que aceitaram o convite para compor a banca, Ilana Rosental Zalmon, Abílio Soares-Gomes e Carlos Alberto de Moura Barboza, obrigado pela dedicação de vocês.

A todos os professores que passaram pela minha vida, obrigado, eu nunca chegaria aonde cheguei sem vocês.

A UENF, por disponibilizar os meios para o aprendizado e saber, tornando-os acessíveis.

Aos meus queridos companheiros de laboratório, por todo empenho e amizade.

As instituições de fomento CAPES, CNPq e FAPERJ que forneceram as bolsas de mestrado e os meios para realização desta pesquisa.

Sumário

Agradecimentos.....	iv
Índice de figuras	vi
Índice de Tabelas	viii
Anexos.....	ix
Lista de abreviações.....	xi
RESUMO.....	1
1. INTRODUÇÃO	3
1.1. PRAIAS ARENOSAS	3
1.2. PARADIGMA DE CONTROLE FÍSICO	4
1.3. PADRÕES TEMPORAIS EM NÍVEL DE POPULAÇÃO.....	5
1.4. INTERAÇÕES ECOLÓGICAS E REGULAÇÃO RECÍPROCA DAS POPULAÇÕES	6
1.5. BIOLOGIA DAS ESPÉCIES-ALVO	7
1.6. ISÓTOPOS ESTÁVEIS	9
1.7. JUSTIFICATIVA E ORIGINALIDADE.....	10
2. OBJETIVO GERAL	11
2.1. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	11
3. HIPÓTESES	11
4. MATERIAL E MÉTODOS	11
4.1. ÁREA DE ESTUDO.....	11
4.2. AMOSTRAGEM DAS ESPÉCIES-ALVO	12
4.3. POTENCIAIS VARIÁVEIS PREDITORAS	15
4.4. ANÁLISE DE ISÓTOPOS ESTÁVEIS – $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$	16
5. ANÁLISE DOS DADOS	17
6. RESULTADOS	18
6.2. PADRÕES TEMPORAIS.....	19
6.3. INFLUÊNCIA DAS VARIÁVEIS AMBIENTAIS NAS ESPÉCIES	21
6.3.1. BESOURO-TIGRE	21
6.4. ISÓTOPOS ESTÁVEIS	27
6.5. RELAÇÕES PREDADOR-PRESA.....	30
6.5.1. BESOURO-TIGRE E PULGA-DA-PRAIA	30
7. DISCUSSÃO	32
7.1. CICLOS ANUAIS E INFLUÊNCIA DE VARIÁVEIS ABIÓTICAS.....	32
7.2. RELAÇÕES PREDADOR-PRESA.....	34
8. CONCLUSÃO	37
9. REFERÊNCIAS	37
10. ANEXOS.....	49

Índice de figuras

Figura 1. A – Besouro-tigre (<i>Cylindera nivea</i>); B – Pulgas-da-praia (<i>Atlantorchestoidea brasiliensis</i>) se alimentando de uma carcaça de inseto depositada na linha da maré alta; C – caranguejo-fantasma (<i>Ocypode quadrata</i>) juvenil se camuflando na areia; D – Joaninha-dourada (<i>Phaleria testacea</i>) escavando o sedimento.....	9
Figura 2. Mapa da área de estudo no norte do estado do Rio de Janeiro mostrando a localização dos arcos praias de Santa Clara (A), Grussaí (B) e Farol de São Tomé (C) e os rios Paraíba do Sul (RPS) e Itabapoana (RI).....	12
Figura 3. Contagem de besouro-tigre próxima a linha do espraçamento.....	13
Figura 4. Armadilha de queda utilizada para captura de pulgas-da-praia.	14
Figura 5. Toca de <i>Ocypode quadrata</i> contada dentro dos transectos para estimar abundância local.	15
Figura 6. A – Quadrado de PVC utilizado para estimar cobertura de detritos e contagem de joaninhas-dourada. B – Grupo de pesquisa buscando por joaninhas-dourada após delimitação das unidades amostrais.....	16
Figura 7. Variação anual na abundância de: A – Besouro-Tigre; B – Caranguejo-Fantasma; C – Pulga-da-Praia; D – Joaninha-Dourada nas praias de Farol de São Thomé, Grussaí e Santa Clara, sudeste do Brasil. As setas apontam a direção média e seus comprimentos são relativos à dispersão ao redor da média (quanto maior a seta, mais concentrados estão as observações próximas àquele mês).....	21
Figura 8. Relação entre a abundância de besouros-tigre (<i>Cylindera nivea</i>) e variáveis abióticas nas praias de Farol de São Thomé, Grussaí e Santa Clara, sudeste do Brasil. A linha representa o modelo de regressão bivariada e a área sombreada o intervalo de confiança do modelo a um nível de 95% de confiança.	22
Figura 9. Relação entre a abundância de caranguejos-fantasma (<i>Ocypode quadrata</i>) e variáveis abióticas nas praias de Farol de São Thomé, Grussaí e Santa Clara, sudeste do Brasil. A linha representa o modelo de regressão bivariada e a área sombreada o intervalo de confiança do modelo a um nível de 95% de confiança. ...	24
Figura 10. Relação entre a abundância de pulgas-da-praia (<i>Atlantorchestoidea brasiliensis</i>) e variáveis abióticas nas praias de Farol de São Thomé, Grussaí e Santa Clara, sudeste do Brasil. A linha representa o modelo de regressão bivariada e a área sombreada o intervalo de confiança do modelo a um nível de 95% de confiança. ...	25
Figura 11. Relação entre a abundância de joaninhas-douradas (<i>Phaleria testacea</i>) e variáveis abióticas nas praias de Farol de São Thomé, Grussaí e Santa Clara, sudeste do Brasil. A linha representa o modelo de regressão bivariada e a área sombreada o intervalo de confiança do modelo a um nível de 95% de confiança.	27
Figura 12. Amplitude de nicho isotópico das espécies no inverno (INV), outono (OUT), primavera (PRI) e verão (VER) nas praias de Farol de São Thomé (A), Grussaí (B) e Santa Clara (C), sudeste do Brasil. BES = besouro-tigre; CAR = caranguejo-fantasma; JOA = joaninha-dourada; PUL = pulga-da-praia. Os pontos indicam as amostras utilizadas nas análises e a área sombreada o intervalo de confiança de 50%.	29
Figura 14. Variação temporal da abundância de predadores e presas na praia de Farol de São Thomé, sudeste do Brasil. BES = Besouro-tigre; PUL = Pulga-da-praia; CAR = Caranguejo-fantasma; JOA = Joaninha-dourada.	31

Figura 15. Variação temporal da abundância de predadores e presas na praia de Grussaí, sudeste do Brasil. BES = Besouro-tigre; PUL = Pulga-da-praia; CAR = Caranguejo-fantasma; JOA = Joaninha-dourada.	31
Figura 16. Variação temporal da abundância de predadores e presas na praia de Santa Clara, sudeste do Brasil. BES = Besouro-tigre; PUL = Pulga-da-praia; CAR = Caranguejo-fantasma; JOA = Joaninha-dourada.	32

Índice de Tabelas

Tabela 2. Testes de uniformidade e distribuição de Von-Mises de cada espécie em cada praia. Valores de $p < 0,05$ indicam que a distribuição não é uniforme no tempo amostrado; valores críticos significativos para o tamanho amostral indicam distribuições Von-Mises. A: Hipótese alternativa aceita, e R: Hipótese alternativa rejeitada.....	19
Tabela 3. Distribuição das espécies em relação à média angular (Walraff) e homogeneidade entre praias (Watson-Wheeler). Valores de $p < 0,05$ indicam que há diferença entre praias.....	20
Tabela 4. Parâmetros estimados para o melhor modelo de regressão múltipla que explica a variação temporal na abundância do besouro-tigre <i>Cylindera nivea</i> nas praias de Farol de São Thomé, Grussaí e Santa Clara, sudeste do Brasil. Em sublinhado as relações significantes em um intervalo de 90% de confiança e em negrito em um intervalo de 95% de confiança.....	22
Tabela 5. Parâmetros estimados para o melhor modelo de regressão múltipla que explica a variação temporal na abundância de tocas do caranguejos-fantasma <i>Ocypode quadrata</i> nas praias de Farol de São Thomé, Grussaí e Santa Clara, sudeste do Brasil. Em sublinhado as relações significantes em um intervalo de 90% de confiança e em negrito em um intervalo de 95% de confiança.	23
Tabela 6. Parâmetros estimados para o melhor modelo de regressão múltipla que explica a variação temporal na abundância da pulga-da-praia <i>Atlantorchestoidea brasiliensis</i> nas praias de Farol de São Thomé, Grussaí e Santa Clara, sudeste do Brasil. Em sublinhado as relações significantes em um intervalo de 90% de confiança e em negrito em um intervalo de 95% de confiança.....	24
Tabela 7. Parâmetros estimados para o melhor modelo de regressão múltipla que explica a variação temporal na abundância da joaninha-dourada <i>Phaleria testacea</i> nas praias de Farol de São Thomé, Grussaí e Santa Clara, sudeste do Brasil. Em sublinhado as relações significantes em um intervalo de 90% de confiança e em negrito em um intervalo de 95% de confiança.....	26
Tabela 8. Valores de área total entre os pontos (TA), área das elipses (AEP) e área das elipses corrigidas para amostragens pequenas (AEPc). NA = Não calculado, devido ao número insuficiente de amostras para construir elipses.	28

Anexos

Anexo 1. Correlograma entre as variáveis e abundâncias de invertebrados. A – Correlograma geral considerando todas as praias. B – Correlograma da praia de Farol de São Tomé. C – Correlograma da praia de Grussaí. D- Correlograma da praia de Santa Clara. WHm = Altura de onda; PD = Precipitação acumulada de 15 dias; PD = Precipitação acumulada de 10 dias; PD = Precipitação acumulada de 5 dias; PD = Precipitação acumulada do dia; PM = Precipitação acumulada do mês; ATMD = Pressão atmosférica média do dia; ATM_M = Pressão atmosférica média do mês; RSD = Radiação solar média do dia; RSM = Radiação solar média do mês; TD = Temperatura média do dia; TM = Temperatura média do mês; UD = Umidade média do dia; UM = Umidade média do mês; VRD = Velocidade média de rajada dos ventos no dia; VRM = Velocidade média de rajada de ventos no mês; VVD = Velocidade média dos ventos no dia; VVM = Velocidade média dos ventos no mês; BES = Abundância média de besouro-tigre; TAL = Abundância média de pulga-da-praia; OCY = Abundância média de caranguejo-fantasma; PHA = Abundância média de joaninha-dourada; IM = Inclinação média da praia; IB = Inclinação média da berma; DET = Cobertura de detritos.....49

Anexo 2. Análise de Componentes Principais (PCA) realizada entre as variáveis preditoras ambientais para caracterizar as praias. Os nomes foram ajustados manualmente para possibilitar a visualização. WHm = Altura de onda; PD = Precipitação acumulada de 15 dias; PD = Precipitação acumulada de 10 dias; PD = Precipitação acumulada de 5 dias; PD = Precipitação acumulada do dia; PM = Precipitação acumulada do mês; ATMD = Pressão atmosférica média do dia; ATM_M = Pressão atmosférica média do mês; RSD = Radiação solar média do dia; RSM = Radiação solar média do mês; TD = Temperatura média do dia; TM = Temperatura média do mês; UD = Umidade média do dia; UM = Umidade média do mês; VRD = Velocidade média de rajada dos ventos no dia; VRM = Velocidade média de rajada de ventos no mês; VVD = Velocidade média dos ventos no dia; VVM = Velocidade média dos ventos no mês; BES = Abundância média de besouro-tigre; TAL = Abundância média de pulga-da-praia; OCY = Abundância média de caranguejo-fantasma; PHA = Abundância média de joaninha-dourada; IM = Inclinação média da praia; IB = Inclinação média da berma; DET = Cobertura de detritos.....50

Anexo 3. Três melhores modelos de cada seleção de modelos mais parcimoniosos utilizados para as regressões múltiplas seguindo o Critério de Informação de Akaike. WHm = Altura de onda; PD = Precipitação acumulada de 15 dias; PD = Precipitação acumulada de 10 dias; PD = Precipitação acumulada de 5 dias; PD = Precipitação acumulada do dia; PM = Precipitação acumulada do mês; ATMD = Pressão atmosférica média do dia; ATM_M = Pressão atmosférica média do mês; RSD = Radiação solar média do dia; RSM = Radiação solar média do mês; TD = Temperatura média do dia; TM = Temperatura média do mês; UD = Umidade média do dia; UM = Umidade média do mês; VRD = Velocidade média de rajada dos ventos no dia; VRM = Velocidade média de rajada de ventos no mês; VVD = Velocidade média dos ventos no dia; VVM = Velocidade média dos ventos no mês; IM = Inclinação média da praia; IB = Inclinação média da berma; DET = Cobertura de detritos.....51

Anexo 4. Relações influenciadas por outliers ou não lineares. A linha representa o modelo de regressão bivariada e a área sombreada o intervalo de confiança do modelo a um nível de 95% de confiança.....	52
Anexo 5. Sobreposição do nicho de cada espécie entre praias (área de sobreposição/área total do nicho da espécie na praia). Para Joaninha-dourada e pulga-da-praia foram utilizadas elipses com intervalo de confiança de 50%. Para besouro-tigre e caranguejo-fantasma utilizou-se elipses com intervalo de confiança de 90%. NA = Devido ao baixo número de indivíduos, não foi possível calcular as elipses.....	53
Anexo 6. Sobreposição de nicho de cada espécie em diferentes praias. Os pontos representam cada amostra e a área sombreada indica um intervalo de 95% de confiança para a distribuição de besouro-tigre e caranguejo-fantasma e 50% para pulga-da-praia e joaninha-dourada. FA = Farol de São Tomé; GR = Grussaí; SC = Santa Clara. INV = Inverno; OUT = Outono; PRI = Primavera; VER = Verão. A = Besouro-tigre; B = Caranguejo-fantasma; C = Joaninha-dourada; D = Pulga-da-praia.....	54
Anexo 7. Parâmetros utilizados para construção dos modelos predador-presa em cada praia e para cada possibilidade de interação entre os objetos de estudo. α = taxa de crescimento intrínseco da presa; β = taxa de predação; γ = taxa de crescimento populacional dos predadores; δ = taxa de mortalidade dos predadores.....	55

Lista de abreviações

AC - Amplitude de $\delta^{13}\text{C}$

AEP - Área da Elipse Padrão

AEPc - Área da Elipse Padrão corrigida para amostragens pequenas

AIC - Critério de Informação de Akaike

AN - Amplitude de $\delta^{15}\text{N}$

AT - Área Total do Nicho Isotópico

BES - Besouro-tigre

CAR - Caranguejo-fantasma

FST - Farol de São Thomé

GRU - Grussaí

HAE - Hipótese da Autoecologia

HEV - Hipótese da exclusão do Varrido

HSH - Hipótese da Segurança do Habitat

HSM - Hipótese da Severidade Multicausal

INMET - Instituto Nacional de Meteorologia

INV - Inverno

JOA - Joaquina-dourada

OUT - Outono

PCA - Análise de Componentes Principais

PBNF - Planície de Baixada do Norte Fluminense

PDB - Pee Dee Belemnite

PRI - Primavera

PUL - Pulga-da-praia

SC - Santa Clara

VER - Verão

VIF - Fator de Inflação da Variância

RESUMO

Praias arenosas são ambientes fisicamente severos e relativamente homogêneos, onde as condições físicas locais geralmente governam os padrões ecológicos espaciais. As interações ecológicas, por sua vez, são frequentemente consideradas negligenciáveis, um paradigma que tem sido pouco testado cientificamente. A natureza aberta das praias teoricamente favorece a predação como fator controlador da dinâmica das populações, pelo menos temporalmente. O objetivo deste estudo é verificar se populações de potenciais predadores e presas com atividade superficial são reguladas por relações consumidor-recurso em praias do Norte do estado do Rio de Janeiro. O estudo foca em quatro espécies: dois predadores (caranguejo-fantasma *Ocypode quadrata* e besouro-tigre *Cylindera nivea*) e duas potenciais presas (pulga-da-praia *Atlantorchestoidea brasiliensis* e joaninha-dourada *Phaleria testacea*). A densidade das populações foi monitorada mensalmente em três praias pouco urbanizadas com diferentes morfodinâmicas: Farol de São Tomé (intermediária-refletiva), Grussaí (intermediária) e Santa Clara (intermediária-dissipativa). Os ciclos populacionais foram avaliados usando estatística circular e os efeitos de variáveis físicas foram testados utilizando regressões múltiplas. A possível regulação recíproca das populações das quatro espécies-alvo pelas relações consumidor-recurso foi testada pelo modelo predador-presa mais simples de "Lotka-Volterra". A relação trófica entre as populações foi avaliada por meio de análises de isótopos estáveis ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$). Os resultados do estudo revelam que variáveis físicas nem sempre explicaram a variação na abundância das espécies ao longo do tempo, apresentando possíveis efeitos na atividade superficial. As assinaturas de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ confirmaram parte das relações de consumo entre as espécies e destacaram amplitude de nicho local-específica. Observou-se pelos modelos de "Lotka-Volterra" que parte considerável da variação na abundância das espécies em todas as praias foi explicada por efeitos recíprocos ou descendentes (*top down*) das relações entre predadores e presas. Isso desafia o paradigma de controle exclusivamente físico das populações de praias arenosas. Assim, a conservação das praias deve ser pensada de forma holística, considerando as possíveis relações de interdependência entre as espécies. Este estudo fornece uma nova abordagem de pesquisas para explorar o papel das interações ecológicas na regulação de padrões ecológicos em diferentes escalas espaciais e temporais em praias arenosas.

Palavras-chave: Interação Ecológica; Consumidor-Recurso; Cascata Trófica; Dinâmica de Populações; Manejo e Conservação; Invertebrados

ABSTRACT

Sandy beaches are physically harsh and relatively homogeneous environments, where local physical conditions generally govern spatial ecological patterns. Ecological interactions, in turn, are often considered negligible, a paradigm that has been little tested scientifically. The open nature of beaches theoretically favors predation as a controlling factor of population dynamics, at least temporarily. The objective of this study is to verify whether populations of potential predators and prey with surface activity are regulated by consumer-resource relationships on beaches in the northern part of the state of Rio de Janeiro. The study focuses on four species: two predators (the ghost crab *Ocypode quadrata* and the tiger beetle *Cylindera nivea*) and two potential prey (the sandhopper *Atlantorchestoidea brasiliensis* and the golden ladybug *Phaleria testacea*). Population density was monitored monthly on three minimally urbanized beaches with different morphodynamics: Farol de São Tomé (intermediate-reflective), Grussaí (intermediate), and Santa Clara (intermediate-dissipative). Population cycles were assessed using circular statistics, and the effects of physical variables were tested using multiple regressions. The possible reciprocal regulation of the populations of the four target species by consumer-resource relationships was tested using the simplest “Lotka-Volterra” predator-prey model. The trophic relationship between the populations was evaluated through stable isotope analyses ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$). The study results reveal that physical variables did not always explain the variation in species abundance over time, suggesting possible effects on surface activity. The $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures confirmed part of the consumption relationships between the species and highlighted niche breadth specific to local environments. According to the “Lotka-Volterra” models, a considerable part of the variation in species abundance on all beaches was explained by reciprocal or top-down effects of predator-prey relationships. This challenges the paradigm of exclusively physical control of populations on sandy beaches. Thus, beach conservation should be approached holistically, considering the possible interdependence between species. This study provides a new research approach to exploring the role of ecological interactions in regulating ecological patterns at different spatial and temporal scales on sandy beaches.

Keywords: Ecological Interaction; Consumer-Resource; Trophic Cascade; Population Dynamics; Management and Conservation; Invertebrates

1. INTRODUÇÃO

1.1. PRAIAS ARENOSAS

Praias arenosas são típicos ecótonos posicionados entre ambientes aquáticos e terrestres, com predominância de areia enquanto fração depositante no sedimento inconsolidado. A severidade ambiental e a variação de atributos do nicho físico das espécies fazem das praias ecossistemas únicos (Gonçalves e Ferreira, 2021). A variabilidade das condições físicas no gradiente continente-oceano é praticamente a única fonte de heterogeneidade em fina escala. Esse gradiente físico permite subdividir as praias arenosas em zonas que compõem a zona litoral ativa (ZLA). O supralitoral representa a zona permanentemente emersa, o entremarés alterna períodos de imersão e emersão durante os ciclos de marés e a zona de surfe permanece sempre imersa. Cada uma dessas zonas possui uma comunidade discreta composta por espécies transitórias e residentes (Mclachlan e Defeo, 2017; McLachlan e Erasmus, 1983).

Fatores geomorfológicos controlam a dinâmica física e biológica das praias arenosas. A interação entre componentes físicos como regime de marés, ação de ondas, posição geográfica, tamanho dos grãos do sedimento e inclinação praial produz diferentes tipos morfodinâmicos. Praias arenosas de micromarés (amplitude de marés ≤ 2 m) podem ser classificadas em dissipativas (praias com zona de surfe extensa, sedimento fino e inclinação sutil), refletivas (praias com zona de surfe estreita, sedimento grosseiro e inclinação acentuada) e intermediárias (características mistas entre os dois outros extremos morfodinâmicos) (Masselink e Kroon, 2009; Mclachlan e Defeo, 2017).

Em contextos naturais, as comunidades de praias arenosas seguem um padrão espacial bem definido, aumentando em riqueza em praias com menor severidade física. Assim, praias dissipativas, em geral, possuem maior riqueza do que praia refletivas (Corte *et al.*, 2014; McLachlan e Dorvlo, 2005). Desse modo, variáveis físicas que refletem a morfodinâmica das praias, como tamanho médio do grão e inclinação praial, atuam como principais preditores do tamanho corporal dos indivíduos, densidade das populações e dos descritores das comunidades (Mclachlan e Defeo, 2017; McLachlan e Dorvlo, 2005). As interações ecológicas não são consideradas processos decisivos na estruturação dos sistemas ecológicos das praias arenosas, sendo ofuscadas pelo forte filtro abiótico (Mclachlan e Defeo, 2017; Raffaelli e Hawkins, 1996).

Somado aos fatores físicos intensos, estressores antrópicos são comuns nas praias, por conta do seu potencial para atividades recreativas e extrativistas (Schlacher *et al.*, 2008). Modificações antrópicas são capazes de reduzir o interesse turístico e até extinguir espécies localmente, reduzindo o valor social e ecológico das praias (Costa e Zalmon, 2019c; Defeo *et al.*, 2021). A literatura atual no âmbito da ecologia de praias arenosas, de fato, tem priorizado entender os efeitos de estressores humanos nos sistemas ecológicos (Costa *et al.*, 2020). Entretanto, por conta da coocorrência de múltiplos estressores e dos seus impactos ecológicos sinérgicos, poucos estudos conseguem estabelecer as relações de causa e efeito e as consequências do detrimento de uma população para o restante da comunidade e para o funcionamento do ecossistema (Costa *et al.*, 2020). Ainda assim, inúmeros indicadores de condição em nível de organismo, população, comunidades e ecossistemas tem emergido (Costa *et al.*, 2020), aumentando a importância de estudos que compreendam as variações naturais dos sistemas ecológicos nas praias arenosas.

1.2. PARADIGMA DE CONTROLE FÍSICO

A ecologia de praias arenosas desenvolveu-se com a premissa de que a biodiversidade se organiza em comunidades individualistas (Gonçalves e Ferreira, 2021). Assim, os padrões de populações e comunidades resultam de respostas espécie-específicas a condições e recursos, mas não a interações interespecíficas e seus efeitos recíprocos. Esse é o esperado para comunidades de ambientes fisicamente controlados segundo a hipótese da autoecologia (HAE) (Noy-Meir, 1979). Portanto, hipóteses subsequentes tratam-se de ramificações e adaptações da HAE.

Um número limitado de espécies dispõe de mecanismos fisiológicos e morfológicos para habitar praias com maior severidade física. Por isso, segundo a hipótese da exclusão do varrido (HEV), espécies pouco tolerantes são excluídas gradativamente com o aumento da aspereza física do espraimento, que atinge o ápice nas praias refletivas (McLachlan *et al.*, 1993; McLachlan *et al.*, 1995). Ainda, segundo Brazeiro (2001), a exclusão gradativa de espécies decorre da resposta individual das espécies a combinações de fatores físicos diferentes, mas que covariam no gradiente morfodinâmico. Portanto, essa hipótese cunhada hipótese da severidade multicausal (HSM) pressupõe que as espécies possuem nichos físicos discretos, mas os efeitos do tipo de praias são similares entre elas por conta da covariação de variáveis físicas no gradiente morfodinâmico. Ambas as hipóteses, portanto, assumem que o padrão de menor número de espécies em praias refletivas comparado a praias dissipativas resulta da resposta individual das espécies aos filtros abióticos. Os mecanismos em nível do organismo que definem o nicho físico das espécies e determinam os padrões de comunidades, entretanto, permanecem pouco explorados.

Praias com maior severidade física exigem também maior gasto energético individual para a sobrevivência. Por isso, os indivíduos teoricamente despendem menos energia para a crescimento e reprodução, ocasionando o aumento na mortalidade e redução no tamanho corporal e na densidade das populações, segundo a hipótese da aspereza do habitat (HAH) (Defeo *et al.*, 2001; Defeo e Martínez, 2003). Essa hipótese é considerada válida apenas para espécies que vivem associadas ao espraimento. Para as espécies que vivem no supralitoral, a HAH é considerada controversa e não tem sido corroborada (Defeo e McLachlan, 2011). Defeo e Gomez (2005), propuseram a hipótese da segurança do habitat (HSH), que prediz que espécies supralitorais são mais abundantes e que os indivíduos têm maior tamanho corporal em praias refletivas, aonde a maior inclinação da berma forneceria proteção à inundação de espécies terrestres e semi-terrestres. Embora a HSH seja conceitualmente atrativa, poucos estudos corroboram essa conjectura mecanicista (Fanini *et al.*, 2009; Lucrezi, 2015).

Os paradigmas supracitados consideram comunidades e populações de praias sem interferência antrópica, o que não reflete a realidade de uma era cunhada Antropoceno (Ehlers e Krafft, 2006; Orlando *et al.*, 2021; Thomas, 2020). Estima-se que apenas 15% das áreas costeiras do mundo permanecem inalteradas por atividades humanas (Williams *et al.*, 2021). Portanto, os padrões ecológicos notoriamente sofrem interferência de estressores humanos. Recentemente, Costa *et al.* (2022) propôs uma adaptação da HAH e HSH, considerando que os impactos negativos da severidade natural do habitat na densidade das populações, conforme previsto pela HAH e HSH, são intensificados em praias urbanizadas. Esse padrão, ainda pouco explorado, cunhou a hipótese da severidade acumulada (HSA) (Costa *et al.*, 2022). Em sumário, HEV, HSM, HAH, HSH e HSA são as hipóteses que compõem o paradigma de controle físico dos sistemas ecológicos das praias de organismos a comunidades. Todas essas hipóteses explicam padrões espaciais em diferentes escalas (McLachlan e Erasmus, 1983; Statzner e Moss, 2004), enquanto padrões temporais ainda são pouco conhecidos, até pela escassez de estudos de longo prazo ou com elevada periodicidade (Costa *et al.*, 2020).

1.3. PADRÕES TEMPORAIS EM NÍVEL DE POPULAÇÃO

A maioria das espécies residentes de praias arenosas desenvolveu respostas comportamentais como hábitos fossoriais, ciclos circadianos e alta mobilidade para resistir as intempéries físicas das praias, incluindo o risco de dessecação e exposição constante ao sol (Mclachlan e Defeo, 2017; Raffaelli e Hawkins, 1996). Essas e outras variáveis físicas variam intra- e interanualmente, assim como a disponibilidade de recursos; sabe-se que a biodiversidade das praias é mantida principalmente por importes alóctones e erráticos de materiais orgânicos, o que justifica uma fauna composta por várias espécies depositívoras e necrófagas oportunistas (Raffaelli e Hawkins, 1996; Schlacher *et al.*, 2015). Portanto, somadas a fatores populacionais intrínsecos, variações nos fatores ecológicos supracitados regem padrões temporais na abundância das espécies.

As variações das condições físicas podem se dar a curto prazo (e.g. ciclos circadianos), como variações de marés e fotoperíodo, afetando toda a fauna residente quanto sua distribuição e atividade superficial (Brazeiro e Defeo, 1996). Em médio e longo prazo, fatores como temperatura, tempestades e ciclos de acreção e erosão induzem respostas individuais diretas (e.g. taxa metabólica e respiratória) ou indiretas por conta dos seus efeitos na performance individual e disponibilidade de recursos (e.g. floração fitoplanctônica e deposição de detritos arribados) (Colombini *et al.*, 2002; Mclachlan e Defeo, 2017). Em praias tropicais e subtropicais, as variações sazonais dos atributos populacionais são frequentemente associados aos períodos de chuva e tempestades (Mclachlan e Defeo, 2017; Venekey *et al.*, 2014). Em geral, observa-se picos de abundância de populações e meta-populações, muitas vezes considerados aleatórios ou atribuídos ao recrutamento mediado por mecanismos pré-assentamento larval (Caldas e De Almeida, 1993; Defeo e Cardoso, 2002; T. Schlacher, 2014).

Os sistemas ecológicos das praias arenosas, portanto, podem sofrer variações dos seus descritores, como riqueza, abundância e até mesmo nível trófico ao longo do tempo, devido à picos reprodutivos, variações naturais das forçantes físicas e disponibilidade sazonal de recursos, respectivamente (Bergamino *et al.*, 2011; Das Neves *et al.*, 2008; Veloso *et al.*, 1997). Parte dos padrões populacionais resulta de respostas em nível do indivíduo, como atividade superficial (Colombini *et al.*, 1996; Raffaelli e Hawkins, 1996). Esta pode sofrer alterações sazonais, graças a plasticidade fenotípica característica dos animais que habitam praias (Arueira *et al.*, 2022; Ghalambor *et al.*, 2007; Scapini *et al.*, 2019).

Paralelamente à sazonalidade de condições físicas e disponibilidade de recursos, os estressores antrópicos variam em intensidade dependendo principalmente das estações turísticas e de captura pesqueira (Kammler e Schernewski, 2004; Orlando *et al.*, 2021; Reyes-Martínez, Ruíz-Delgado, *et al.*, 2015). Assim, padrões ecológicos de indivíduos em ecossistemas de praias podem variar intra- e interanualmente em função de variáveis antrópicas (Veloso *et al.*, 1997). Por exemplo, observou-se variação temporal sincronizada entre os moluscos *Donax hanleyanus* (Philippi, 1847) e *Mesodesma mactroides* (Reeve, 1854) de acordo com o esforço de pesca na costa do Uruguai (DEFEO; ALAVA, 1995). Os autores observaram que a captura intensa de *M. mactroides* resulta em aumento na densidade de *D. hanleyanus*, sugerindo uma regulação recíproca das populações pela competição interespecífica.

Essa abordagem, entretanto, é rara, já que padrões temporais locais-específicos em praias arenosas, regidos por variáveis naturais e antrópicas, têm sido descritos para populações isoladas, seguindo as premissas da HAE. Assim, o papel das interações ecológicas, especialmente as relações consumidor-recurso, nessas variações temporais não tem sido alvo de investigações científicas. Isso é surpreendente, uma vez que a natureza homogênea da superfície das praias favorece, por exemplo, a predação como fator

controlador de padrões ecológicos em diferentes escalas espaciais e temporais, como acontece em outros ecossistemas marinhos.

1.4. INTERAÇÕES ECOLÓGICAS E REGULAÇÃO RECÍPROCA DAS POPULAÇÕES

Interações ecológicas afetam padrões da diversidade em diferentes escalas espaciais em diversos ecossistemas marinhos. A competição por espaço em costões rochosos é um dos exemplos clássicos de como as comunidades podem ser estruturadas por interações ecológicas. Espécies competitivamente superiores, mas menos resistentes a dessecação, habitam a zona inferior e espécies mais resistentes a dessecação, mas competitivamente inferiores, habitam regiões mais secas (Sommer e Worm, 2002). Em florestas submersas de macroalgas, a predação produz a liberação ecológica; o controle biológico de ouriços herbívoros por lontras marinhas predadoras evita o pastoreio excessivo e mantém assembleias de peixes diversas associadas as espécies-fundadoras de alga (VanBlaricom e Estes, 1988). Nesses ecossistemas complexos, encontram-se comumente consumidores-chave regulando padrões espaciais e temporais dos sistemas ecológicos (Paine, 1969). Finalmente, em ambientes marinhos pelágicos, a predação molda diversas respostas evolutivas e padrões de organismos, populações e comunidades (Verity e Smetacek, 1996); o mar pelágico é um ecossistema aberto e sem abrigos assim como praias arenosas.

Assume-se que condições físicas regulam os principais padrões ecológicos das praias, mas interações desarmônicas também têm sido reportadas, a despeito do seu papel regulatório. Sabe-se que padrões de dispersão no habitat e atributos comportamentais e morfológicos, por exemplo, podem ser afetados pela competição por recursos (Dugan *et al.*, 2004; Evans *et al.*, 1976; Gül e Griffen, 2018). Além da competição, a predação pode ser uma interação decisiva para os padrões ecológicos em praias arenosas. Predadores residentes como caranguejos-fantasma (Crustacea: Ocypodidae) podem deplecionar populações de presas em curto-prazo, produzindo um controle trófico descendente típico (Wolcott, 1978). Por outro lado, observa-se nas praias principalmente um controle trófico ascendente, quando a disponibilidade de presas regula a distribuição e abundância de predadores (Rangel *et al.*, 2021). Em geral, os estudos focam na predição da ocorrência e abundância de espécies transientes, como peixes e aves costeiras, a partir da abundância de elos de níveis tróficos interiores, como macroinvertebrados e detritos arribados (Anderson, 2001; Barbraud *et al.*, 2018; Dugan *et al.*, 2003).

Desvendar os fatores que controlam padrões e ciclos demográficos são imprescindíveis para compreensão da dinâmica das populações e funcionamento dos ecossistemas (Hixon *et al.*, 2012; Murdoch, 1969, 1994). Populações interespecíficas podem se regular reciprocamente (Turchin, 2003). Diversas respostas, incluindo o tamanho das populações, manifestam-se em sistemas regulados por relações consumidor-recurso. Um dos modelos mais tradicionais e que representa regulação recíproca entre populações de predadores e presas é o modelo “Lotka-Volterra”. Esse modelo se baseia em equações diferenciais que integram as taxas de variação na abundância de predadores e presas que se regulam reciprocamente ao longo do tempo.

O modelo “Lotka-Volterra” baseia-se no modelo de crescimento exponencial e na equação logística. Este é um modelo simples que prevê a regulação direta entre duas espécies, de modo que o crescimento de uma população é intimamente ligada a densidade da outra, a despeito de fatores extrínsecos (Berryman, 1992). Outros modelos mais complexos integram retardos de tempo, disponibilidade de presas alternativas e a eficiência de captura e fuga de predadores e presas. Esses modelos tentam representar as respostas funcionais que fogem do padrão esperado pelo modelo Lotka-Volterra clássico. Respostas

funcionais podem ser do Tipo I, que se assemelha ao modelo Lotka-Volterra; Tipo II, que prevê uma saturação por parte dos predadores ou consumo de recursos alimentares alternativos; e Tipo III, em que os predadores têm eficiência reduzida na captura de presas quando estas encontram-se em baixa densidade (Abrams, 2000; Ricklefs, 2010).

Em praias arenosas oceânicas, as interações consumidor-recurso conhecidas têm características em comum: são geralmente condicionadas e caracterizadas por relações generalistas e oportunistas, onde um amplo espectro de recursos compõem o nicho trófico das espécies. Em um ambiente instável e com imprevisibilidade de recursos, essa plasticidade alimentar se apresenta como uma possível resposta adaptativa (Gonçalves e Ferreira, 2021; McLachlan e Erasmus, 1983). Entretanto, a existência de poucas presas na superfície do sedimento e predadores residentes com área de forrageio limitada a um ambiente aberto em comum podem condicionar regulações populacionais recíprocas. Por outro lado, a ocorrência de eventos estocásticos e necrofagia facultativa de potenciais predadores podem mascarar o controle recíproco de populações de consumidores e recursos, produzindo respostas funcionais.

1.5. BIOLOGIA DAS ESPÉCIES-ALVO

As populações das praias arenosas são compostas principalmente por invertebrados como poliquetas, moluscos, crustáceos e insetos. Enquanto crustáceos, poliquetas e moluscos são macroinvertebrados dominantes na região entremarés, insetos e crustáceos terrestres e semi-terrestres dominam o supralitoral (Cheng, 2009; McLachlan e Defeo, 2017). Dentre os crustáceos e insetos, encontra-se espécies com diferentes atributos funcionais e nichos tróficos. Observa-se na costa brasileira algumas espécies predadoras, mesmo que facultativas, como besouros-tigre *Cylindera nivea* (Kirby, 1818) (Insecta: Cicindelidae) e o caranguejo-fantasma *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) (Crustacea: Ocypodidae) (D. Pearson e Cassola, 1992; Wolcott, 1978). O número limitado de presas em potencial com atividade na superfície do sedimento, como a pulga-da-praia *Atlantorchestoidea brasiliensis* (Dana, 1853) (Crustacea: Talitridae) e a joaninha-dourada *Phaleria testacea* (Say, 1824) (Insecta: Tenebrionidae) pode favorecer relações consumidor-recurso específicas (Barbosa e Castellanos, 2005).

Besouros-tigre (Insecta, Cicindelidae) são predadores e organismos bem estudados em diversos ecossistemas terrestres (Figura 1A). Esse grupo é conhecido por abranger espécies indicadoras de biodiversidade; sua presença geralmente correlaciona-se à ocorrência de outras espécies que possuem requerimentos aninhados de habitat, das suas presas e dos seus predadores (D. Pearson e Cassola, 1992). Ainda, besouros-tigre são considerados espécies indicadoras da integridade dos ecossistemas, já que são sensíveis à perturbações humanas (Costa e Zalmon, 2019c). Em praias arenosas, entretanto, os estudos com besouros-tigre são escassos. No Brasil, apenas Costa e Zalmon (2019) estudaram o besouro-tigre *C. nivea*, reportando que essa espécie é pouco abundante ou ausente em praias urbanas. Pouco se sabe sobre a história de vida de *C. nivea*. Espera-se que essa espécie tenha características similares a outros besouros-tigre que habitam praias arenosas em outros países, como uma expectativa de vida por volta de 1 a 2 anos, com a fase adulta podendo variar entre 1 ano e 2 meses (Allen e Acciavatti, 2002; Schlesinger e Novak, 2011) e uma dieta restrita, com uma única espécie de presa podendo representar 30% de sua dieta, como ocorre com a espécie congênica de praias do mar mediterrâneo (Colombini *et al.*, 2017). Vale ressaltar que as informações que existem sobre besouros tigre de praias vem de regiões

temperadas, onde existe um período de hibernação das larvas e ciclo de vida sazonal devido a estações bem-marcadas.

Pulgas-da-praia (Amphipoda: Talitridae) são macroinvertebrados geralmente dominantes na superfície das praias oceânicas (Colombini e Chelazzi, 2003; Mclachlan e Defeo, 2017). Populações de pulgas-da-praia (Figura 1B) são suscetíveis a variações das condições naturais e impactos antrópicos, podendo até desaparecer em praias urbanas durante a alta temporada turística (Fanini *et al.*, 2005). Todo o ciclo de vida das espécies de pulgas-da-praia ocorre no sedimento; por serem animais semiterrestres, elas dependem de ambientes úmidos, dada a carência de mecanismos fisiológicos para evitar desidratação (Scapini *et al.*, 1995; Scapini e Ottaviano, 2010). Uma das espécies com distribuição na costa brasileira é *Atlantochestoidea brasiliensis*, que possui expectativa de vida por volta de 1 ano e com reprodução contínua, de acordo com estudos populacionais realizados no Brasil (Pennafirme e Soares-Gomes, 2022). Pulgas-da-praia são importantes presas de invertebrados, peixes e aves costeiras (Colombini *et al.*, 2011; Mclachlan e Defeo, 2017; Reyes-Martínez, Lercari, *et al.*, 2015).

Caranguejos-fantasma (Crustacea: Ocypodidae), também conhecidos como espera-maré, grauçá e maria-farinha (Figura 1C), são consumidores generalistas e oportunistas, com preferência por alimentos mais calóricos e de origem animal (Arueira *et al.*, 2022; L. R. Harris *et al.*, 2019). Possuem hábitos noturnos e recrutamento larval oceânico, permitindo o fluxo gênico entre populações e sustentando-as, mesmo que em baixa densidade (~0,02 tocas por m²), em ambientes antropizados (Barboza *et al.*, 2021; Lucrezi e Schlacher, 2014; Peña-Toribio *et al.*, 2017). Uma característica marcante dos caranguejos-fantasmas é a construção de tocas no supralitoral (Lucrezi e Schlacher, 2014; Tiralongo *et al.*, 2020). As tocas podem diferir entre si em sua arquitetura (e.g. tocas em forma de “Y” e “J”) e sofrer influência de fatores físicos como a compactação do solo (Gül e Griffen, 2018; Lucrezi e Schlacher, 2010). No Brasil, estima-se que o caranguejo-fantasma *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) tenha expectativa de vida de 2 a 3 anos (ALBERTO e FONTOURA, 1999; Haley, 1972; Lucrezi e Schlacher, 2014). Seu período reprodutivo é contínuo e suas larvas podem permanecer no plâncton de 1 a 3 meses (Lucrezi e Schlacher, 2014). O caranguejo-fantasma tem sido considerado uma espécie guarda-chuva; populações densas são encontradas em praias com dunas e vegetação costeira preservadas, beneficiando múltiplas espécies coexistentes (Barboza *et al.*, 2021; Costa e Zalmon, 2021).

Joaninhas-douradas (Insecta: Tenebrionidae) são besouros coleópteros com hábitos noturnos e diurnos e distribuição próxima à linha da maré alta (Caldas e De Almeida, 1993; Siqueira *et al.*, 2021). Diferentes espécies dessa família possuem sensibilidade à estressores humanos, o que pode lhes conceder um potencial indicador ainda pouco explorado (González *et al.*, 2014). Joaninhas-douradas desempenham papel fundamental na veiculação de energia nos ecossistemas costeiros, se alimentando de detritos arribados e sendo presas para aves e outros vertebrados e invertebrados que se alimentam em depósitos de detritos (Dugan *et al.*, 2003; Laurino *et al.*, 2023; McLachlan e Erasmus, 1983). Informações sobre a história de vida de *P. testacea* (Figura 1D), com ampla distribuição na costa brasileira, são escassas, mas estima-se que a espécie apresenta reprodução contínua e ciclos de vida de pelo menos 2 anos (Caldas e De Almeida, 1993), o que é esperado para besouros tenébrios (Crowson, 1981).

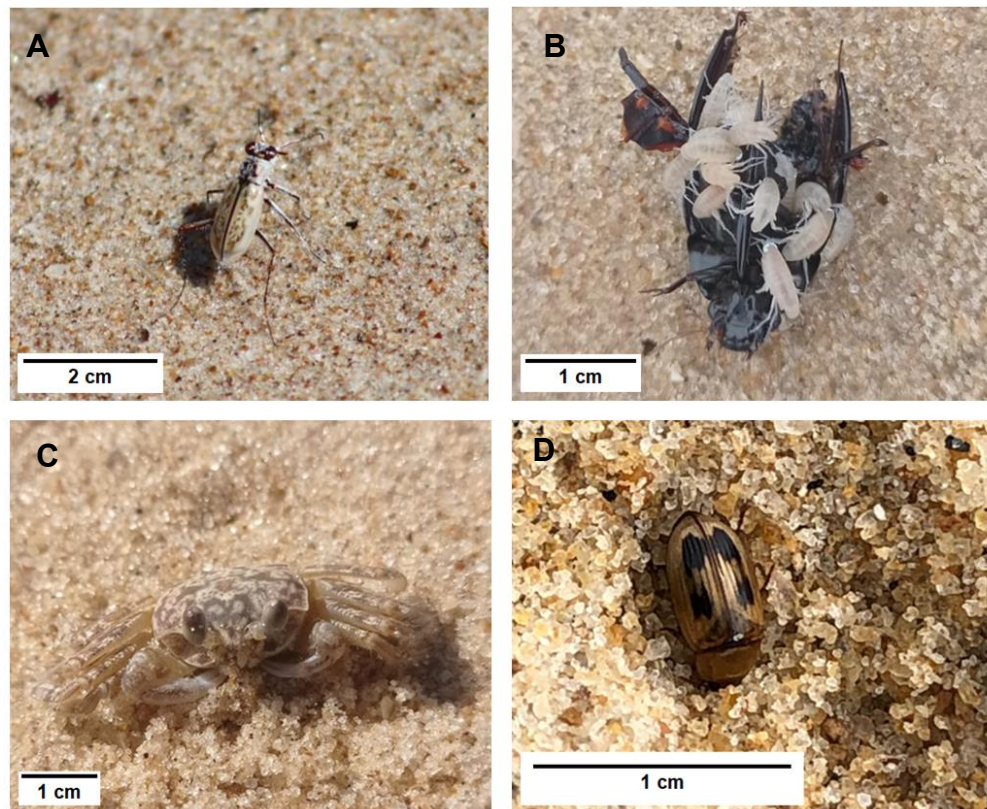


Figura 1. A – Besouro-tigre (*Cylindera nivea*); B – Pulgas-da-praia (*Atlantorchestoidea brasiliensis*) se alimentando de uma carcaça de inseto depositada na linha da maré alta; C – caranguejo-fantasma (*Ocypode quadrata*) juvenil se camuflando na areia; D – Joaninha-dourada (*Phaleria testacea*) escavando o sedimento.

1.6. ISÓTOPOS ESTÁVEIS

As assinaturas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ da biota residente de praias arenosas podem variar espacialmente e ao longo do tempo (Bergamino *et al.*, 2011). Em praias dissipativas, o subsídio fitoplactônico e o aporte de detritos orgânicos marinhos e terrestres garantem o funcionamento trófico do ecossistema e a diversidade de recursos alimentares. Como a contribuição dessas fontes de matéria orgânica varia de acordo com a morfodinâmica, tem-se observado diferenças em $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ de animais de praias entre praias dissipativas e refletivas (Defeo e McLachlan, 2005; Duffy *et al.*, 2007; Lercari *et al.*, 2010). Além disso, o aporte alóctone de matéria orgânica pode variar ao longo do ano, bem como a abundância das espécies residentes em praias (potenciais presas), o que justifica uma variação sazonal das assinaturas isotópicas (Bergamino *et al.*, 2011; McLachlan e Defeo, 2017; Ocaña *et al.*, 2023).

O caranguejo-fantasma assimila principalmente invertebrados da zona entremarés em seus tecidos, justificando a importância dessas presas na sua dieta (Tewfik *et al.*, 2016; Wolcott, 1978). Entretanto, por se tratar de um predador generalista e oportunista, múltiplas fontes de recursos alimentares são exploradas por esse crustáceo (Gül e Griffen, 2020; Morrow *et al.*, 2014; Rae *et al.*, 2019). Tais fontes também variam intra- e internualmente, tornando a assinatura isotópica de caranguejos-fantasmas variável ao longo do tempo e dependente da abundância de suas presas (TEWFIK *et al.* 2016). A disponibilidade de recursos e a qualidade da dieta influenciam diretamente nas assinaturas, especialmente quando são afetados pela pressão humana (Gül e Griffen, 2020).

Pouco se sabe sobre os padrões de assinaturas isotópicas de besouros-tigre que habitam praias arenosas. Espera-se que, assim como os grupos de outros ecossistemas, incluindo matas, dunas e lagos salinos, os besouros-tigre de praias também apresentem posições tróficas relativamente altas dentro da teia trófica, visto que o grupo Cincidelidae é formado por insetos carnívoros visuais com alta mobilidade (Bennett e Hobson, 2009; Lyubechanskii *et al.*, 2015; D. L. Pearson, 1988). Besouros-tigre podem apresentar dietas bem restritas, com presas específicas podendo corresponder a mais de 50% de sua dieta em sistemas costeiros (Colombini *et al.*, 2017).

Pulgas-da-praia são invertebrados detritívoros e carniceiros, assumindo posições tróficas que variam desde consumidor primário até próxima ao topo da teia trófica, dependendo da disponibilidade sazonal ou errática de carcaças de predadores (Adin e Riera, 2003; Bergamino *et al.*, 2011). A assinatura de pulgas-da-praia varia em função de sua dieta, que pode ser composta por algas, carcaças ou outras materiais arribados, possuindo um amplo espectro alimentar (Bergamino *et al.*, 2011; Veloso *et al.*, 2012). Recentemente, Rae *et al.* (2019) encontraram $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ similares entres pulgas-da-praia e caranguejos-fantasma na Austrália, sugerindo uma relação consumidor-recurso específica ou compartilhamento de recursos alimentares.

Joaninhas-dourada são coleópteros que possuem como principal fonte de recursos materiais provenientes do mar, assumindo posições intermediárias na teia trófica (Colombini *et al.*, 2011). Sua posição trófica, entretanto, pode variar, podendo ocupar diferentes níveis de acordo com os recursos disponíveis em materiais arribados, onde procuram proteção e alimento (Rossi *et al.*, 2010). As joaninhas-dourada também são presas importantes para predadores de nível trófico maior, como aves, caranguejos-fantasma, aranhas e insetos (Colombini *et al.*, 2009).

1.7. JUSTIFICATIVA E ORIGINALIDADE

A pressão de consumo de presas por populações de predadores pode deplecionar populações de presas em interações específicas em ambientes homogêneos como as praias (Barbosa e Castellanos, 2005; Gotceitas e Colgan, 1989). Variações sazonais na abundância de presas regidas por fatores físicos e antrópicos também podem causar flutuações nas populações dos consumidores de topo (Bazzi *et al.*, 2021; Tilman, 1986; Ylönen, 1994). Até o presente, apenas relações unilaterais, incluindo controle trófico ascendente e descendente, foram testadas, quase sempre envolvendo predadores transitórios como peixes e aves (Dugan *et al.*, 2003; Van Tomme *et al.*, 2014). A regulação recíproca das populações residentes, como prevê modelos clássicos consumidor-recurso, nunca foi testada cientificamente em praias arenosas. Sua comprovação pode desafiar o paradigma de controle exclusivamente físico dos sistemas ecológicos e os critérios utilizados na seleção de áreas e ações prioritárias para o manejo e conservação das praias arenosas (Harris *et al.*, 2014). Também existe uma grande necessidade de compreender as dinâmicas de dependência trófica em praias, especialmente para besouros-tigre. Com a ferramenta de isótopos estáveis, é possível estabelecer as ligações de assimilação de recursos pelos predadores (DeNiro e Epstein, 1978) e desta forma também sanar essa carência.

A maior parte dos estudos que apoiam o paradigma de controle físico da biodiversidade das praias contempla variabilidade apenas espacial das métricas biológicas e físicas. Assim, notoriamente, medidas que representam a variabilidade morfodinâmica das praias, como ação de ondas, clima de espraiamento, granulometria e inclinação, atuam como fortes preditores das variáveis biológicas em nível de população e comunidade. Por outro lado, a variação temporal e os fatores regulatórios dos padrões intra-anuais são pouco conhecidos, incluindo interações ecológicas. Apenas mudanças em padrões de distribuição em fina escala têm sido

reportadas como possível resultado das interações ecológicas interespecíficas (Dugan *et al.*, 2003; Gül e Griffen, 2020). Portanto, esta é a primeira tentativa de testar regulação recíproca entre populações de predadores e presas em praias arenosas.

Esse estudo também direciona esforços para espécies pouco estudadas. Besouros-tigre, por exemplo, representam um grupo com espécies ameaçadas em diversos biomas em diferentes partes do mundo (Allen e Acciavatti, 2002; Arnold e Knisley, 2018; Berglind, 2003), tornando a compreensão de seus requisitos de nicho uma demanda urgente. Estabelecer as relações de interdependência e expandir o conhecimento científico da biologia básica das espécies são fundamentais para a conservação da biodiversidade.

Ressalta-se que as espécies supracitadas são potenciais indicadoras da integridade das praias (Costa *et al.*, 2020; Costa e Zalmon, 2019c), aumentando a demanda por estudos sobre a influência de fatores bióticos e abióticos nas populações, a fim de evitar efeitos de variáveis de confusão em avaliações de impacto (Caro, 2010; Zacharias e Roff, 2001).

2. OBJETIVO GERAL

O objetivo do presente estudo é verificar se a abundância de populações de invertebrados de praias arenosas varia reciprocamente como esperado em relações consumidor-recurso suficientemente específicas.

2.1. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Determinar as relações entre predadores e potenciais presas;
- Compreender as variáveis que influenciam a abundância de quatro espécies ao longo do tempo em praias distintas morfodinamicamente
- Entender se possíveis efeitos ambientais sobrepõem à regulação das populações por relações consumidor-recurso.

3. HIPÓTESES

- A variação temporal na abundância das espécies é governada por variáveis físicas, não havendo regulação recíproca das populações por relações consumidor-recurso.
- Caso seja encontrada uma regulação recíproca, é esperado que ocorra somente com predador especialista.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1. ÁREA DE ESTUDO

O presente estudo foi conduzido em três praias arenosas pouco urbanizadas do norte do estado Rio de Janeiro (Figura 2). Todos os arcos praias se situam na Planície de Baixada do Norte Fluminense (PBNF). A PBNF se caracteriza por um domínio de Mata Atlântica, baixa elevação em relação ao nível do mar e clima tropical úmido com inverno seco (Mendonça *et al.*, 2012; Soffiati, 2013). A costa da PBNF se destaca pela marcante variação na dinâmica de erosão e acreção entre as diferentes praias (Muehe, 2006).

A praia de Santa Clara (21°30'S, 41°04'O) apresenta características predominantemente dissipativas; Grussaí (21°43'S, 41°1'O) apresenta características

predominantemente intermediárias; e Farol de São Thomé ($22^{\circ}1'S$, $41^{\circ}1'O$) apresenta características predominantemente refletivas (T. C. M. Almeida *et al.*, 2019). Todos os arcos praias são longos e ininterruptos (> 20 km), estão sob um regime de micromarés (<2 m de amplitude) e sofrem influência da pluma do rio Paraíba do Sul, canal das Flechas e do rio Itabapoana. A influência dos corpos hídricos varia sazonalmente de acordo com a sua vazão, que é maior nas temporadas chuvosas (outubro a maio), comparada às estações secas (junho a setembro) (Almeida *et al.*, 2007). Além da sazonalidade no período de chuvas, observa-se na região períodos com maior intensidade e frequência de tempestades e ressacas, incluindo principalmente os meses de maio a agosto (Machado *et al.*, 2016).

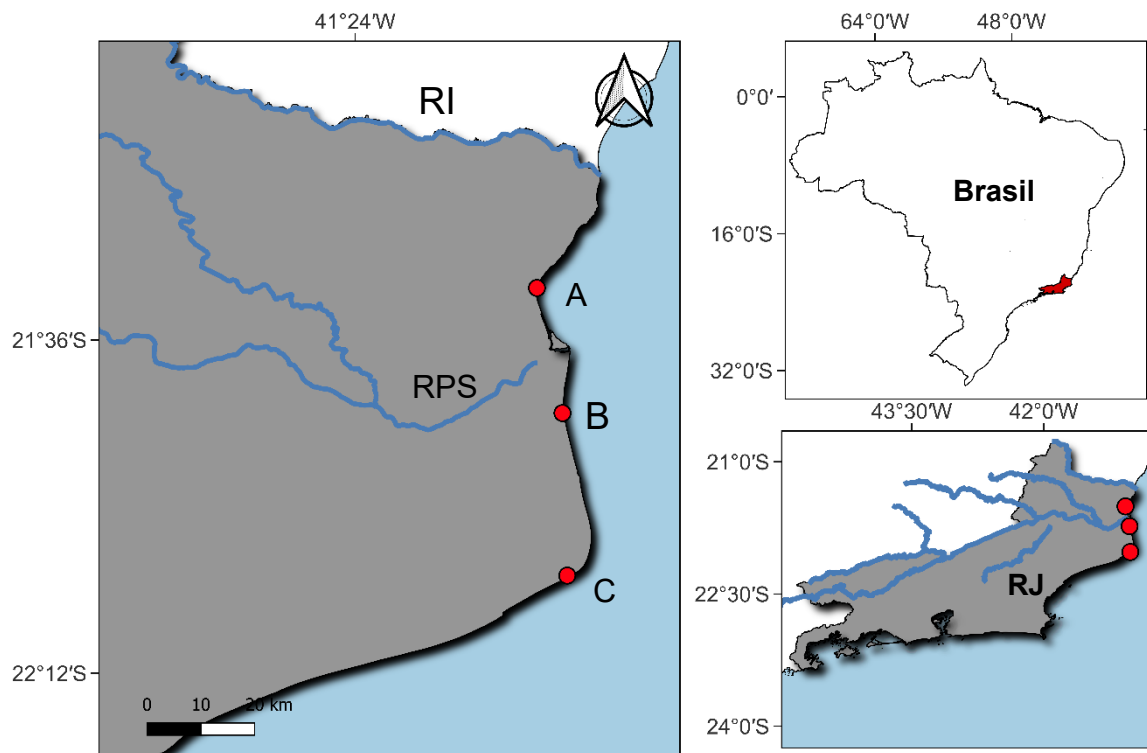


Figura 2. Mapa da área de estudo no norte do estado do Rio de Janeiro mostrando a localização dos arcos praias de Santa Clara (A), Grussaí (B) e Farol de São Tomé (C) e os rios Paraíba do Sul (RPS) e Itabapoana (RI).

4.2. AMOSTRAGEM DAS ESPÉCIES-ALVO

Amostragens mensais (janeiro de 2022 a junho de 2023) foram conduzidas para quantificação da abundância do besouro-tigre, da pulga-da-praia, do caranguejo-fantasma e da joaninha-dourada. No ano de 2022, 10 ou mais indivíduos de cada espécie foram coletados em intervalos de três meses, totalizando quatro coletas, para determinar a composição isotópica de ^{13}C e ^{15}N . As amostras foram acondicionadas em gelo e poucas horas depois levadas ao laboratório onde foram acondicionadas em temperatura $<0^{\circ}C$.

O besouro-tigre *C. nivea* foi contado visualmente na zona imediatamente acima do limite superior do espraimento em cinco transectos paralelos a linha d'água com 100 m de comprimento cada (Figura 3). Como a espécie voa em direção ao supralitoral conforme percorre-se o transecto, o risco de recontagem é negligenciável (Costa e Zalmon, 2019c). Para padronizar o censo visual, um mesmo pesquisador contabilizou os indivíduos em todas as campanhas amostrais. As contagens foram conduzidas entre 8:00 AM e 9:00 AM, em dias com temperatura $>25^{\circ}\text{C}$, condições que resultam em maior atividade superficial desse animal (Knisley *et al.*, 1998).

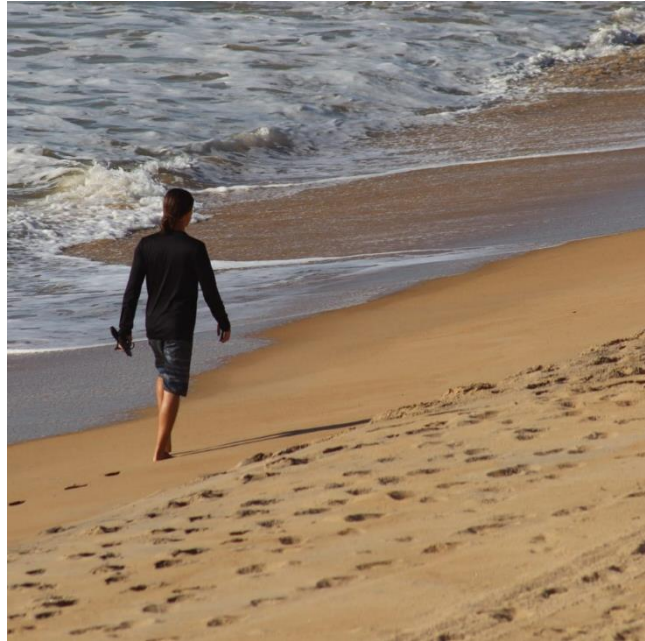


Figura 3. Contagem de besouro-tigre próxima a linha do espraimento.

Pulga-da-praia *A. brasiliensis* foi capturada em armadilhas de queda enterradas até a altura da superfície do sedimento e preenchidas até a metade com água do mar (Figura 4). Ao longo de três transectos perpendiculares à linha d'água (entre a linha da maré alta e ~ 1 m acima da linha de espraimento), 10 armadilhas foram dispostas equidistantemente, totalizando 30 armadilhas por campanha de coleta (Cardoso, 2002; Costa e Zalmon, 2019a). As armadilhas foram mantidas na areia por 3h e os indivíduos capturados foram contados e devolvidos com vida à praia (Costa e Zalmon, 2019a).



Figura 4. Armadilha de queda utilizada para captura de pulgas-da-praia.

A abundância do caranguejo-fantasma *O. quadrata* foi estimada por meio da contagem de tocas entre 6:00 AM e 10:00 AM (Figura 5). Somente tocas abertas e com sinal de atividade recente (marcas de quelípodos e areia revolvida) forma consideradas (C. A. G. de Oliveira *et al.*, 2016). A contagem de tocas ocorreu ao longo de cinco transectos perpendiculares à linha d'água com 3 m de largura e comprimento seguindo a distância entre a linha de espraimento e a borda da vegetação de restinga (Costa e Zalmon, 2019b; T. A. Schlacher *et al.*, 2013).



Figura 5. Toca de *Ocypode quadrata* contada dentro dos transectos para estimar abundância local.

A abundância da joaninha-dourada *P. testacea* foi estimada pela contagem dos indivíduos associados a detritos arribados na areia da praia (Figura 6B) entre 6:00 AM e 9:00 AM. Os detritos foram minuciosamente revolvidos e os indivíduos contados em 25 áreas de 0,6 x 0,6 m, distribuídas em cinco áreas próximas aos cinco transectos de contagem do caranguejo-fantasma (Caldas e De Almeida, 1993). O tempo de inspeção em cada quadrado variou dependendo da densidade dos detritos e, por isso, anotou-se o tempo gasto em cada amostra.

4.3. POTENCIAIS VARIÁVEIS PREDITORAS

Os valores médios mensais e diários de precipitação, pressão atmosférica, radiação solar, temperatura, umidade, velocidade de rajada do vento e velocidade do vento foram obtidas no site do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET). Os dados utilizados foram compilados das estações A607 e A620. Além das variáveis mensais e diárias, a precipitação de 5, 10 e 15 dias antes de cada amostragem foi considerada nas análises. A inclinação em cinco partes da praia (limite do espriamento, zona de retenção, berma, supralitoral e restinga) foi medida com auxílio de um inclinômetro digital (OEM - JIG-RT001). Cada um dos quadrados de PVC utilizados na contagem da joaninha-dourada foi fotografado para estimar, posteriormente, o percentual de cobertura de detritos arribados na linha de maré alta de sizígia (Figura 7A), utilizando o programa ImageJ (Abràmoff *et al.*, 2004; Schneider *et al.*, 2012).

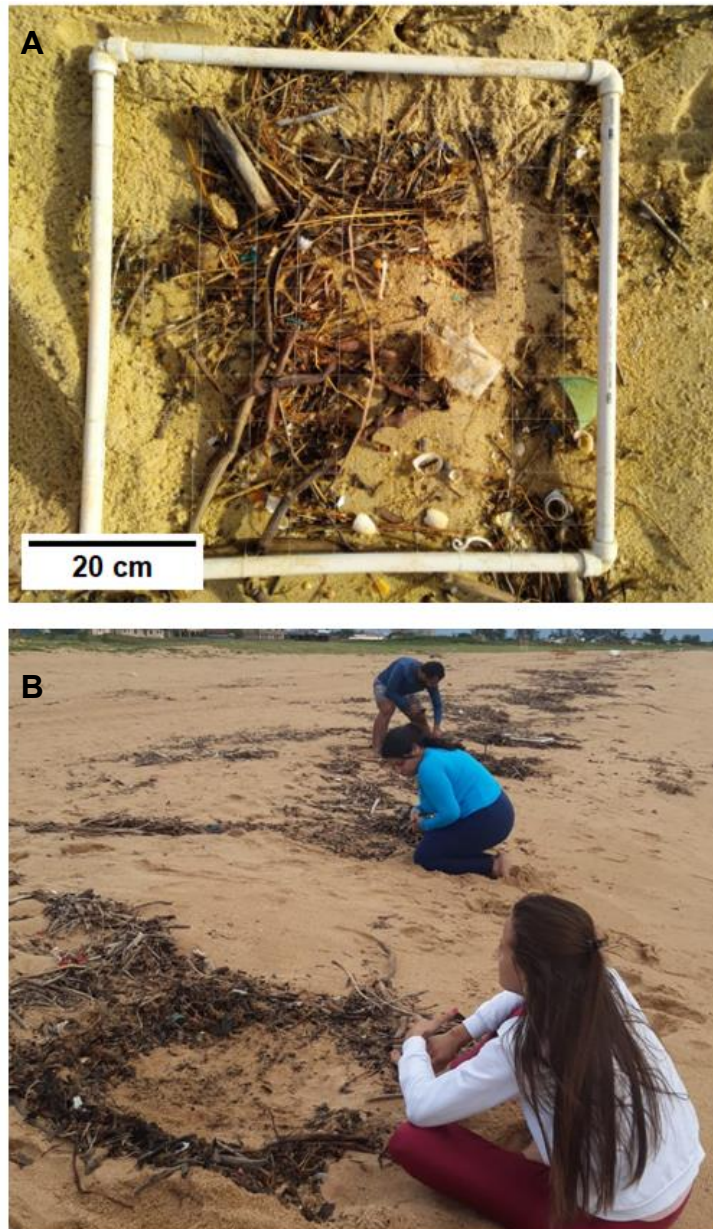


Figura 6. A – Quadrado de PVC utilizado para estimar cobertura de detritos e contagem de joaninhas-dourada. B – Grupo de pesquisa buscando por joaninhas-dourada após delimitação das unidades amostrais.

4.4. ANÁLISE DE ISÓTOPOS ESTÁVEIS – $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$

O tecido muscular do caranguejo-fantasma *O. quadrata* foi retirado de seus pereópodes para as análises isotópicas, enquanto para as demais espécies, o corpo inteiro foi utilizado devido a massa reduzida. As amostras de joaninha-dourada e pulga-da-praia foram analisadas como amostras compostas. Todo o material foi limpo com água Mili-Q para retirar possíveis contaminantes (e.g. grãos de areia) e posteriormente liofilizado (L101, Liotop). De 0,46 a 0,56 mg de músculo ou de indivíduos inteiros secos foram pesados em balança semi-analítica (0,001 mg) e utilizados para determinação elementar e isotópica. A determinação elementar e isotópica de carbono (^{13}C) e nitrogênio (^{15}N) foi realizada através de um analisador elementar (Flash 2000) com interface CONFLO IV acoplado a um espectrômetro de massa Delta V Advantage (Thermo Scientific, Alemanha). Os teores de carbono e nitrogênio elementares foram expressos como elementos percentuais (%), enquanto as

razões isotópicas de carbono e nitrogênio foram expressas em notação δ em ‰ em relação a Vienna *Pee Dee Belemnite* (VPDB) e nitrogênio atmosférico, respectivamente, e foram calculados usando a seguinte equação:

$$\delta = (R_{\text{amostra}}/R_{\text{padrão}}) \times 10^3,$$

onde $\delta = \delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ e $R = \delta^{13}\text{C}:\delta^{12}\text{C}$ ou $\delta^{15}\text{N}:\delta^{14}\text{N}$. O controle analítico foi realizado a cada 10 amostras utilizando padrões isotópicos certificados (Padrão de Proteína de Microanálise Elementar OAS: $46,5 \pm 0,78\%$ para C; $13,32 \pm 0,40\%$ para N; $-26,98 \pm 0,13\%$ para $\delta^{13}\text{C}$; $+5,94 \pm 0,08\%$ para $\delta^{15}\text{N}$). Devido as amostras possuírem razão C:N superiores a 3,5, um fator de correção foi aplicado aplicado para $\delta^{13}\text{C}$ ($\delta^{13}\text{C}_{\text{LE}} = 0,967 \times \delta^{13}\text{C}_{\text{bulk}} + 0,861$) (Logan *et al.*, 2008). O material foi processado e analisado utilizando a infraestrutura do Laboratório de Ciências Ambientais da UENF.

5. ANÁLISE DOS DADOS

Modelos circulares foram utilizados para comparar e descrever os ciclos de abundância anuais de cada espécie (besouro-tigre, caranguejo-fantasma, pulga-da-praia e joaninha-dourada) em cada praia. Para testar se a abundância se mantém uniforme ao longo do tempo, o teste de Hermans–Rasson foi conduzido com 999 permutações, devido a possibilidade de ciclos com múltiplos picos de abundância (Landler *et al.*, 2019). O teste Watson foi realizado para verificar se os ciclos apresentam distribuição equivalente a distribuição normal, aqui chamada de Von-Mises (Mardia e Jupp, 2000; Pewsey *et al.*, 2013). O teste de Wallraff foi realizado para comparar a abundância de cada mês em relação ao “mês médio” (vetor médio), para averiguar se as espécies apresentam o mesmo padrão de variação temporal da abundância entre as diferentes praias. Para tanto, analisou-se as distâncias angulares das abundâncias em relação ao vetor médio entre as praias amostradas. Finalmente, o teste paramétrico de Watson-Wheeler foi realizado para comparar os ciclos populacionais de invertebrados em diferentes praias em relação a homogeneidade (Jammalamadaka, S. Rao and SenGupta, 2001; Sangbakembi-Ngounou *et al.*, 2022). A praia de Santa Clara foi descartada ao comparar os ciclos anuais de besouro-tigre, devido ao baixo número de observações.- O pacote “circular” (AGOSTINELLI e LUND, 2023) foi utilizado para analisar os momentos trigonométricos e realizar os testes de: Rayleigh para uniformidade, Watson, Wallraff, U^2 de Watson e Watson-Wheeler. O pacote “CircMLE” (FITAK e JOHNSEN, 2017; LANDLER *et al.*, 2019) foi utilizado para realizar o teste Hermans-Rasson.

Para averiguar a potencial influência de variáveis abióticas nos ciclos populacionais, regressões múltiplas foram realizadas incluindo a abundância média das espécies por mês como variável resposta e os valores médios diários e mensais da temperatura, radiação solar, umidade, altura de onda velocidade da rajada de vento, velocidade do vento, pressão atmosférica e precipitação como possíveis variáveis preditoras. Além das variáveis supracitadas, as variáveis coletadas durante a campanha amostral (inclinação média da praia, cobertura de detritos e inclinação da berma) foram incluídas, bem como a precipitação dos 5, 10 e 15 dias que antecederam cada campanha amostral. A estrutura de covariação entre as variáveis preditoras foi analisada previamente como uma análise de correlação de Pearson (Anexo 1) e uma Análise de Componentes Principais (PCA, Anexo 2) em cada praia. Variáveis com efeitos biológicos conhecidos nas espécies foram prioritariamente mantidas no processo inicial de exclusão de variáveis correlacionadas ($R^2 > 0,4$; $p < 0,05$) (HALINSKI e FELDT, 1970).

Modelos de regressão múltipla foram ajustados para testar os efeitos das variáveis preditoras na abundância das espécies em cada uma das três praias. A colinearidade dos modelos foi controlada utilizando o fator de inflação da variância (VIF), onde variáveis com

valores de VIF superiores a 3 foram excluídas do modelo. O Critério de Informação de Akaike (AIC) foi utilizado para selecionar a combinação mais parcimoniosa de preditores, selecionando-se os modelos com menor valor de AIC (Anexo 3). O pacote “car” (FOX e WEISBERG, 2019) foi utilizado para realizar o teste VIF. O pacote “MuMIn” (BARTÓN, 2023) foi utilizado para realizar a seleção dos modelos mais parcimoniosos por AIC.

Além dos modelos circulares para testar se a variação na abundância das espécies-alvo apresenta sazonalidade em cada uma das praias, o modelo predador-presa proposto por Lotka-Volterra foi utilizado para testar se os ciclos populacionais dos predadores e presas são regulados reciprocamente por relações consumidor-recurso, como segue a equação (Berryman, 1992; Ricklefs, 2010).

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x - \beta xy$$

$$\frac{dy}{dt} = -\gamma y + \delta xy$$

Onde α = taxa de crescimento da população de presas; β = taxa de predação; γ = taxa de mortalidade dos predadores; δ = taxa de incremento da população de predadores; x = população de presas; y = população de predadores.

Os modelos de variação esperada da densidade das espécies para uma regulação recíproca entre predadores e presas foram ajustados utilizando parâmetros otimizados dentro dos limites da família de equações Lotka-Volterra, devido a: 1- Escassez de dados da literatura; 2- Os parâmetros são local e espécie específicos; 3- Os parâmetros não são facilmente amostrados em ecossistemas severos como praias arenosas; 4- Ensaios laboratoriais não seriam enviesados pela ausência da complexidade do ecossistema. O ajuste do modelo foi feito no programa MATLAB (MATLAB, 2022). Para ajustar esses modelos teóricos, utilizou-se, quando possível, valores dentro dos limites biológicos das espécies. Os valores esperados de densidade das populações de presas e predadores previstos pelo modelo de Lotka-Volterra foram comparados aos valores observados utilizando o teste de Komolgorov-Smirnov em um nível de 95% de confiança. O teste pode indicar relações recíprocas ($p_{\text{predadores}} < 0,05$; $p_{\text{presas}} < 0,05$), *top-down* ($p_{\text{predadores}} > 0,05$; $p_{\text{presas}} < 0,05$) e *bottom-up* ($p_{\text{predadores}} < 0,05$; $p_{\text{presas}} > 0,05$). Modelos em equilíbrio, mas que tendem a extinção foram descartados, assumindo uma estabilidade na dinâmica das populações.

O nicho isotópico das espécies foi calculado a partir do pacote SIBER (Jackson *et al.*, 2011). As métricas de nicho isotópico (Layman *et al.*, 2007) que relacionam as características do espaço isotópico ocupado por cada espécie também foi calculado a partir do SIBER, como segue: (1) AN - amplitude de $\delta^{15}\text{N}$; (2) AC amplitude de $\delta^{13}\text{C}$; (3) AT - área total do nicho isotópico; (4) AEP – área da elipse padrão. As análises de métricas de nicho isotópico foram conduzidas com intervalo de confiança de 50% para joaninha-dourada e pulga-da-praia, devido ao baixo número de amostras.

Todas as análises foram conduzidas no ambiente R (versão 4.3.2) através do programa RStudio (R core Team, 2023). Os pacotes não citados para as análises foram pacotes nativos provenientes do R core Team.

6. RESULTADOS

6.1. VARIÁVEIS ABIÓTICAS

A temperatura do dia correlacionou-se positivamente com a temperatura mensal ($r = 0,83$, $p < 0,001$) e cobertura de detritos ($r = 0,51$, $p < 0,001$), e negativamente com pressão atmosférica do dia ($r = 0,51$, $p < 0,001$) e pressão atmosférica do mês ($r = 0,67$, $p < 0,001$). A pressão atmosférica do dia correlacionou-se positivamente com a pressão atmosférica do mês ($r = 0,58$, $p < 0,001$) e negativamente com a precipitação de 15 ($r = 0,61$, $p < 0,001$) e 10 dias ($r = 0,58$, $p < 0,001$) antes de cada coleta e mensal ($r = 0,57$, $p < 0,001$). A altura média de ondas correlacionou-se positivamente com a pressão atmosférica mensal ($r = 0,60$, $p < 0,001$) e negativamente com temperatura mensal ($r = 0,51$, $p < 0,001$). A radiação solar do dia correlacionou-se positivamente com a radiação solar mensal ($r = 0,68$, $p < 0,001$) e negativamente com pressão atmosférica mensal ($r = 0,51$, $p < 0,001$). A inclinação da praia correlacionou-se positivamente com a inclinação da berma ($r = 0,50$, $p = 0,0001$). A velocidade média dos ventos do dia foi correlacionada positivamente com a velocidade de rajada dos ventos no dia ($r = 0,96$, $p < 0,001$). A cobertura de detritos correlacionou-se positivamente com temperatura do dia ($r = 0,51$, $p < 0,001$), temperatura mensal ($r = 0,64$, $p < 0,001$) e precipitação 15 dias ($r = 0,51$, $p < 0,001$) antes da coleta, e negativamente com a pressão atmosférica mensal ($r = 0,73$, $p < 0,001$). A precipitação do dia não se correlacionou fortemente com nenhuma outra variável ($r < 0,50$). A precipitação do mês também foi correlacionada positivamente com a precipitação de 15 ($r = 0,85$, $p < 0,001$), 10 ($r = 0,80$, $p < 0,001$) e 5 ($r = 0,72$, $p < 0,001$) dias antes da coleta, e negativamente com pressão atmosférica do dia ($r = 0,57$, $p < 0,001$) e mensal ($r = 0,59$, $p < 0,001$).

Após exclusão de variáveis correlacionadas entre si em cada praia, as variáveis abióticas selecionadas para compor os modelos de regressão múltipla foram: temperatura média do dia, pressão atmosférica média do dia, altura de ondas, radiação solar média do dia, inclinação da praia e da berma, cobertura de detritos, precipitação acumulada do dia e precipitação acumulada do mês.

A temperatura média do dia variou entre 17,49 e 27,24 °C ($23,87 \pm 2,54$). A pressão atmosférica média do dia variou de 1002 a 1022 Pa ($1013 \pm 4,33$). A altura média de ondas do dia variou de 0,90 a 2,16 m ($1,34 \pm 0,34$). A radiação solar média do dia variou de 337,9 a 2151,9 cal.cm².mm⁻¹ ($1174 \pm 417,37$). A inclinação média da berma variou de 1,1 a 32,98° ($11,49 \pm 7,64$). A inclinação média da praia por transecto variou de 4,40 a 11,00° ($7,36 \pm 1,41$). A velocidade média dos ventos no dia variou de 1,36 a 6,70 m/s ($3,03 \pm 1,23$). A cobertura média de detritos por transecto variou de 0,003 a 0,324 m² ($0,105 \pm 0,093$). A precipitação acumulada do dia variou de 0 a 69,2 mm ($2,96 \pm 10,14$). A precipitação acumulada do mês variou de 0,20 a 351,20 mm ($83,36 \pm 94,06$).

6.2. PADRÕES TEMPORAIS

Segundo os testes de Hermans-Rasson e Watson, a abundância das espécies apresentou variação temporal significativa em todas as praias, exceto o besouro-tigre na praia de Santa Clara (Tabela 2). Devido ao baixo número de indivíduos ($n = 26$), não foi possível fazer inferências robustas para a espécie nessa praia. Nas demais praias, as populações de besouro-tigre tiveram maior abundância nos meses de verão (novembro a março), com picos significativamente distintos entre as praias (Tabela 3, Figura 7A). Os caranguejos-fantasma foram mais abundantes no inverno (junho a agosto), apresentando ciclos similares em todas as praias (Tabela 3, Figura 7B). Pulgas-da-praia e joaninha-dourada não apresentaram nenhum padrão sazonal claro nos seus picos de abundância (Tabela 2, Figura 7C e D).

Tabela 1. Testes de uniformidade e distribuição de Von-Mises de cada espécie em cada praia. Valores de $p < 0,05$ indicam que a distribuição não é uniforme no tempo amostrado; valores críticos

significativos para o tamanho amostral indicam distribuições Von-Mises. A: Hipótese alternativa aceita, e R: Hipótese alternativa rejeitada.

Praia	Espécie	Hermans-Rasson (p)	Watson (valores críticos)
Farol		0,001	0,092 - R
Grussaí	Besouro-tigre	0,001	0,066 - R
Santa Clara		0,898	0,079 - A
Farol		0,001	0,066 - R
Grussaí	Caranguejo-fantasma	0,001	0,079 - R
Santa Clara		0,001	0,079 - R
Farol		0,001	0,066 - R
Grussaí	Pulga-da-praia	0,001	0,079 - R
Santa Clara		0,001	0,092 - R
Farol		0,001	0,066 - R
Grussaí	Joaninha-dourada	0,001	0,079 - R
Santa Clara		0,001	0,092 - R

Tabela 2. Distribuição das espécies em relação à média angular (Walraff) e homogeneidade entre praias (Watson-Wheeler). Valores de $p < 0,05$ indicam que há diferença entre praias.

Praias	Espécie	Walraff (p)	Watson-Wheeler (p)
Farol x Grussaí	Besouro-tigre	<0,0001	<0,0001
Farol x Grussaí x Santa Clara	Caranguejo-Fantasma	0,0100	0,1297
Farol x Grussaí x Santa Clara	Pulga-da-praia	<0,0001	<0,0001
Farol x Grussaí x Santa Clara	Joaninha-dourada	0,0030	<0,0001

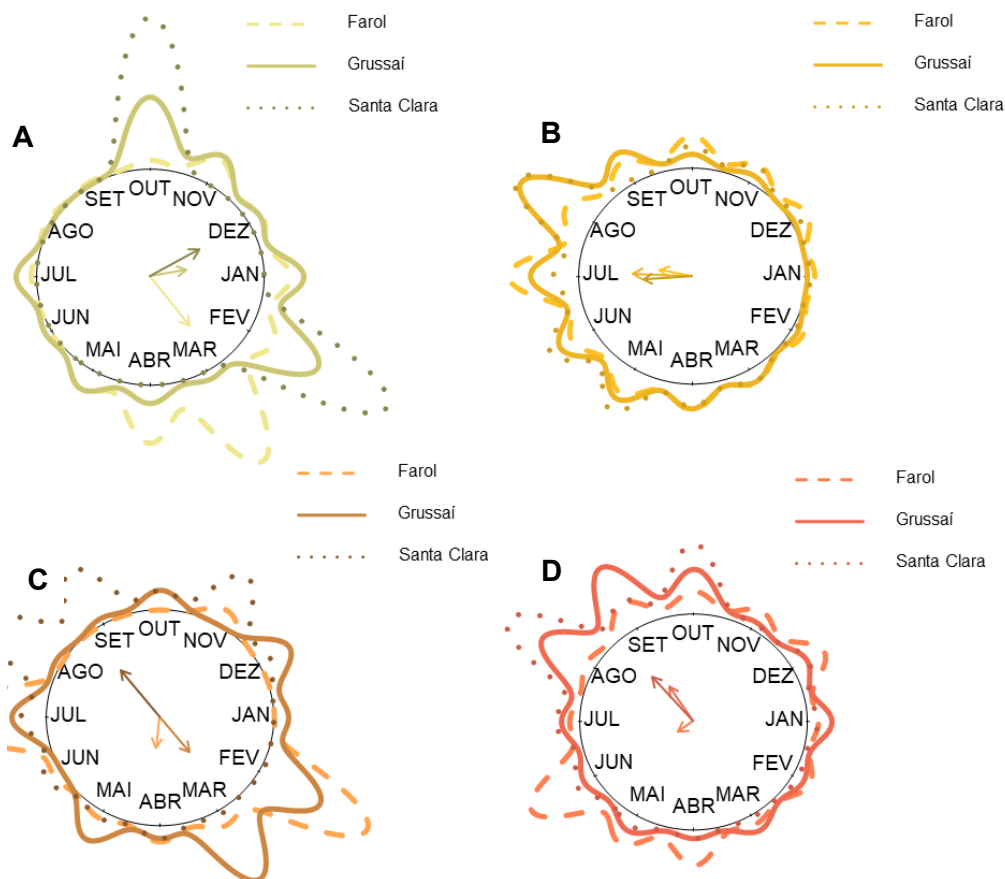


Figura 7. Variação anual na abundância de: A – Besouro-Tigre; B – Caranguejo-Fantasma; C – Pulgada-Praia; D – Joaquinha-Dourada nas praias de Farol de São Thomé, Grussaí e Santa Clara, sudeste do Brasil. As setas apontam a direção média e seus comprimentos são relativos à dispersão ao redor da média (quanto maior a seta, mais concentrados estão as observações próximas àquele mês).

6.3. INFLUÊNCIA DAS VARIÁVEIS AMBIENTAIS NAS ESPÉCIES

6.3.1. BESOURO-TIGRE

A abundância média de besouros-tigre por transectos variou entre 0 e 80 indivíduos ($9,82 \pm 15,74$). Na praia de Farol de São Tomé, a abundância média por transecto variou de 1 a 80 ($18,08 \pm 22,79$), em Grussaí variou de 0 a 26 ($11,10 \pm 9,11$) e em Santa Clara variou de 0 a 3 indivíduos ($0,29 \pm 0,73$).

Uma maior abundância de besouros-tigre foi encontrada em meses com maior temperatura (Tabela 4), tanto na praia de Farol de São Tomé (Figura 8), quanto na praia de Grussaí (Figura 8). Além da temperatura, a abundância de besouros-tigre foi afetada negativamente pela altura de ondas, mas somente na praia de Grussaí (Figura 8). Na praia de Santa Clara, onde o besouro-tigre foi pouco abundante, verificou-se efeito positivo da cobertura de detritos (Figura 8) e pressão atmosférica. Ressalta-se que a relação entre a abundância do besouro-tigre e a pressão atmosférica nessa praia foi afetada por valores discrepantes (Anexo 4).

Tabela 3. Parâmetros estimados para o melhor modelo de regressão múltipla que explica a variação temporal na abundância do besouro-tigre *Cylindera nivea* nas praias de Farol de São Thomé, Grussaí e Santa Clara, sudeste do Brasil. Em sublinhado as relações significantes em um intervalo de 90% de confiança e em negrito em um intervalo de 95% de confiança.

Farol de São Tomé	Estimate	SE	z	p
log(Besouro-tigre +1) - R² = 0,309				
(intercept)	-3,737	2,307	-1,620	0,125
Temperatura média do dia	0,254	0,095	2,675	0,017
Grussaí	Estimate	SE	z	p
Besouro-tigre - R² = 0,852				
(intercept)	-869,334	567,450	-1,532	0,176
Pressão atmosférica média do dia	0,854	0,557	1,535	0,176
Altura de onda	-18,227	6,662	-2,736	0,034
Radiação solar média do dia	-0,009	0,005	-1,639	0,152
Inclinação média da berma	0,410	0,195	2,102	<u>0,080</u>
Temperatura média do dia	2,677	0,837	3,199	0,019
Velocidade média do vento do dia	-5,805	2,697	-2,153	<u>0,075</u>
Cobertura de detritos	-32,939	28,268	-1,165	0,288
Santa Clara	Estimate	SE	z	p
sqrt(Besouro-tigre) - R² = 0,740				
(intercept)	-97,304	27,459	-3,544	0,005
Pressão atmosférica média do dia	0,095	0,027	3,484	0,006
Temperatura média do dia	0,032	0,055	0,579	0,575
Cobertura de detritos	5,609	1,514	3,706	0,004

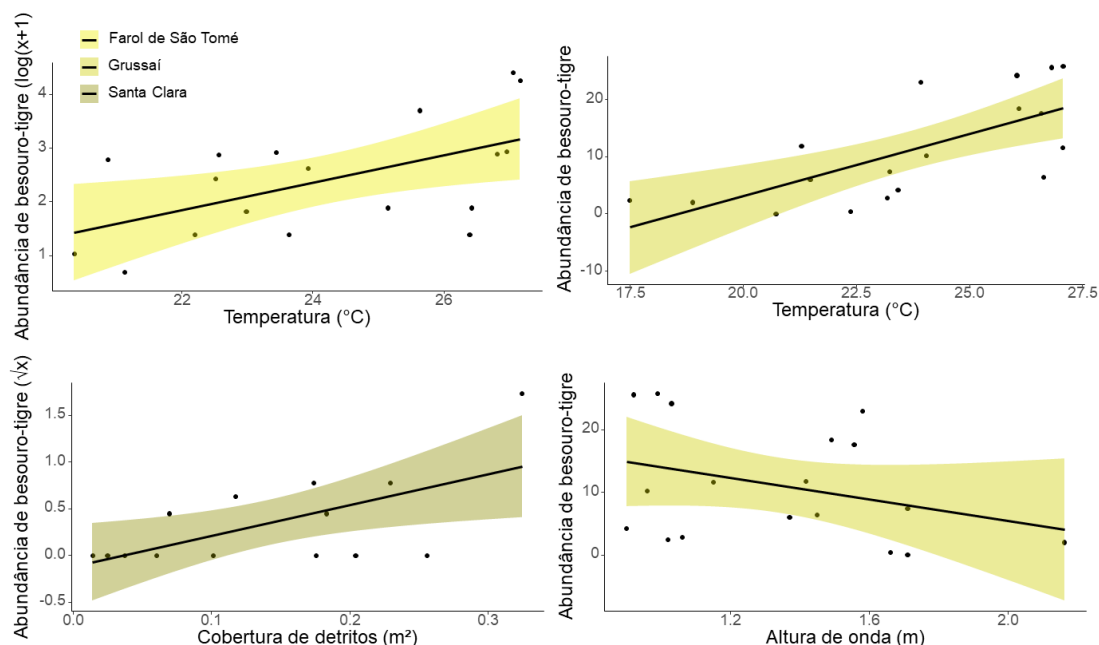


Figura 8. Relação entre a abundância de besouros-tigre (*Cylindera nivea*) e variáveis abióticas nas praias de Farol de São Thomé, Grussaí e Santa Clara, sudeste do Brasil. A linha representa o modelo de regressão bivariada e a área sombreada o intervalo de confiança do modelo a um nível de 95% de confiança.

6.3.2. CARANGUEJO-FANTASMA

A abundância média de caranguejos-fantasma por transecto variou entre 1 e 48 tocas ($11,83 \pm 9,97$). Na praia de Farol de São Tomé, a abundância média por transecto variou de 6 a 48 ($17,69 \pm 9,53$), em Grussaí variou de 1 a 43 ($13,11 \pm 10,43$) e em Santa Clara variou de 1 a 18 tocas ($4,91 \pm 4,33$).

Para os caranguejos-fantasma, as variáveis abióticas explicaram >90% da variação temporal da abundância de tocas nas praias de Farol de São Tomé e Grussaí (Tabela 5). Em Farol de São Tomé, observou-se um efeito positivo da precipitação acumulada do dia, embora essa relação claramente resulte de uma observação discrepante (Anexo 4). Por outro lado, a influência negativa da precipitação acumulada do mês nessa espécie e praia foi mais consistente (Figura 9). Em Grussaí, a umidade média do dia teve efeito positivo na abundância de tocas (Figura 9), enquanto a temperatura do dia (Figura 9) e velocidade dos ventos (Figura 9) exerceram efeitos negativos. Nenhuma variável abiótica teve efeito significativo na abundância de tocas do caranguejo-fantasma na praia de Santa Clara.

Tabela 4. Parâmetros estimados para o melhor modelo de regressão múltipla que explica a variação temporal na abundância de tocas do caranguejos-fantasma *Ocypode quadrata* nas praias de Farol de São Tomé, Grussaí e Santa Clara, sudeste do Brasil. Em sublinhado as relações significantes em um intervalo de 90% de confiança e em negrito em um intervalo de 95% de confiança.

Farol de São Tomé	Estimate	SE	z	p
log(Caranguejo-fantasma +1) - R² = 0,913				
(intercept)	3,925	1,195	3,284	0,030
Precipitação acumulada do mês	-0,005	0,001	-3,255	0,031
Precipitação acumulada do dia	1,395	0,432	3,231	0,032
Altura de onda	-0,089	0,341	-0,261	0,807
Umidade média do dia	-0,017	0,013	-1,310	0,260
Inclinação média da praia	-0,141	0,096	-1,472	0,215
Temperatura média do dia	0,067	0,043	1,549	0,196
Cobertura de detritos	-3,198	1,487	-2,151	<u>0,098</u>
Grussaí	Estimate	SE	z	p
log(Caranguejo-fantasma +1) - R² = 0,929				
(intercept)	0,434	2,252	0,193	0,853
Precipitação acumulada do mês	-0,001	0,001	-1,323	0,227
Altura de onda	0,666	0,349	1,908	<u>0,098</u>
Umidade média do dia	0,087	0,031	2,851	0,025
Temperatura média do dia	-0,172	0,045	-3,807	0,007
Velocidade média do vento do dia	-0,470	0,180	-2,616	0,035
Cobertura de detritos	-2,490	1,435	-1,735	0,126
Santa Clara	Estimate	SE	z	p
log(Caranguejo-fantasma +1) - R² = 0,380				
(intercept)	-8,598	12,974	-0,663	0,519
Pressão atmosférica média do dia	0,009	0,013	0,702	0,495
Altura de onda	-0,284	0,155	-1,838	<u>0,089</u>
Inclinação média da berma	-0,003	0,009	-0,351	0,731

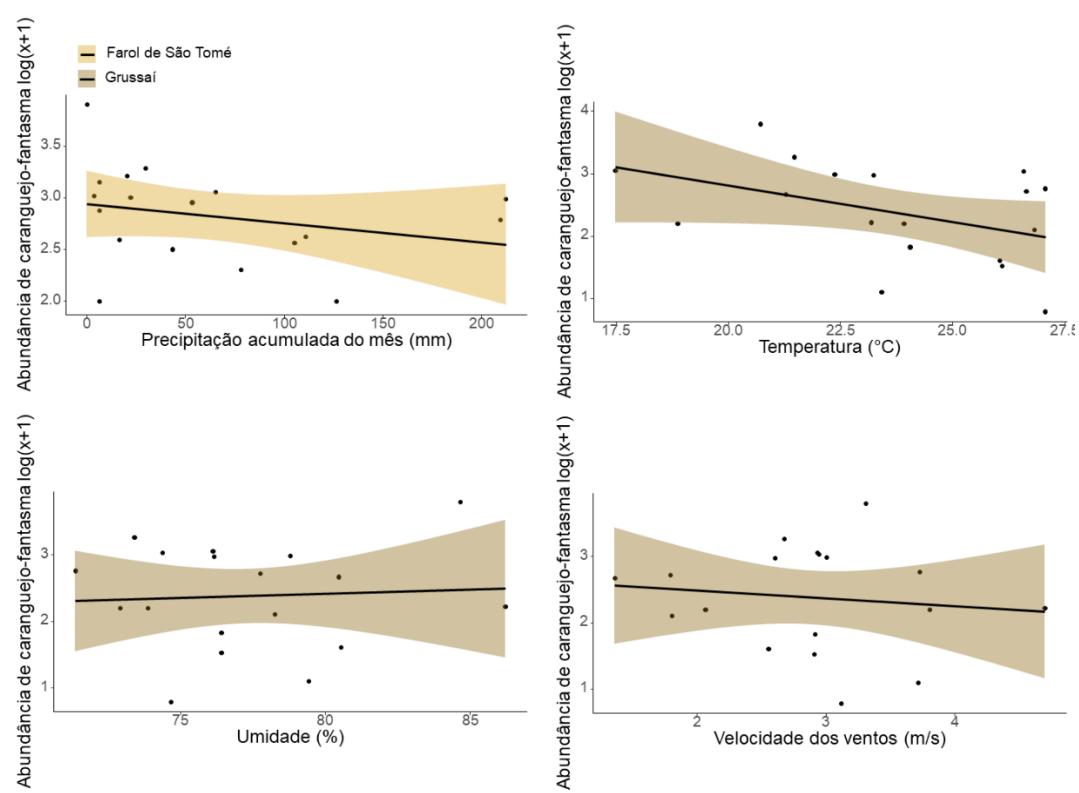


Figura 9. Relação entre a abundância de caranguejos-fantasma (*Ocypode quadrata*) e variáveis abióticas nas praias de Farol de São Thomé, Grussaí e Santa Clara, sudeste do Brasil. A linha representa o modelo de regressão bivariada e a área sombreada o intervalo de confiança do modelo a um nível de 95% de confiança.

6.3.3. PULGA-DA-PRAIA

A abundância média de pulgas-da-praia por transecto variou entre 17 e 897 indivíduos (223,5 ± 189,84). Na praia de Farol de São Tomé, a abundância média por transecto variou de 52 a 378 (184,48 ± 120,70), em Grussaí variou de 99 a 897 (332,57 ± 234,28) e em Santa Clara variou de 17 a 612 indivíduos (158,9 ± 156,41).

Pulgas-da-praia também foram influenciadas por variáveis abióticas diferentes em cada uma das três praias. De acordo com a regressão múltipla, maior abundância da espécie ocorreu sob menor altura de ondas e maior umidade em Farol de São Tomé (Tabela 6), mas os efeitos lineares foram pouco evidentes nessa praia (Figura 10). Em Grussaí, a abundância de pulgas-da-praia aumentou significativamente com a precipitação do dia e com a inclinação da berma (Tabela 6, Figura 10). Em Santa Clara, observou-se efeito positivo da altura de ondas na abundância da espécie (Tabela 6, Figura 10).

Tabela 5. Parâmetros estimados para o melhor modelo de regressão múltipla que explica a variação temporal na abundância da pulga-da-praia *Atlantorchestoidea brasiliensis* nas praias de Farol de São Thomé, Grussaí e Santa Clara, sudeste do Brasil. Em sublinhado as relações significantes em um intervalo de 90% de confiança e em **negrito** em um intervalo de 95% de confiança.

Farol de São Tomé	Estimate	SE	z	p
log(Pulga-da-praia +1) - R² = 0,697				
(intercept)	13,823	2,565	5,389	0,002
Altura de onda	-2,353	0,698	-3,373	0,015

Umidade média do dia	-0,062	0,023	-2,663	0,037
Velocidade média do vento do dia	-0,238	0,103	-2,323	<u>0,059</u>
Cobertura de detritos	-4,765	2,117	-2,251	<u>0,065</u>
Grussaí	Estimate	SE	z	p
log(Pulga-da-praia +1) - R² = 0,837				
(intercept)	4,345	0,626	6,941	0,000
Precipitação acumulada do mês	-0,002	0,001	-2,161	<u>0,063</u>
Precipitação acumulada do dia	0,113	0,044	2,552	0,034
Altura de onda	0,573	0,463	1,238	0,251
Inclinação média da berma	0,045	0,013	3,545	0,008
Cobertura de detritos	0,786	1,619	0,485	0,640
Santa Clara	Estimate	SE	z	p
Pulga-da-praia - R² = 0,309				
(intercept)	-173,221	130,450	-1,328	0,204
Altura de onda	228,762	96,649	2,367	0,032
Inclinação média da berma	2,243	6,788	0,330	0,746

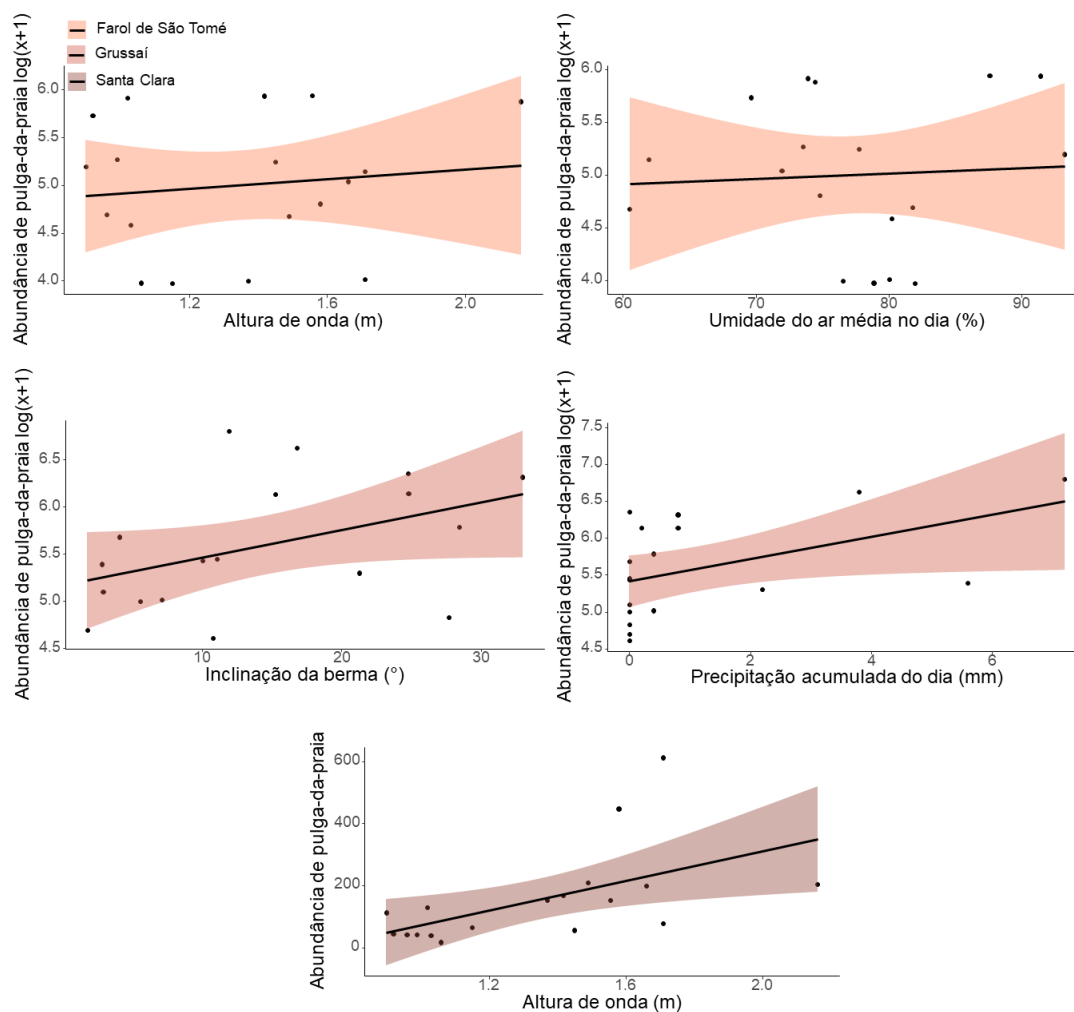


Figura 10. Relação entre a abundância de pulgas-da-praia (*Atlantorchestoidea brasiliensis*) e variáveis abióticas nas praias de Farol de São Thomé, Grussaí e Santa Clara, sudeste do Brasil. A linha representa o modelo de regressão bivariada e a área sombreada o intervalo de confiança do modelo a um nível de 95% de confiança.

6.3.4. JOANINHA-DOURADA

A abundância média de joaninhas-douradas por transecto variou entre 0 e 60 indivíduos ($8,04 \pm 12,58$). Na praia de Farol de São Tomé, a abundância média por transecto variou de 0 a 14 ($2,34 \pm 4,18$), em Grussaí variou de 0 a 22 ($5,30 \pm 6,04$) e em Santa Clara variou de 2 a 60 ($17,42 \pm 18,01$).

Joaninhas-douradas só foram significativamente influenciadas por variáveis abióticas na praia de Grussaí (Tabela 7). A abundância dessa espécie diminuiu em dias com maior altura de ondas (Figura 11) e maior radiação solar (Figura 11) e aumentou sob maiores temperaturas (Figura 11). Nas demais praias, nenhum efeito significativo foi observado assumindo um intervalo de confiança de 95%.

Tabela 6. Parâmetros estimados para o melhor modelo de regressão múltipla que explica a variação temporal na abundância da joaninha-dourada *Phaleria testacea* nas praias de Farol de São Thomé, Grussaí e Santa Clara, sudeste do Brasil. Em sublinhado as relações significantes em um intervalo de 90% de confiança e em negrito em um intervalo de 95% de confiança.

Farol de São Tomé	Estimate	SE	z	p
log(Joaninha-dourada +1) - R² = 0,366				
(intercept)	21,484	87,198	0,246	0,812
Precipitação acumulada do mês	-0,004	0,006	-0,602	0,564
Precipitação acumulada do dia	0,069	0,093	0,740	0,481
Pressão atmosférica média do dia	-0,022	0,086	-0,254	0,806
Altura de onda	0,672	0,827	0,812	0,440
Umidade média do dia	0,002	0,033	0,067	0,948
Temperatura média do dia	-0,026	0,140	-0,188	0,855
Velocidade média do vento do dia	0,298	0,185	1,610	0,146
Grussaí	Estimate	SE	z	p
Joaninha-dourada - R² = 0,754				
(intercept)	5,258	7,558	0,696	0,504
Altura de onda	-9,564	2,904	-3,293	0,009
Radiação solar média do dia	-0,010	0,002	-4,216	0,002
Temperatura média do dia	1,094	0,329	3,323	0,009
Cobertura de detritos	-15,043	10,564	-1,424	0,188
Santa Clara	Estimate	SE	z	p
1/Joaninha-dourada - R² = 0,266				
(intercept)	-8,598	12,974	-0,663	0,519
Pressão atmosférica média do dia	0,009	0,013	0,702	0,495
Altura de onda	-0,284	0,155	-1,838	<u>0,089</u>
Inclinação média da berma	-0,003	0,009	-0,351	0,731

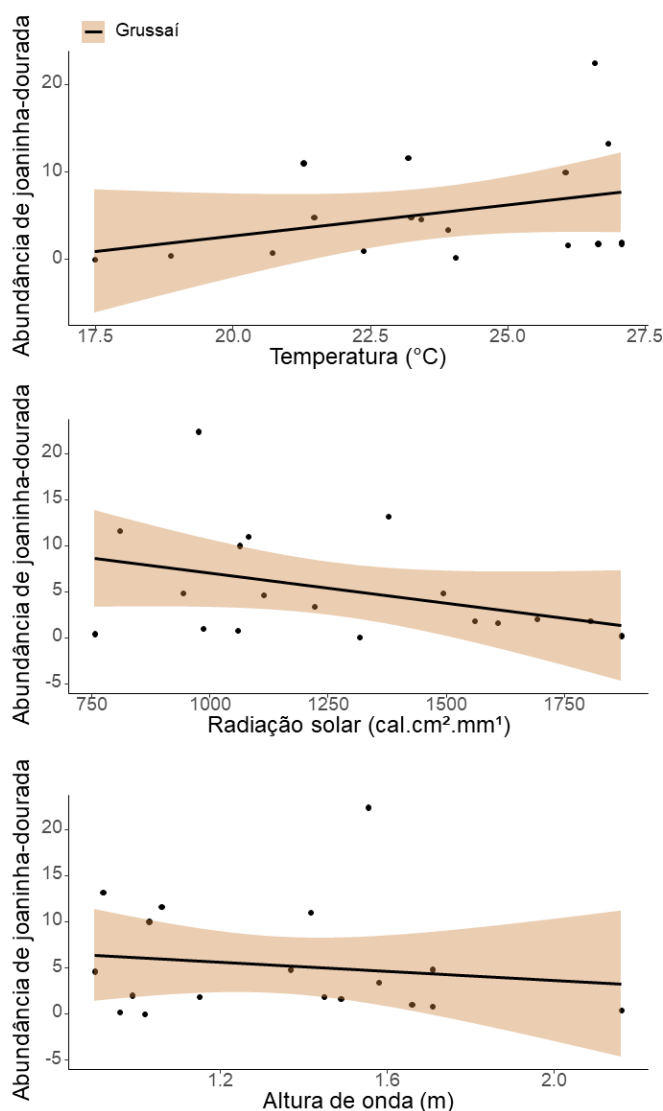


Figura 11. Relação entre a abundância de joaninhas-douradas (*Phaleria testacea*) e variáveis abióticas nas praias de Farol de São Thomé, Grussaí e Santa Clara, sudeste do Brasil. A linha representa o modelo de regressão bivariada e a área sombreada o intervalo de confiança do modelo a um nível de 95% de confiança.

6.4. ISÓTOPOS ESTÁVEIS

O valor médio de δC^{13} do besouro-tigre foi $-16,58 \pm 0,50$, do caranguejo-fantasma foi $-15,20 \pm 1,24$, da pulga-da-praia foi $-17,21 \pm 0,87$, e da joaninha-dourada foi $-21,21 \pm 1,74$.

A valor médio de δN^{15} do besouro-tigre foi $10,63 \pm 1,33$, do caranguejo-fantasma foi $11,43 \pm 1,25$, da pulga-da-praia foi $9,32 \pm 0,84$, e da joaninha-dourada foi $11,44 \pm 1,17$.

A área total média de nicho isotópico (TA) (Tabela 8, Figura 12) do besouro-tigre foi $5,54 \pm 1,85$, do caranguejo-fantasma foi $4,34 \pm 2,01$, da pulga-da-praia foi $1,68 \pm 1,60$ e da joaninha-dourada foi $1,97 \pm 0,92$, considerando todas as praias amostradas.

A área média de elipses corrigidas para amostras pequenas (AEPc) (Tabela 8, Figura 12) do besouro-tigre foi $2,00 \pm 0,53$, do caranguejo-fantasma foi $1,77 \pm 0,98$, da pulga-da-praia foi $1,81 \pm 1,17$ e da joaninha-dourada foi $3,51 \pm 2,08$, independente da praia amostrada. Ainda que a AEPc do caranguejo-fantasma tenha sido maior comparada ao besouro-tigre, observa-

se padrões distintos entre as praias. Na Praia de Santa Clara, o caranguejo-fantasma teve amplitude estreita, comparada às demais praias (Tabela 8, Figura 12). O besouro-tigre teve amplitude de nicho estreita em Farol de São Thomé e Grussaí (Tabela 8, Figura 12).

Tabela 7. Valores de área total entre os pontos (TA), área das elipses (AEP) e área das elipses corrigidas para amostragens pequenas (AEPc). NA = Não calculado, devido ao número insuficiente de amostras para construir elipses.

Farol de São Thomé				
	Joaninha-dourada	Pulga-da-praia	Besouro-tigre	Caranguejo-fantasma
TA	0,920	0,797	4,232	5,140
AEP	0,933	0,854	1,540	2,008
AEPc	1,244	1,282	1,621	2,119
Grussaí				
	Joaninha-dourada	Pulga-da-praia	Besouro-tigre	Caranguejo-fantasma
TA	2,677	0,734	6,847	5,819
AEP	3,552	0,750	2,240	2,395
AEPc	5,328	1,000	2,372	2,528
Santa Clara				
	Joaninha-dourada	Pulga-da-praia	Besouro-tigre	Caranguejo-fantasma
TA	2,315	3,536	-	2,054
AEP	2,644	2,521	-	0,625
AEPc	3,966	3,151	-	0,664

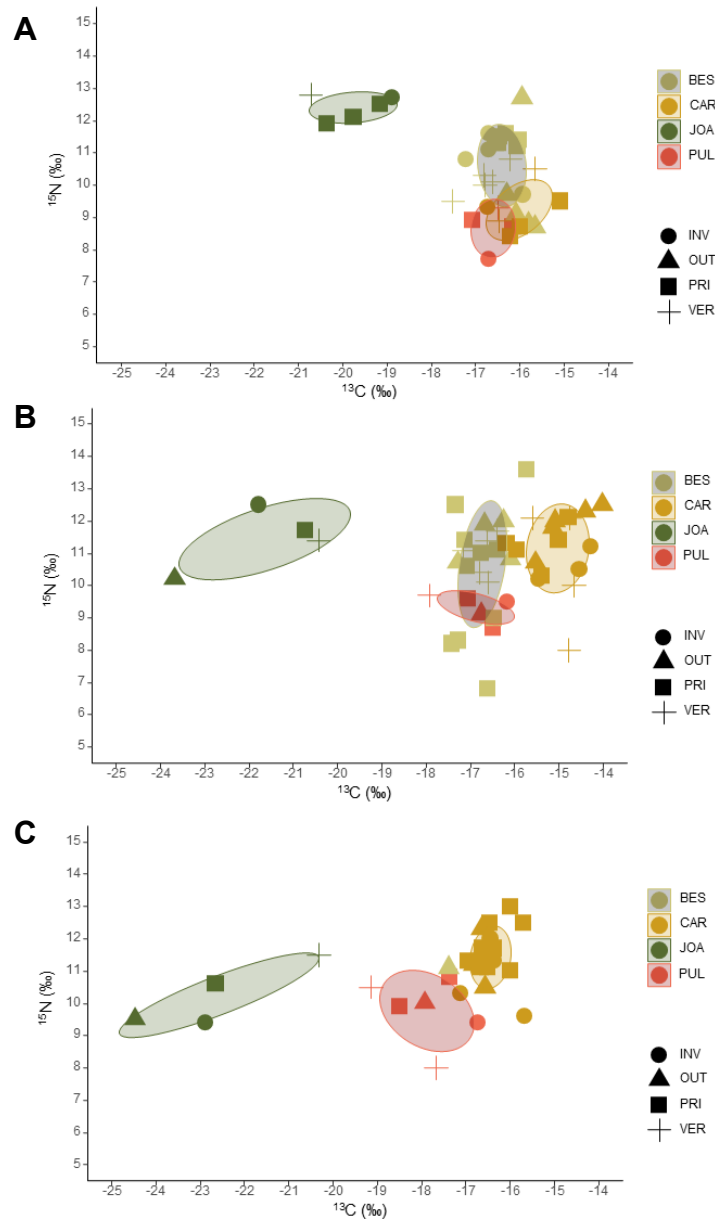


Figura 12. Amplitude de nicho isotópico das espécies no inverno (INV), outono (OUT), primavera (PRI) e verão (VER) nas praias de Farol de São Thomé (A), Grussaí (B) e Santa Clara (C), sudeste do Brasil. BES = besouro-tigre; CAR = caranguejo-fantasma; JOA = joaninha-dourada; PUL = pulga-da-praia. Os pontos indicam as amostras utilizadas nas análises e a área sombreada o intervalo de confiança de 50%.

Observou-se sobreposição de nicho de cada uma das espécies na comparação entre as praias de Farol de São Thomé e Grussaí, respectivamente: besouro-tigre = 0,826 e 0,564; caranguejo-fantasma = 0,582 e 0,488; joaninha-dourada = 0,544 e 0,127; pulga-da-praia = 0,398 e 0,510 (Anexo 5 e 6). Por outro lado, as assinaturas isotópicas das espécies na praia de Santa Clara se mostraram isoladas da praia de Farol de São Thomé (caranguejo-fantasma = <0,001 e <0,001; joaninha-dourada = <0,001 e <0,001; pulga-da-praia = 0,046 e 0,112) e com sobreposição à praia de Grussaí (caranguejo-fantasma = 0,119 e 0,052; joaninha-dourada = 0,524 e 0,390; pulga-da-praia = 0,174 e 0,549).

6.5. RELAÇÕES PREDADOR-PRESA

Os parâmetros utilizados para ajustar a variação esperada na abundância das espécies seguindo o modelo Lotka-Volterra estão disponíveis no material suplementar (Anexo 7).

6.5.1. BESOIRO-TIGRE E PULGA-DA-PRAIA

Na praia de Farol de São Tomé (Figura 14), o teste de Kolmogorov-Smirnov acusou uma regulação recíproca da densidade do besouro-tigre como predador ($p = 0,002$) e da pulga-da-praia como presa ($p < 0,001$). Na praia de Grussaí, observou-se uma regulação descendente (*top-down*), onde somente a densidade de pulgas-da-praia foi significativamente afetada ($p < 0,001$) pela densidade dos besouros-tigre. Na praia de Santa Clara (Figura 16), o modelo teórico, ainda que em equilíbrio, tendeu a extinção devido a densidade reduzida de besouros-tigre e, portanto, foi tratado como um modelo irreal, refutando uma possível regulação predador-presa.

6.5.2. BESOIRO-TIGRE E JOANINHA-DOURADA

O teste de Kolmogorov-Smirnov acusou uma possível regulação recíproca entre a população de besouros-tigre como predadores e joaninhas-douradas como presas na Praia de Farol de São Thomé ($p < 0,001$ para ambos), Grussaí ($p = 0,006$ e $p < 0,001$, respectivamente) e Santa Clara ($p = 0,001$ e $p < 0,001$, respectivamente). Similar a regulação de besouros-tigre e pulgas-da-praia, o modelo de besouros-tigre e joaninhas-dourada na praia de Santa Clara assume valores irreais e tende a extinção das populações sendo, portanto, desconsiderado.

6.5.3. CARANGUEJO-FANTASMA E PULGA-DA-PRAIA

O teste de Kolmogorov-Smirnov acusou uma possível regulação recíproca entre caranguejos-fantasma como predadores e pulgas-da-praia como presas nas praias de Farol de São Thomé ($p < 0,001$ para ambos) e Santa Clara ($p = 0,001$ e $p < 0,001$, respectivamente). Na Praia de Grussaí, verificou-se uma regulação predominantemente recíproca com tendência a somente uma regulação descendente exercida pelo caranguejo-fantasma sobre as pulgas-da-praia ($p = 0,05$; $p < 0,001$, respectivamente).

6.5.4. CARANGUEJO-FANTASMA E JOANINHA-DOURADA

O teste de Kolmogorov-Smirnov sugeriu uma regulação recíproca entre as populações de caranguejos-fantasma como predadores e joaninhas-douradas como presas na praia de Farol de São Thomé ($p < 0,001$ para ambos). Nas praias de Grussaí ($p = 0,4816$; $p < 0,001$) e Santa Clara ($p = 0,056$; $p < 0,001$) observou-se uma regulação descendente exercida pelos caranguejos-fantasma sobre as joaninhas-douradas.

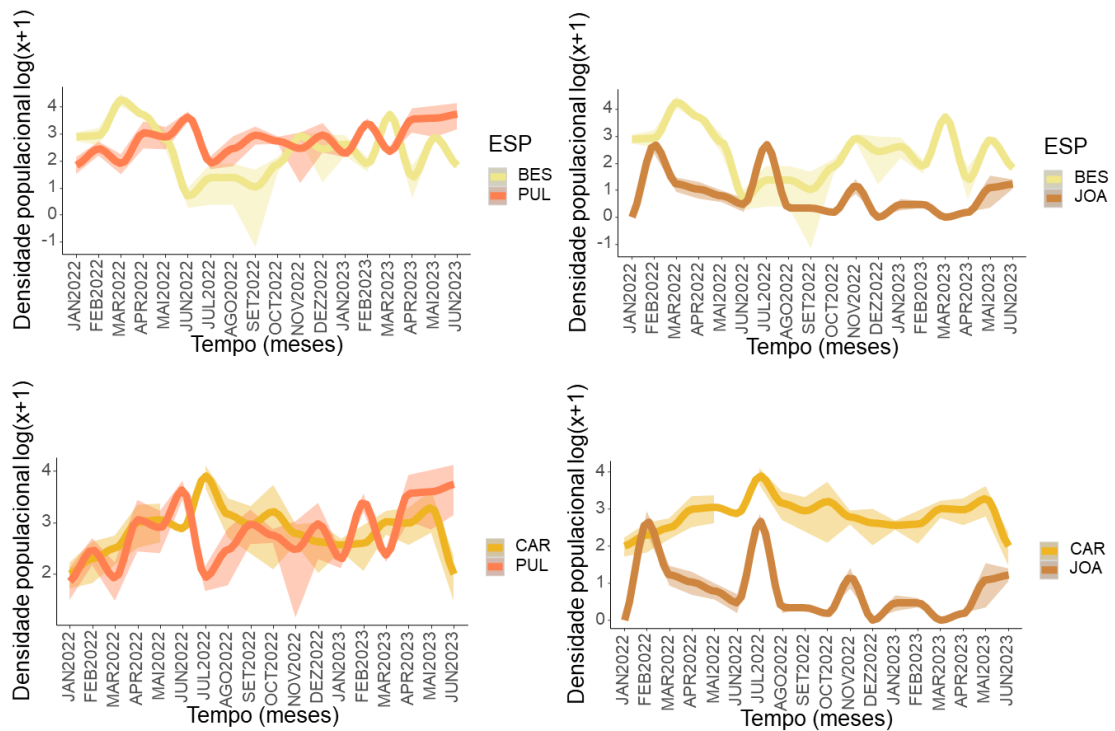


Figura 13. Variação temporal da abundância de predadores e presas na praia de Farol de São Tomé, sudeste do Brasil. BES = Besouro-tigre; PUL = Pulga-da-praia; CAR = Caranguejo-fantasma; JOA = Joaninha-dourada.

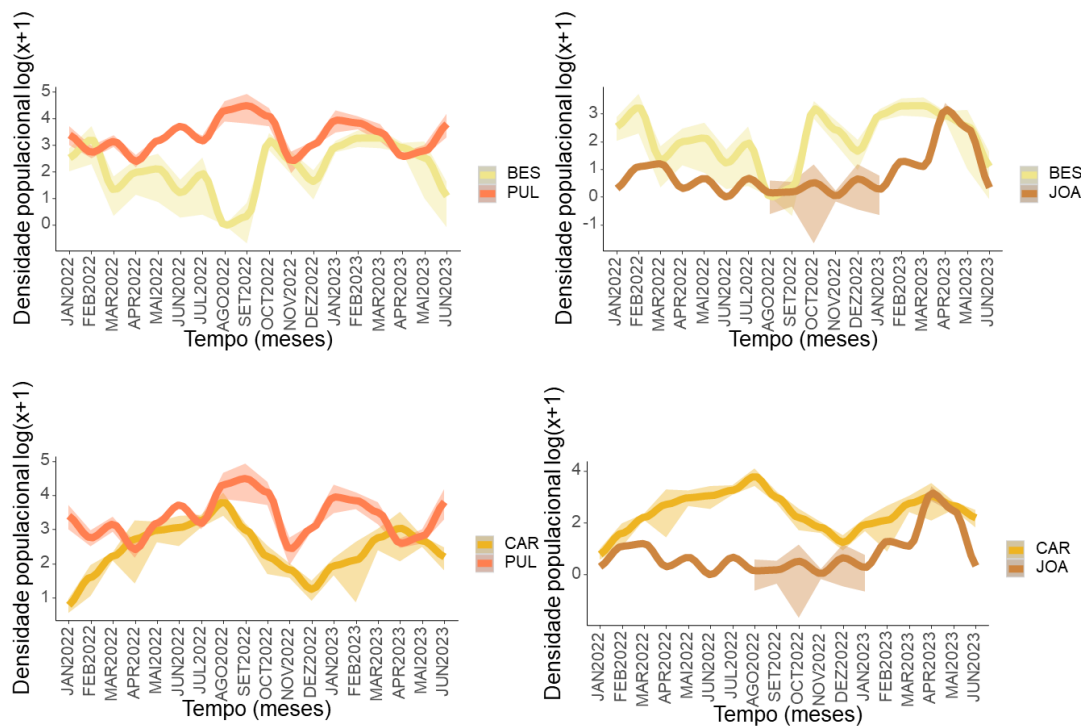


Figura 14. Variação temporal da abundância de predadores e presas na praia de Grussaí, sudeste do Brasil. BES = Besouro-tigre; PUL = Pulga-da-praia; CAR = Caranguejo-fantasma; JOA = Joaninha-dourada.

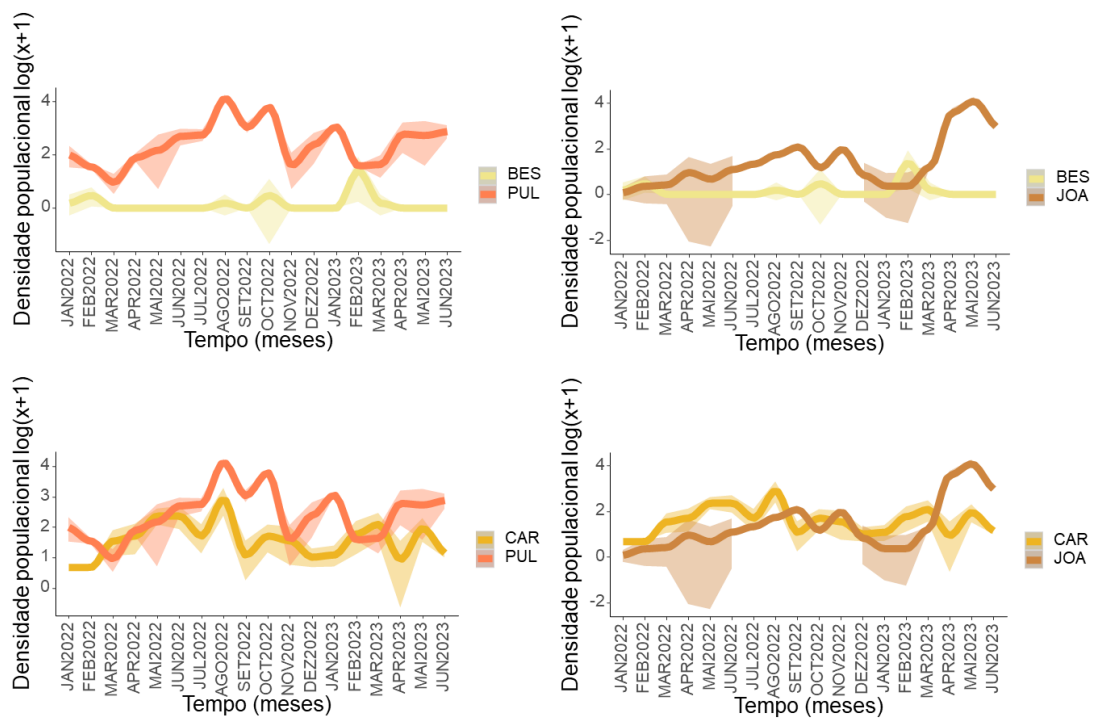


Figura 15. Variação temporal da abundância de predadores e presas na praia de Santa Clara, sudeste do Brasil. BES = Besouro-tigre; PUL = Pulga-da-praia; CAR = Caranguejo-fantasma; JOA = Joaninha-dourada.

7. DISCUSSÃO

7.1. CICLOS ANUAIS E INFLUÊNCIA DE VARIÁVEIS ABIÓTICAS

Praticamente todas as espécies em todas as praias estudadas apresentaram variação temporal marcada por ciclos intra-anuais significativos. De fato, espera-se que populações de praias apresentem variações temporais cíclicas, devido a mudanças regulares de fatores ecológicos bióticos e abióticos que governam a atividade e abundância das espécies (McLachlan e Defeo, 2017). Observou-se, entretanto, que o padrão sazonal foi espécie e local específicos, assim como a direção e força dos efeitos de variáveis abióticas.

As populações de besouro-tigre exibiram uma tendência a picos de abundância durante os meses mais quentes do ano, embora as flutuações mensais tenham variado entre as praias. Os besouros-tigre possuem funcionamento metabólico ótimo sob altas temperaturas ($\sim 35^{\circ}\text{C}$), o que explica o efeito positivo dessa variável nas praias de Farol de São Thomé e Grussaí (Dreisig, 1981; Pearson, 1988; Hoback *et al.*, 2001). Espera-se que meses mais quentes propiciem uma maior atividade superficial e eficiência na captura de presas, e consequente, maior crescimento da população. Esses resultados corroboram com diversos estudos envolvendo diferentes espécies de besouro-tigre. Por exemplo, Dreisig (1981) e Hoback e colaboradores (2001) encontraram taxa de predação crescente com o aumento da temperatura, atingindo a taxa máxima de predação por volta dos 35°C .

Outros fatores morfodinâmicos locais, como ação de ondas, podem exercer efeitos no padrão de atividade dos besouros-tigre, gerando diferenças na variação temporal entre praias.

Por exemplo, a menor abundância do besouro-tigre sob maiores alturas de ondas na praia de Grussaí pode ser explicado pelo risco de inundação de tocas de larvas (Brust *et al.*, 2006; Pearson, 1988; Ward e Mays, 2014) e de adultos, culminando em redução da atividade de forrageio. A espécie se alimenta próximo à zona de espraiamento, que é facilmente inundável. Estudos espaciais mostram, por exemplo, que mais indivíduos de *C. nivea* são encontrados próximos à zona de espraiamento de praias com maior inclinação da berma, que pode fornecer certa proteção das larvas e adultos contra inundação (COSTA *et al.*, 2024 *in prep.*), como prevê a HSH (Defeo e Gómez, 2005).

Na Praia de Santa Clara, picos de abundância do besouro-tigre foram associados positivamente a uma maior cobertura de detritos arribados. A praia de Santa Clara foi a que apresentou maior cobertura de detritos comparada às demais e é a mais afetada pela vazão do Rio Paraíba e Itabapoana. De todas as praias, essa parece ser a única que possui cobertura suficiente de detritos para garantir aos indivíduos abrigo, regulação de temperatura, heterogeneidade do habitat e disponibilidade de presas que vivem nesse material arribado. De fato, tem-se observado o aumento na abundância de predadores em praias com maior aporte de detritos naturais arribados, principalmente pela maior abundância de potenciais presas (Dugan *et al.*, 2003). É comum observar besouros-tigre forrageando próximos a detritos arribados, principalmente nas primeiras horas do dia (observação pessoal).

A abundância do caranguejo-fantasma apresentou ciclos semelhantes entre as praias. Devido ao desenvolvimento oceânico das larvas, os eventos dispersórios realmente produzem padrões temporais similares nas metapopulações de praias arenosas (Hines, 1986). Entretanto, esses ciclos podem ser afetados localmente por diferentes variáveis abióticas (Lucrezi e Schlacher, 2014). Na praia de Farol de São Tomé, foi observado relação negativa da abundância de tocas com a precipitação mensal. Esse resultado contradiz os achados de Souza e colaboradores (2021) em praias dissipativas de macromarés na costa Amazônica que encontraram mais tocas durante períodos mais chuvosos. Entretanto, a chuva pode afetar a consolidação do sedimento, e consequentemente a integridade das tocas, principalmente em praias refletivas. Na praia de Farol de São Tomé, o sedimento é menos compacto e a longevidade das tocas é possivelmente menor comparada a outros tipos de praias (Pombo e Turra, 2013). Chuvas intensas, portanto, podem aumentar o risco de desabamento das tocas por conta da menor agregação do sedimento (Ruedrich *et al.*, 2011).

Na praia de Grussaí, variáveis que afetam a atividade de construção de tocas por caranguejos-fantasma também tiveram efeitos significativos nas estimativas de abundância da espécie. Verificou-se influência negativa da temperatura e velocidade do vento, ambos fatores associados à busca de abrigo dos indivíduos no interior das tocas (de Oliveira e Yokoyama, 2021; Eshky *et al.*, 1988; Machado *et al.*, 2019; Weinstein e Full, 1994). Os caranguejos-fantasma possuem o comportamento de fechar as suas tocas quando submetidos a estresse abiótico (Chakrabarti, 1981). A força do vento também fecha a abertura das tocas passivamente (Machado *et al.*, 2019). O menor peso de partículas mais finas de sedimento contribuem para maior transporte eólico e maior fechamento de tocas nas praias intermediárias e dissipativas como Grussaí e Santa Clara, respectivamente, comparado a praias refletivas como Farol de São Thomé. Da mesma forma, a maior umidade propicia maior longevidade das tocas (Pombo e Turra, 2013), embora também possa facilitar as trocas gasosas e propiciar aumento da atividade, logo, da abundância da espécie (Eshky *et al.*, 1990). Ressalta-se que a temperatura e a velocidade do vento também afetam processos oceanográficos e certamente exercem efeitos em mecanismos pré-recrutamento que governam padrões temporais locais da abundância das metapopulações (Diaz e Costlow, 1972; Kakati, 2005).

Pulgas-da-praia não apresentaram padrões evidentes de variação sazonal na sua abundância e, similar a outras espécies, os efeitos das variáveis abióticas foram local-

específicos. Na praia de Santa Clara, a altura de ondas influenciou positivamente a abundância, o que corrobora os achados de Alves e Pezzuto (2009). Segundo esses autores, o aumento na ação de ondas propicia maior acúmulo de detritos animais e vegetais e maior agregação de interespecíficos detritívoros na superfície do sedimento. Em Grussaí, foi observado efeito positivo da precipitação do dia e inclinação da berma. A maior precipitação e clima mais ameno pode favorecer a atividade superficial dos indivíduos, propiciando maior capturabilidade das armadilhas de queda (Dias e Sprung, 2003). Finalmente, a maior inclinação da berma pode garantir maior segurança dos indivíduos dessa espécie semi-terrestre contra inundações, como prevê a HSH (Defeo e Gómez, 2005). De fato, comparações espaciais da abundância e fecundidade dessa espécie indicam melhor performance individual em praias com maior inclinação (Defeo e McLachlan, 2011).

A abundância de joaninhas-douradas foi predita por variáveis abióticas apenas na Praia de Grussaí. Verificou-se maior abundância dessa espécie sob maiores temperaturas, o que é esperado para insetos de praia (Newell, 1969; Pienkowski, 1983). Entretanto, a forte radiação solar pode induzir os indivíduos a se manterem enterrados, como forma de evitar efeitos negativos da radiação ultravioleta (Cywinska *et al.*, 2000; Hurtubise *et al.*, 1998), reduzindo a capturabilidade pela inspeção dos detritos depositados na superfície sedimentar. Siqueira e colaboradores (2021) encontraram uma relação negativa entre temperatura do sedimento e abundância da joaninha-dourada *P. testacea*, entretanto seus resultados podem prover da influência da radiação solar, e não da temperatura. Finalmente, observou-se menor abundância de joaninhas-douradas em dias com maior altura de ondas. O aumento na altura de ondas e, conseqüentemente, o maior alcance das marés pode deslocar muitos indivíduos para partes mais superiores da praia, reduzindo a abundância da espécie na área de coleta (Machado *et al.*, 2016).

A influência das variáveis abióticas físicas em populações e comunidades de praias arenosas é consolidada, principalmente em estudos espaciais (McLachlan e Defeo, 2017). Em escala temporal, os fatores que exercem efeitos na abundância das populações aparentam ser local dependentes. Dentre as variáveis consideradas, temperatura, altura de ondas, precipitação e inclinação foram responsáveis por explicar parte da variação temporal (Gonçalves e Ferreira, 2021; James e Fairweather, 1996; McLachlan e Defeo, 2017; Raffaelli e Hawkins, 1996). Essas variáveis parecem afetar mais a atividade superficial dos indivíduos do que a demografia das populações. A escassez de padrões similares entre as diferentes praias reforça a ideia de que interações ecológicas locais também podem desempenhar papel crucial na dinâmica populacional.

7.2. RELAÇÕES PREDADOR-PRESA

Os modelos predador-presa sugerem a regulação biótica da densidade das populações nas praias estudadas. Apesar do uso de parâmetros secundários e ajuste dos modelos predador-presa mais simples, esse estudo demonstra que a dinâmica das populações de praias pode ser governada pelas relações consumidor-recurso recíprocas. Observou-se evidências de regulações recíprocas principalmente na praia do Farol de São Thomé. A maior conectância da rede alimentar de praias refletivas, com menor riqueza de espécies e complexidade trófica comparadas a outras praias, favorece relações consumidor-recurso específicas e efeitos bióticos na dinâmica das populações (Lercari *et al.*, 2010). Finalmente, os modelos de regressão múltipla demonstraram efeitos, muitas vezes fracos, principalmente de fatores que sabidamente afetam a atividade superficial, e não de variáveis com efeitos conhecidos na demografia das populações. Esses achados desafiam o paradigma de controle exclusivamente físico dos sistemas ecológicos de praias arenosas.

Ainda que espécies de praias arenosas sejam majoritariamente generalistas e oportunistas, a disponibilidade de recursos escassa é um fator que limita a dinâmica dessas populações. A alta variabilidade de importes alóctones pode atuar como um fator que faz com que predadores, mesmo que generalistas como o caso do caranguejo-fantasma, requeiram fontes de alimento constantes, como as presas estudadas. Portanto, a escassez e imprevisibilidade de recursos característico de praias arenosas acaba por favorecer relações e dinâmicas específicas de espécies residentes.

As assinaturas de C e N indicam potencialmente que tanto besouro-tigre quanto caranguejo-fantasma assimilam pulga-da-praia, seu principal recurso em potencial. A voracidade no consumo e dependência do besouro-tigre por presas com intensa atividade superficial, especialmente pulgas-da-praia, já são conhecidas (Colombini *et al.*, 2017), sendo reforçada por amplitude de assimilação menor. Caranguejos-fantasmas, por sua vez, são predadores generalistas (Lucrezi e Schlacher, 2014), e geralmente apresentam respostas funcionais governadas pela disponibilidade de recursos (Tewfik *et al.*, 2016). Apesar disso, Rae *et al.* (2019) mostrou intenso consumo de anfípodes talitrídeos em praias na Austrália. Caranguejos-fantasma também são conhecidos pela intensa taxa de consumo, o que explica seu papel determinante na regulação da abundância das suas presas (Wolcott, 1978). Isso explica os efeitos minimamente descendentes exercidos por esses predadores sobre as presas nas praias estudadas. Respostas funcionais que envolvem o consumo de detritos e de outras presas e retardos de tempo podem mascarar efeitos recíprocos, principalmente em praias intermediárias e dissipativas. De todo modo, as pulgas-da-praia podem ter papel chave subestimado na veiculação de energia em praias arenosas oceânicas (Costa *et al.*, 2017; Reyes-Martínez, Lercari, *et al.*, 2015).

O isolamento do nicho isotópico das joaninhas-douradas foi intrigante e sugere que essa espécie não integra a teia trófica da zona entremarés das praias estudadas. O fracionamento de carbono indica que as joaninhas-douradas consomem principalmente materiais de fontes terrestres (Barcellos *et al.*, 2020; Sampaio *et al.*, 2010). Este resultado contradiz estudos anteriores que indicam que interespecíficos do gênero *Phaleria* geralmente tem maior contribuição de fontes marinhas na sua alimentação (Colombini *et al.*, 2011). As praias desse estudo recebem descarga dos rios Paraíba do Sul, Itabapoana e canal da Flecha, assim, o fracionamento de carbono pode estar relacionado ao intenso aporte orgânico continental.

Apesar do aparente isolamento trófico das joaninhas-douradas, os modelos indicaram regulação biótica dessa espécie para com seus possíveis predadores. Essa regulação pode resultar da predação de larvas das joaninhas-douradas. Os adultos das espécies de joaninhas-douradas potencialmente têm maior mobilidade e resistência à dessecação, permitindo-lhes consumir recursos em locais mais distantes da linha d'água (Chelazzi e Colombini, 1989). Por outro lado, as larvas se distribuem principalmente próximas à linha de maré alta, onde besouros-tigre e caranguejos-fantasma forrageiam mais intensamente. Portanto, os ciclos populacionais sincronizados podem representar uma regulação biótica tardia. Estudos que quantifiquem a abundância de larvas de joaninhas-douradas e de predadores, assim como suas assinaturas isotópicas, podem elucidar melhor essas possíveis relações consumidor-recurso.

Em um contexto de mudanças climáticas, alterações das forçantes físicas como temperatura e precipitação podem modificar a atividade superficial dos invertebrados nas praias (Scapini *et al.*, 2019), intensificando ou minimizando relações consumidor-recurso. Além disso, a perda contínua e iminente da biodiversidade (Thomas, 2020) simplifica redes ecológicas e pode culminar em maior interdependência entre as espécies, maximizando efeitos bióticos na regulação das populações. Essa simplificação pode aumentar o risco de cascatas ecológicas e mudanças permanentes de estado das comunidades. O desenvolvimento urbano e superexploração dos recursos naturais criam um cenário global

onde os ecossistemas costeiros se tornam ainda mais vulneráveis e menos resilientes às mudanças ambientais (Canadell e Jackson, 2021). Nesse cenário de “golpe-triplo” (Defeo e Elliott, 2021), a compreensão das relações bióticas, até aqui negligenciadas nas praias arenosas, deve ser priorizado em estudos futuros.

A aplicação dos modelos predador-presa utilizando parâmetros de melhor ajuste criam certas limitações na aplicabilidade dos nossos resultados. Esses parâmetros podem não capturar completamente a variabilidade natural e as mudanças temporais no ambiente (Mccallum, 2008). Entretanto, vale ressaltar que mesmo que os modelos não representem parâmetros biológicos reais, eles comprovam sincronias de variações populacionais seguindo modelos consumidor-recurso.

A regulação temporal das populações se revelou muito mais complexa e dinâmica do que prevista pelas hipóteses que regem o paradigma de controle físico das populações de praias arenosas. Isso exige desenhos experimentais igualmente complexos e modelos que contemplem respostas funcionais e retardos de tempo. Por exemplo, uma única presa pode influenciar a abundância de vários predadores, e um único predador pode impactar a abundância de múltiplas presas simultaneamente. Ainda, a heterogeneidade e a morfodinâmica das praias certamente afetam as relações de interdependência entre predadores e presas, exigindo maior replicação espacial. Essa intrincada teia de inter-relações evidencia que a real natureza das interações ecológicas nas praias merece mais atenção dos próximos estudos. Os modelos simples, como os de Lotka-Volterra, já se mostraram eficazes e fornecem uma primeira linha de base para o estudo das relações consumidor-recurso em praias arenosas.

7.3. SUGESTÕES ESTUDOS FUTUROS

- Investigação detalhada das interações predador-presa em diferentes morfodinâmicas de praias.
- Definir fontes basais e assinaturas isotópicas de diferentes estágios ontogenéticos
- Uso de outros predadores (e.g., aranhas) e presas (e.g., formigas) no modelo.
- Testar outros métodos de amostragem (e.g., captura e recaptura).
- Medidas de parâmetros *in situ*.
- Teste de outros modelos mais complexos, como respostas funcionais.
- Papel da competição intraespecífica e seu impacto na dinâmica populacional.
- Exploração dos ciclos populacionais sazonais e anuais em várias regiões geográficas.
- Estudos comparativos de padrões locais versus globais em ecossistemas de praias arenosas.
- Exame do papel das espécies não predadoras na manutenção da estabilidade do ecossistema.
- Investigação de como a diversidade funcional contribui para a resiliência do ecossistema contra mudanças ambientais.
- Estudo da redundância e singularidade dos papéis das espécies em ecossistemas de praias arenosas.
- Desenvolvimento e validação de modelos ecológicos complexos para prever tendências populacionais.
- Integração de fatores físicos e biológicos em modelos preditivos para melhores práticas de manejo.
- Desenvolvimento de planos de manejo integrados que considerem aspectos físicos e biológicos.

- Avaliação de medidas de conservação de ecossistemas versus intervenções específicas para espécies.
- Programas para aumentar a conscientização pública sobre a importância dos ecossistemas de praias.

8. CONCLUSÃO

Em conclusão, o controle físico das populações de praias arenosas parece ser um paradigma que se aplica melhor à dinâmica espacial das populações e metapopulações. Nesse estudo, a variação temporal de quatro espécies não foi plenamente explicada por variáveis abióticas. Os efeitos de variáveis físicas parecem ser na atividade superficial das espécies, sendo local-específicos. Por outro lado, a variação na abundância das espécies se adequou àquela esperada pelo modelo predador-presa de Lotka-Volterra, apresentando relações recíprocas e unidirecionais. Portanto, relações ecológicas não são negligenciáveis como prevê o paradigma de controle exclusivamente físico das praias arenosas.

Nesse contexto, o presente estudo lança uma nova luz para o manejo e conservação de praias arenosas. As comunidades de praias podem não ser individualistas, de modo que a conservação não deve priorizar a proteção isolada de espécies. Se as relações de interdependência trófica de fato regulam padrões ecológicos, as praias podem abrigar espécies-chave, sendo também ecossistemas suscetíveis a cascatas ecológicas. Novos estudos, entretanto, ainda são necessários, explorando a relação entre múltiplos predadores e presas e desenhos experimentais que permitam a aplicação de modelos mais complexos e parâmetros biológicos realísticos.

9. REFERÊNCIAS

- Abràmoff, M. D., Magalhães, P. J., & Ram, S. J. (2004). Image processing with imageJ. *Biophotonics International*, 11(7), 36–41. <https://doi.org/10.1201/9781420005615.ax4>
- Abrams, P. A. (2000). The evolution of predator-prey interactions: Theory and evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31(November 2000), 79–105. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.79>
- Adin, R., & Riera, P. (2003). Preferential food source utilization among stranded macroalgae by *Talitrus saltator* (Amphipod, Talitridae): A stable isotopes study in the northern coast of Brittany (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 56(1), 91–98. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(02\)00124-5](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00124-5)
- Alberto, R. M. F., & Fontoura, N. F. (1999). Distribuição e estrutura etária de *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) em praia arenosa do litoral sul do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 59(1), 95–108. <https://doi.org/10.1590/s0034-71081999000100013>
- Agostinelli, C. and Lund, U. (2023). R package 'circular': Circular Statistics (version 0.5-0). URL <https://CRAN.R-project.org/package=circular>
- Allen, T. J., & Acciavatti, R. E. (2002). Tiger Beetles of West Virginia. 31.
- Almeida, M. G., Rezende, C. E., & Souza, C. M. M. (2007). Variação temporal, transporte e partição de Hg e Carbono Orgânico nas frações particulada e dissolvida da coluna d'água da bacia inferior do Rio Paraíba do Sul, RJ, Brasil. *Geochimica Brasiliensis*, 21(1), 111–128. http://www.institutomilenioestuarios.com.br/pdfs/Produtos/015/15_Almeida_et_al_2007.pdf
- Almeida, T. C. M., Rocha, P. F. P., Zalmon, I. R., Almeida, M. G., Rezende, C. E., & Radetski, C. M. (2019). Is there an indication of the origin of nutrient supply in different morphological

- structures of macrofauna at two different Brazilian southeastern sandy beaches? Comparison by C and N stable isotopes. *Environmental Science and Pollution Research*, 26(32), 33023–33029. <https://doi.org/10.1007/s11356-019-06376-4>
- Alves, E. dos S., & Pezzuto, P. R. (2009). Effect of cold fronts on the benthic macrofauna of exposed sandy beaches with contrasting morphodynamics. *Brazilian Journal of Oceanography*, 57(2), 73–94. <https://doi.org/10.1590/s1679-87592009000200001>
- Anderson, T. W. (2001). Predator responses, prey refuges, and density-dependent mortality of a marine fish. *Ecology*, 82(1), 245–257. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0245:PRPRAD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0245:PRPRAD]2.0.CO;2)
- Arnold, R. A., & Knisley, C. B. (2018). Biology and Conservation of *Cicindela ohlone* Freitag and Kavanaugh (Coleoptera: Carabidae: Cicindelinae), the Endangered Ohlone Tiger Beetle. II. Population Ecology of Adults and Larvae and Recommended Monitoring Methods. *Coleopterists Bulletin*, 72(3), 577–589. <https://doi.org/10.1649/0010-065X-72.3.577>
- Arueira, V. F., Zalmon, I. R., & Costa, L. L. (2022). Is the ghost crab's feeding behavior a good early indicator of human pressure in sandy beaches? *Regional Studies in Marine Science*, 53, 102381. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2022.102381>
- Barbosa, P., & Castellanos, I. (2005). *Ecology of Predator-Prey Interactions*. Oxford University Press, Inc.
- Barboza, C. A. M., Mattos, G., Soares-Gomes, A., Zalmon, I. R., & Costa, L. L. (2021). Low Densities of the Ghost Crab *Ocypode quadrata* Related to Large Scale Human Modification of Sandy Shores. *Frontiers in Marine Science*, 8(January). <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.589542>
- Barbraud, C., Bertrand, A., Bouchón, M., Chaigneau, A., Delord, K., Demarcq, H., Gimenez, O., Torero, M. G., Gutiérrez, D., Oliveros-Ramos, R., Passuni, G., Tremblay, Y., & Bertrand, S. (2018). Density dependence, prey accessibility and prey depletion by fisheries drive Peruvian seabird population dynamics. *Oikos*, 127(11), 1605–1618.
- Barcellos, R. L., da Silva Sales de Melo, M. C., Sial, A. N., & Vaz Manso, V. do A. (2020). Sedimentary Organic Matter Characterization on a Tropical Continental Shelf in Northeastern Brazil. *International Journal of Geosciences*, 11(06), 393–419. <https://doi.org/10.4236/ijg.2020.116021>
- Bartoń K (2023). *_MuMIn: Multi-Model Inference_*. R package version 1.47.5, <<https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>>.
- Bazzi, M., Campione, N. E., Kear, B. P., Pimiento, C., & Ahlberg, P. E. (2021). Feeding ecology has shaped the evolution of modern sharks. *Current Biology*, 31(23), 5138–5148.e4. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.09.028>
- Bennett, P. M., & Hobson, K. A. (2009). Trophic structure of a boreal forest arthropod community revealed by stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) analyses. *Entomological Science*, 12(1), 17–24. <https://doi.org/10.1111/j.1479-8298.2009.00308.x>
- Bergamino, L., Lercari, D., & Defeo, O. (2011). Food web structure of sandy beaches: Temporal and spatial variation using stable isotope analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 91(4), 536–543. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.12.007>
- Berglind, S.-Å. (2003). Conservation action plan for the Dune Tiger Beetle (*Cicindela maritima*) in Sweden. 23, 1–30. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.17510.24646>
- Berryman, A. A. (1992). The origins and evolution of predator-prey theory. *Ecology*, 73(5), 1530–1535. <https://doi.org/10.2307/1940005>
- Brazeiro, A. (2001). Relationship between species richness and morphodynamics in sandy

beaches: What are the underlying factors? Marine Ecology Progress Series, 224, 35–44. <https://doi.org/10.3354/meps224035>

Brazeiro, A., & Defeo, O. (1996). Macroinfauna zonation in microtidal sandy beaches: Is it possible to identify patterns in such variable environments? Estuarine, Coastal and Shelf Science, 42(4), 523–536. <https://doi.org/10.1006/ecss.1996.0033>

Brust, M. L., Hoback, W. W., Skinner, K. F., & Knisley, C. B. (2006). Movement of *Cicindela hirticollis* Say larvae in response to moisture and flooding. Journal of Insect Behavior, 19(2), 251–263. <https://doi.org/10.1007/s10905-006-9021-8>

Caldas, A., & De Almeida, J. R. (1993). Population dynamics of *Phaleria testacea* Say (Coleoptera: Tenebrionidae). Coleopterists Bulletin, 47(3), 221–227.

Canadell, J. G., & Jackson, R. B. (2021). Ecosystem Collapse and Climate Change. Springer Nature Switzerland. https://doi.org/10.1007/978-3-030-71330-0_1

Cardoso, R. S. (2002). Behavioural strategies and surface activity of the sandhopper *Pseudorchestoidea brasiliensis* (Amphipoda: talitridae) on a Brazilian beach. Marine Biology, 141(1), 167–173. <https://doi.org/10.1007/s00227-002-0784-y>

Caro, T. (2010). Conservation by Proxy: Indicator, umbrella, keystone, flagship, and other surrogate. Island Press.

Chakrabarti, A. (1981). Burrow Patterns of *Ocypode ceratophthalma* (Pallas) and Their Environmental Significance. Paleontological Society, 55(2), 431–441.

Chelazzi, L., & Colombini, I. (1989). Zonation and activity patterns of two species of the genus *phaleria* latreille (Coleoptera tenebrionidae) inhabiting an equatorial and a mediterranean sandy beach. Ethology Ecology and Evolution, 1(4), 313–321. <https://doi.org/10.1080/08927014.1989.9525501>

Cheng, L. (2009). Marine Insects. Encyclopedia of Insects, 600–604. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374144-8.00167-3>

Colombini, I., Aloia, A., Bouslama, M. F., ElGtari, M., Fallaci, M., Ronconi, L., Scapini, F., & Chelazzi, L. (2002). Small-scale spatial and seasonal differences in the distribution of beach arthropods on the northwestern Tunisian coast. Are species evenly distributed along the shore? Marine Biology, 140(5), 1001–1012. <https://doi.org/10.1007/s00227-001-0771-8>

Colombini, I., Aloia, A., Fallaci, M., & Chelazzi, L. (1996). Spatial and temporal strategies in the surface activity of some sandy beach arthropods living along the French Atlantic Coast. Marine Biology, 127(2), 247–257. <https://doi.org/10.1007/BF00942110>

Colombini, I., Brilli, M., Fallaci, M., Gagnarli, E., & Chelazzi, L. (2011). Food webs of a sandy beach macroinvertebrate community using stable isotopes analysis. Acta Oecologica, 37(5), 422–432. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2011.05.010>

Colombini, I., & Chelazzi, L. (2003). INFLUENCE OF MARINE ALLOCHTHONOUS INPUT ON SANDY BEACH COMMUNITIES. Oceanography and Marine Biology: An Annual Review, 41(1997), 115–159.

Colombini, I., Fallaci, M., & Chelazzi, L. (2017). Ecology and trophic links of macroinvertebrates in a dune slack of a Mediterranean coastal ecosystem (Grosseto, Italy). AIMS Environmental Science, 4(4), 562–584. <https://doi.org/10.3934/environsci.2017.4.562>

Colombini, I., Mateo, M. Á., Serrano, O., Fallaci, M., Gagnarli, E., Serrano, L., & Chelazzi, L. (2009). On the role of *Posidonia oceanica* beach wrack for macroinvertebrates of a Tyrrhenian sandy shore. Acta Oecologica, 35(1), 32–44. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2008.07.005>

Corte, G. N., Yokoyama, L. Q., & Amaral, A. C. Z. (2014). An attempt to extend the Habitat Harshness Hypothesis to tidal flats: A case study of *Anomalocardia brasiliiana* (Bivalvia:

- Veneridae) reproductive biology. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 150(PA), 136–141. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.12.007>
- Costa, L. L., Fanini, L., Zalmon, I. R., Defeo, O., & McLachlan, A. (2022). Cumulative stressors impact macrofauna differentially according to sandy beach type: A meta-analysis. *Journal of Environmental Management*, 307(February), 114594. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2022.114594>
- Costa, L. L., Tavares, D. C., Suciú, M. C., Rangel, D. F., & Zalmon, I. R. (2017). Human-induced changes in the trophic functioning of sandy beaches. *Ecological Indicators*, 82(March), 304–315. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.07.016>
- Costa, L. L., & Zalmon, I. R. (2019a). Issues to consider when sampling the sandhopper *Atlantorchestoidea brasiliensis* (Dana, 1853) for impact assessments on sandy beaches. *Marine Biology Research*, 15(8–9), 451–457. <https://doi.org/10.1080/17451000.2019.1680848>
- Costa, L. L., & Zalmon, I. R. (2019b). Multiple metrics of the ghost crab *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) for impact assessments on sandy beaches. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 218, 237–245. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.12.013>
- Costa, L. L., & Zalmon, I. R. (2019c). Sensitivity of macroinvertebrates to human impacts on sandy beaches: A case study with tiger beetles (Insecta, Cicindelidae). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 220(February), 142–151. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.02.017>
- Costa, L. L., & Zalmon, I. R. (2021). Macroinvertebrates as umbrella species on sandy beaches. *Biological Conservation*, 253(December 2020), 108922. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108922>
- Costa, L. L., Zalmon, I. R., Fanini, L., & Defeo, O. (2020). Macroinvertebrates as indicators of human disturbances on sandy beaches: A global review. *Ecological Indicators*, 118(May), 106764. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106764>
- Crowson, R. A. (1981). *The Biology of the Coleoptera*. ACADEMIC PRESS, INC.
- Cywinska, A., Crump, D., & Lean, D. (2000). Influence of UV Radiation on Four Freshwater Invertebrates. *Photochemistry and Photobiology*, 72(5), 652. [https://doi.org/10.1562/0031-8655\(2000\)072<0652:iourof>2.0.co;2](https://doi.org/10.1562/0031-8655(2000)072<0652:iourof>2.0.co;2)
- Das Neves, L. P., Da Silva, P. D. S. R., & Bemvenuti, C. E. (2008). Temporal variability of benthic macrofauna on Cassino beach, southernmost Brazil. *Iheringia - Serie Zoologia*, 98(1), 36–44. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212008000100005>
- de Oliveira, C. A. G., Souza, G. N., & Soares-Gomes, A. (2016). Measuring burrows as a feasible non-destructive method for studying the population dynamics of ghost crabs. *Marine Biodiversity*, 46(4), 809–817. <https://doi.org/10.1007/s12526-015-0436-3>
- de Oliveira, F. R. F., & Yokoyama, L. Q. (2021). Response of *Ocypode quadrata* to storm waves on an urbanized sandy beach. *Ocean and Coastal Research*, 69, 1–11. <https://doi.org/10.1590/2675-2824069.20-339FRFO>
- Defeo, O., & Cardoso, R. S. (2002). Macroecology of population dynamics and life history traits of the mole crab *Emerita brasiliensis* in Atlantic sandy beaches of South America. 239, 169–179.
- Defeo, O., & Elliott, M. (2021). The ‘triple whammy’ of coasts under threat – Why we should be worried! *Marine Pollution Bulletin*, 163(111832).
- Defeo, O., & Gómez, J. (2005). Morphodynamics and habitat safety in sandy beaches: Life-history adaptations in a supralittoral amphipod. *Marine Ecology Progress Series*, 293(December), 143–153. <https://doi.org/10.3354/meps293143>
- Defeo, O., Gomez, J., & Lercari, D. (2001). Testing the swash exclusion hypothesis in sandy

beach populations: The mole crab *Emerita brasiliensis* in Uruguay. *Marine Ecology Progress Series*, 212, 159–170. <https://doi.org/10.3354/meps212159>

Defeo, O., & Martínez, G. (2003). The habitat harshness hypothesis revisited: Life history of the isopod *Excirolana brasiliensis* in sandy beaches with contrasting morphodynamics. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 83(2), 331–340. <https://doi.org/10.1017/S0025315403007161h>

Defeo, O., & McLachlan, A. (2005). Patterns, processes and regulatory mechanisms in sandy beach macrofauna: A multi-scale analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 295, 1–20. <https://doi.org/10.3354/meps295001>

Defeo, O., & McLachlan, A. (2011). Coupling between macrofauna community structure and beach type: A deconstructive meta-analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 433(July), 29–41. <https://doi.org/10.3354/meps09206>

Defeo, O., McLachlan, A., Armitage, D., Elliott, M., & Pittman, J. (2021). Sandy beach social-ecological systems at risk: regime shifts, collapses, and governance challenges. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 19(10), 564–573. <https://doi.org/10.1002/fee.2406>

DeNiro, M. J., & Epstein, S. (1978). Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 42(7), 495–506. <https://doi.org/10.1002/mop.25285>

Dias, N., & Sprung, M. (2003). POPULATION DYNAMICS AND PRODUCTION OF THE AMPHIPOD *ORCHESTIA GAMMARELLUS* (TALITRIDAE) IN A RIA FORMOSA SALT MARSH (SOUTHERN PORTUGAL). *Crustaceana*, 76(9), 1123–1141.

Diaz, H., & Costlow, J. D. (1972). Larval development of *Ocypode quadrata* (Brachyura: Crustacea) under laboratory conditions. *Marine Biology*, 15(2), 120–131. <https://doi.org/10.1007/BF00353640>

Dreisig, H. (1981). The Rate of Predation and Its Temperature Dependence in a Tiger Beetle, *Cicindela Hybrida*. *Oikos*, 36(2), 196. <https://doi.org/10.2307/3544446>

Duffy, J. E., Cardinale, B. J., France, K. E., McIntyre, P. B., Thébault, E., & Loreau, M. (2007). The functional role of biodiversity in ecosystems: Incorporating trophic complexity. *Ecology Letters*, 10(6), 522–538. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01037.x>

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(SUPPL.), 25–40. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(03\)00045-3](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(03)00045-3)

Dugan, J. E., Jaramillo, E., Hubbard, D. M., Contreras, H., & Duarte, C. (2004). Competitive interactions in macroinfaunal animals of exposed sandy beaches. *Oecologia*, 139(4), 630–640. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1547-x>

Ehlers, E., & Krafft, T. (2006). *Earth System Science in the Anthropocene*. In Springer. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.

Eshky, A. A., Al-Wassia, A. H., Atkinson, R. J. A., & Taylor, A. C. (1990). Branchial ventilation in the ghost crab, *Ocypode saratan* (Forskål). *Marine Behaviour and Physiology*, 16(4), 237–248. <https://doi.org/10.1080/10236249009378752>

Eshky, A. A., Atkinson, R. J. A., & Taylor, A. C. (1988). Effects of temperature on oxygen consumption and heart rate in the semi-terrestrial crab, *Ocypode saratan* (Forskål). *Marine Behaviour and Physiology*, 13(4), 341–358. <https://doi.org/10.1080/10236248809378684>

Evans, S. M., Cram, A., Eaton, K., Torrance, R., & Wood, V. (1976). Foraging and agonistic behaviour in the ghost crab *Ocypode kuhlii* de Haan. *Marine Behaviour and Physiology*, 4(2),

121–135. <https://doi.org/10.1080/10236247609386946>

Fanini, L., Cantarino, C. M., & Scapini, F. (2005). Relationships between the dynamics of two *Talitrus saltator* populations and the impacts of activities linked to tourism. *Oceanologia*, 47(1), 93–112.

Fanini, L., Defeo, O., Cecilia Do, S., & Felicita, S. (2009). Testing the habitat safety hypothesis with behavioural field experiments: Amphipod orientation on sandy beaches with contrasting morphodynamics. *Marine Ecology Progress Series*, 392, 133–141. <https://doi.org/10.3354/meps08219>

Fitak, R. R. and Johnsen, S. (2017). Bringing the analysis of animal orientation data full circle: model-based approaches with maximum likelihood. *Journal of Experimental Biology*, 220, 3878–3882. doi: 10.1242/jeb.167056

Fox J, Weisberg S (2019). *An R Companion to Applied Regression*, Third edition. Sage, Thousand Oaks CA. <<https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>>.

Ghalambor, C. K., McKay, J. K., Carroll, S. P., & Reznick, D. N. (2007). Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology*, 21(3), 394–407. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01283.x>

Gonçalves, S. C., & Ferreira, S. M. F. (2021). Sandy Beaches as Endangered Ecosystems. In *Sandy Beaches as Endangered Ecosystems*. <https://doi.org/10.1201/9780429053252>

González, S. A., Yáñez-Navea, K., & Muñoz, M. (2014). Effect of coastal urbanization on sandy beach coleoptera *Phaleria maculata* (Kulzer, 1959) in northern Chile. *Marine Pollution Bulletin*, 83(1), 265–274. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.03.042>

Gotceitas, V., & Colgan, P. (1989). Predator foraging success and habitat complexity: quantitative test of the threshold hypothesis. *Oecologia*, 80(2), 158–166. <https://doi.org/10.1007/BF00380145>

Gül, M. R., & Griffen, B. D. (2018). Impacts of human disturbance on ghost crab burrow morphology and distribution on sandy shores. *PLoS ONE*, 13(12), 1–17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209977>

Gül, M. R., & Griffen, B. D. (2020). Diet, energy storage, and reproductive condition in a bioindicator species across beaches with different levels of human disturbance. *Ecological Indicators*, 117(April). <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106636>

Haley, S. R. (1972). Reproductive Cycling in the Ghost Crab, *Ocypode Quadrata* (Fabr.) (Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana*, 23(1), 1–11. <https://doi.org/10.1163/156854072X00011>

HALINSKI, R. S., & FELDT, L. S. (1970). The Selection of Variables in Multiple Regression Analysis. *Journal of Educational Measurement*, 7(3), 151–157. <https://doi.org/10.1111/j.1745-3984.1970.tb00709.x>

Harris, L., Nel, R., Holness, S., Sink, K., & Schoeman, D. (2014). Setting conservation targets for sandy beach ecosystems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 150(PA), 45–57. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.05.016>

Harris, L. R., Harris, K. A., & Nel, R. (2019). Food preferences of two sandy beach scavengers with different foraging strategies. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 219, 120–127. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.02.001>

Hines, A. H. (1986). LARVAL INVERTEBRATE WORKSHOP LARVAL PATTERNS IN THE LIFE HISTORIES OF BRACHYURAN CRABS (CRUSTACEA, DECAPODA, BRACHYURA). *BULLETIN OF MARINE SCIENCE*, 39(2), 444–466.

- Hixon, M. A., Anderson, T. W., Buch, K. L., Johnson, D. W., McLeod, B. J., & Stallings, C. D. (2012). Density Dependence and Population Regulation in Marine Fish : a large-scale, long term field manipulation. *Ecology*, 82(4), 467–489.
- Hurtubise, R. D., Havel, J. E., & Little, E. E. (1998). The effects of ultraviolet-B radiation on freshwater invertebrates: Experiments with a solar simulator. *Limnology and Oceanography*, 43(6), 1082–1088. <https://doi.org/10.4319/lo.1998.43.6.1082>
- Jackson, A. L., Inger, R., Parnell, A. C., & Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, 80(3), 595–602. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x>
- Jackson, A., Parnell, A. (2023) SIBER: Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. R package version 2.1.9, <<https://CRAN.R-project.org/package=SIBER>>.
- James, R. J., & Fairweather, P. G. (1996). Spatial variation of intertidal macrofauna on a sandy ocean beach in Australia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 43(1), 81–107. <https://doi.org/10.1006/ecss.1996.0058>
- Jammalamadaka, S. Rao and SenGupta, A. (2001). Topics in Circular Statistics. In World Scientific.
- Kakati, V. S. (2005). Larva I Development of Ghost Crab *Ocypode ceratophthalma* (Pallas) under Laboratory Conditions. AFSIB Mangalore. ICAR, UAS(B). KVAFSU(B) & FFT, 8, 91–99.
- Kammler, M., & Schernewski, G. (2004). Spatial and temporal analysis of beach tourism using webcam and aerial photographs. *Coastline Reports*, 2, 121–128. http://www2010.euccd.de/plugins/coastline_reports/pdf/cr2/Kammler_Schernewski.pdf
- Knisley, C. B., Hill, J. M., & Schulz, C. A. (1998). Distribution and Abundance of *Cicindela dorsalis dorsalis* , the Northeastern Beach Tiger Beetle , Along the Western Shoreline of the Chesapeake Bay in Virginia. *Banisteria*, 12(12), 23–29.
- Landler, L., Ruxton, G. D., & Malkemper, E. P. (2019). The Hermans-Rasson test as a powerful alternative to the Rayleigh test for circular statistics in biology. *BMC Ecology*, 19(1), 4–11. <https://doi.org/10.1186/s12898-019-0246-8>
- Laurino, I. R. A., Lima, T. P., & Turra, A. (2023). Effects of natural and anthropogenic storm-stranded debris in upper-beach arthropods: Is wrack a prey hotspot for birds? *Science of the Total Environment*, 857(July 2022). <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.159468>
- Layman, C. A., Arrington, D. A., Montaña, C. G., & Post, D. M. (2007). CAN STABLE ISOTOPE RATIOS PROVIDE FOR COMMUNITY-WIDE MEASURES OF TROPHIC STRUCTURE? *Ecology*, 88(1), 42–48.
- Lercari, D., Bergamino, L., & Defeo, O. (2010). Trophic models in sandy beaches with contrasting morphodynamics: Comparing ecosystem structure and biomass flow. *Ecological Modelling*, 221(23), 2751–2759. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.08.027>
- Logan, J. M., Jardine, T. D., Miller, T. J., Bunn, S. E., Cunjak, R. A., & Lutcavage, M. E. (2008). Lipid corrections in carbon and nitrogen stable isotope analyses: Comparison of chemical extraction and modelling methods. *Journal of Animal Ecology*, 77(4), 838–846. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01394.x>
- Lucrezi, S. (2015). Ghost crab populations respond to changing morphodynamic and habitat properties on sandy beaches. *Acta Oecologica*, 62, 18–31. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2014.11.004>
- Lucrezi, S., & Schlacher, T. A. (2010). Impacts of off-road vehicles (ORVs) on burrow architecture of ghost crabs (Genus *Ocypode*) on sandy beaches. *Environmental Management*, 45(6), 1352–1362. <https://doi.org/10.1007/s00267-010-9491-5>

- Lucrezi, S., & Schlacher, T. A. (2014). The Ecology of Ghost Crabs. *Oceanography and Marine Biology, Rafinesque* 1815, 201–256. <https://doi.org/10.1201/b17143-5>
- Lyubchanskii, I. I., Dudko, R. Y., Tiunov, A. V., & Mordkovich, V. G. (2015). Trophic structure of ground-dwelling insects in the coastal zone of a salt lake in southern Siberia based on the data of isotopic analysis. *Arid Ecosystems*, 5(4), 222–229. <https://doi.org/10.1134/S2079096115040083>
- Machado, P. M., Costa, L. L., Suciú, M. C., Tavares, D. C., & Zalmon, I. R. (2016). Extreme storm wave influence on sandy beach macrofauna with distinct human pressures. *Marine Pollution Bulletin*, 107(1), 125–135. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.04.009>
- Machado, P. M., Tavares, D. C., & Zalmon, I. R. (2019). Synergistic effect of extreme climatic events and urbanization on population density of the ghost crab *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787). *Marine Ecology*, 40(2), 1–9. <https://doi.org/10.1111/maec.12525>
- Mardia, K. V., & Jupp, P. (2000). *Directional Statistics*.
- Masselink, G., & Kroon, A. (2009). Morphology and Morphodynamics of Sandy Beaches. *Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS)*, 1–23.
- Mccallum, H. (2008). Population parameters: Estimation for ecological models. In *Population Parameters: Estimation for Ecological Models* (Issue June). <https://doi.org/10.1002/9780470757468>
- McLachlan, A., & Defeo, O. (2017). *The ecology of sandy shores*. ACADEMIC PRESS, INC.
- McLachlan, A., & Defeo, O. (2017). *The ecology of sandy shores* (Issue 3).
- McLachlan, A., & Dorvlo, A. (2005). Global patterns in sandy beach macrobenthic communities. *Journal of Coastal Research*, 21(4), 674–687. <https://doi.org/10.2112/03-0114.1>
- McLachlan, A., & Erasmus, T. (1983). *Sandy Beaches as Ecosystems*.
- McLachlan, A., Jaramillo, E., Defeo, O., Dugan, J., de Ruyck, A., & Coetzee, P. (1995). Adaptations of bivalves to different beach types. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 187(2), 147–160. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(94\)00176-E](https://doi.org/10.1016/0022-0981(94)00176-E)
- McLachlan, A., Jaramillo, E., Donn, T. E., & Wessels, F. (1993). Geographical Comparison Communities and their Control by the Physical Environment: A Geographical Comparison. *Journal of Coastal Research*, 15(15), 27–38.
- Mendonça, C. J., de Sousa, E. F., Bouhid Andre, R. G., da Silva, B. B., & Jesus Ferreir, N. de. (2012). Assessment of Evapotranspiration in North Fluminense Region, Brazil, Using Modis Products and Sebal Algorithm. *Evapotranspiration - Remote Sensing and Modeling*. <https://doi.org/10.5772/17033>
- Morrow, K., Bell, S. S., & Tewfik, A. (2014). Variation in ghost crab trophic links on sandy beaches. *Marine Ecology Progress Series*, 502, 197–206. <https://doi.org/10.3354/meps10728>
- Muehe, D. (2006). Erosion in the Brazilian coastal zone: an overview. *Journal of Coastal Researches*, 2004(39), 43–48. http://siaiacad09.univali.br/ics2004/arquivos/07_dieter.pdf
- Murdoch, W. W. (1969). Switching in General Predators: Experiments on Predator Specificity and Stability of Prey Populations. *Ecological Monographs*, 39(4), 335–354.
- Murdoch, W. W. (1994). Population regulation in theory and practice. *Ecology*, 75(2), 271–287. <https://doi.org/10.2307/1939533>
- Newell, R. C. (1969). Effect of fluctuations in temperature on the metabolism of intertidal invertebrates. *Integrative and Comparative Biology*, 9(2), 293–307. <https://doi.org/10.1093/icb/9.2.293>

- Noy-Meir, I. (1979). Structure and function of desert ecosystems. *Israel Journal of Botany*, 28(1), 1–19. <https://doi.org/10.1080/0021213X.1979.10676851>
- Ocaña, F. A., Olmos-García, R. E., de Jesús-Carrillo, R. M., Noreña-Barroso, E., & Guerra-Castro, E. (2023). Spatiotemporal patterns of macrophyte subsidies to sandy beaches of Yucatán, Mexico. *Regional Studies in Marine Science*, 63, 102979. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2023.102979>
- Orlando, L., Ortega, L., & Defeo, O. (2021). Perspectives for sandy beach management in the Anthropocene: Satellite information, tourism seasonality, and expert recommendations. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 262(April), 107597. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107597>
- Paine, R. T. (1969). The Pisaster-Tegula Interaction : Prey Patches , Predator Food Preference , and Intertidal Community Structure. *Ecology*, 50(6), 950–961.
- Pearson, D., & Cassola, F. (1992). World-Wide Species Richness Patterns Of Tiger-Beetles (Coleoptera: Cicindelidae): Indicator Taxon For Biodiversity And Conservation Studies. *Conservation Biology*, 6(3), 376–391.
- Pearson, D. L. (1988). Biology of Tiger Beetles. *Annual Review of Entomology*, 33(1), 123–147. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.33.010188.001011>
- Peña-Toribio, A., López-López, E., Flores-Martínez, J. J., Sanchez-Cordero, V., Gómez-Lunar, Z., & Ruiz, E. A. (2017). Genetic diversity of the atlantic ghost crab *Ocypode quadrata* (Decapoda: Ocypodidae) in two beaches with different anthropogenic disturbance in the north coast of Veracruz, Mexico. *Tropical Conservation Science*, 10, 1–9. <https://doi.org/10.1177/1940082917710388>
- Pennafirme, S., & Soares-Gomes, A. (2022). Population dynamics and reproductive biology of the sandhopper *Atlantorchestoidea brasiliensis* (Amphipoda: Talitridae) of a sandy beach in Southwestern Atlantic Coast. *Journal of Natural History*, 56(13–16), 989–1005. <https://doi.org/10.1080/00222933.2022.2101957>
- Pewsey, A., Neuhauser, M., & Ruxton, G. D. (2013). *Circular Statistics in R*. Oxford University Press, Inc.
- Pienkowski, M. (1983). Surface activity of some intertidal invertebrates in relation to temperature and the foraging behaviour of their shorebird predators. *Marine Ecology Progress Series*, 11(January 1983), 141–150. <https://doi.org/10.3354/meps011141>
- Pombo, M., & Turra, A. (2013). Issues to be considered in counting burrows as a measure of atlantic ghost crab populations, an important bioindicator of sandy beaches. *PLoS ONE*, 8(12), 1–7. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0083792>
- R Core Team (2023). *_R_: A Language and Environment for Statistical Computing_*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<https://www.R-project.org/>>.
- Rae, C., Hyndes, G. A., & Schlacher, T. A. (2019). Trophic ecology of ghost crabs with diverse tastes: Unwilling vegetarians. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 224(July 2018), 272–280. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.02.023>
- Raffaelli, D., & Hawkins, S. S. J. (1996). Intertidal ecology. In *Kluwer Academic Publishers* (Vol. 136, Issue 3439). KLUWER ACADEMIC PUBLISHERS. <https://doi.org/10.2307/1352485>
- Rangel, D. F., Nobre Da Silva, E. F., & Costa, L. L. (2021). Occurrence and Behaviour of Shorebirds Depend on Food Availability and Distance of Beaches from Urban Settlements. *Acta Ornithologica*, 56(2), 217–226. <https://doi.org/10.3161/00016454AO2021.56.2.008>
- Reyes-Martínez, M. J., Lercari, D., Ruíz-Delgado, M. C., Sánchez-Moyano, J. E., Jiménez-Rodríguez, A., Pérez-Hurtado, A., & García-García, F. J. (2015). Human Pressure on Sandy

Beaches: Implications for Trophic Functioning. *Estuaries and Coasts*, 38(5), 1782–1796. <https://doi.org/10.1007/s12237-014-9910-6>

Reyes-Martínez, M. J., Ruíz-Delgado, M. C., Sánchez-Moyano, J. E., & García-García, F. J. (2015). Response of intertidal sandy-beach macrofauna to human trampling: An urban vs. natural beach system approach. *Marine Environmental Research*, 103, 36–45. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2014.11.005>

Ricklefs, R. E. (2010). *A Economia da Natureza* (6th ed.). Guanabara Koogan.

Rossi, F., Olabarria, C., Incera, M., & Garrido, J. (2010). The trophic significance of the invasive seaweed *Sargassum muticum* in sandy beaches. *Journal of Sea Research*, 63(1), 52–61. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2009.09.005>

Ruedrich, J., Bartelsen, T., Dohrmann, R., & Siegesmund, S. (2011). Moisture expansion as a deterioration factor for sandstone used in buildings. *Environmental Earth Sciences*, 63(7), 1545–1564. <https://doi.org/10.1007/s12665-010-0767-0>

Sampaio, L., Freitas, R., Máguas, C., Rodrigues, A., & Quintino, V. (2010). Coastal sediments under the influence of multiple organic enrichment sources: An evaluation using carbon and nitrogen stable isotopes. *Marine Pollution Bulletin*, 60(2), 272–282. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2009.09.008>

Sangbakembi-Ngounou, C., Costantini, C., Longo-Pendy, N. M., Ngoagouni, C., Akone-Ella, O., Rahola, N., Cornelie, S., Kengne, P., Nakouné, E. R., Komas, N. P., & Ayala, D. (2022). Diurnal biting of malaria mosquitoes in the Central African Republic indicates residual transmission may be “out of control.” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 119(21), 1–11. <https://doi.org/10.1073/pnas.2104282119>

Scapini, F., Buiatti, M., De Matthaeis, E., & Mattoccia, M. (1995). Orientation behaviour and heterozygosity of sandhopper populations in relation to stability of beach environments. *Journal of Evolutionary Biology*, 8(1), 43–52. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1995.8010043.x>

Scapini, F., Innocenti Degli, E., & Defeo, O. (2019). Behavioral adaptations of sandy beach macrofauna in face of climate change impacts: A conceptual framework. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 225(April), 106236. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.05.018>

Scapini, F., & Ottaviano, O. (2010). The possible use of sandhoppers as bioindicators of environmental stress on sandy beaches Posibilidades de utilización de talítridos como bioindicadores de estrés ambiental en playas de arena. *Zool. Baetica*, 33–44.

Schlacher, T. (2014). The Ecology of Ghost Crabs. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 52, 201–256. <https://doi.org/10.1201/b17143-5>

Schlacher, T. A., Schoeman, D. S., Dugan, J., Lastra, M., Jones, A., Scapini, F., & Mclachlan, A. (2008). Sandy beach ecosystems: Key features, sampling issues, management challenges and climate change impacts. *Marine Ecology*, 29(SUPPL. 1), 70–90. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2007.00204.x>

Schlacher, T. A., Strydom, S., & Connolly, R. M. (2013). Multiple scavengers respond rapidly to pulsed carrion resources at the land-ocean interface. *Acta Oecologica*, 48, 7–12. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2013.01.007>

Schlesinger, M. D., & Novak, P. G. (2011). Status and conservation of an imperiled tiger beetle fauna in New York State, USA. *Journal of Insect Conservation*, 15(6), 839–852. <https://doi.org/10.1007/s10841-011-9382-y>

Schneider, C. A., Rasband, W. S., & Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9(7), 671–675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>

- Siqueira, S. G. L., Mansur, K. F. R., Iwasa-Arai, T., & Leite, F. P. P. (2021). First observations on surface activity of sandy beach arthropods at the pristine marine reserve of Rocas Atoll, northeastern Brazil. *Regional Studies in Marine Science*, 44, 101765. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2021.101765>
- Soffiati, A. (2013). As lagoas do norte fluminense. In *Educação* (Vol. 1).
- Sommer, U., & Worm, B. (2002). Competition and Coexistence (Issue November 2017). Springer-Verlag Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-56166-5>
- Souza, D. G. C., Petracco, M., Danin, A. P. F., & Pombo, M. (2021). Population structure and use of space by ghost crabs (*Brachyura: Ocypodidae*) on an equatorial, macrotidal sandy beach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 258(July 2020), 107376. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107376>
- Statzner, B., & Moss, B. (2004). Linking ecological function, biodiversity and habitat: A mini-review focusing on older ecological literature. *Basic and Applied Ecology*, 5(2), 97–106. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00221>
- Tewfik, A., Bell, S. S., McCann, K. S., & Morrow, K. (2016). Predator diet and trophic position modified with altered habitat morphology. *PLoS ONE*, 11(1), 1–22. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0147759>
- Thomas, C. D. (2020). The development of Anthropocene biotas. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 375(1794). <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0113>
- Tilman, D. (1986). A consumer-resource approach to community structure. *Integrative and Comparative Biology*, 26(1), 5–22. <https://doi.org/10.1093/icb/26.1.5>
- Tiralongo, F., Messina, G., Marino, S., Bellomo, S., Vanadia, A., Borzì, L., Tibullo, D., Di Stefano, A., & Lombardo, B. M. (2020). Abundance, distribution and ecology of the tufted ghost crab *Ocypode cursor* (Linnaeus, 1758) (Crustacea: Ocypodidae) from a recently colonized urban sandy beach, and new records from Sicily (central Mediterranean Sea). *Journal of Sea Research*, 156(September 2019), 101832. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2019.101832>
- The MathWorks Inc. (2022). MATLAB version: 9.13.0 (R2022b), Natick, Massachusetts: The MathWorks Inc.
- Turchin, P. (2003). *Complex Population Dynamics*. PRINCETON UNIVERSITY PRESS.
- Van Tomme, J., Degraer, S., & Vincx, M. (2014). Role of predation on sandy beaches: Predation pressure and prey selectivity estimated by laboratory experiments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 451, 115–121. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.11.009>
- VanBlaricom, G. R., & Estes, J. A. (1988). *The Community Ecology of Sea Otters*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Veloso, V. G., Cardoso, R. S., & Fonseca, D. B. (1997). Spatio Temporal Characterization of Intertidal Macrofauna At Prainha Beach (Rio De Janeiro State). In *Oecologia Brasiliensis* (Vol. 03, Issue 01, pp. 213–225). <https://doi.org/10.4257/oeco.1997.0301.14>
- Veloso, V. G., Sallorenzo, I. A., Barros, W. K. A., & de Souza, G. N. (2012). Analysis of feeding behavior and food consumption rate of *Atlantorchestoidea brasiliensis* (Crustacea: Talitridae). *Ciencias Marinas*, 38(4), 653–664. <https://doi.org/10.7773/cm.v38i4.2108>
- Venekey, V., dos Santos, P. J. P., & da Fonsêca-Genevois, V. G. (2014). The influence of tidal and rainfall cycles on intertidal nematodes: A case study in a tropical sandy beach. *Brazilian Journal of Oceanography*, 62(4), 245–256. <https://doi.org/10.1590/S1679-87592014061706204>
- Verity, P. G., & Smetacek, V. (1996). Organism life cycles, predation, and the structure of

marine pelagic ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 130(1–3), 277–293. <https://doi.org/10.3354/meps130277>

Ward, M. A., & Mays, J. D. (2014). Survey of a coastal tiger beetle species, *Cicindela marginata* Fabricius, in Maine. *Northeastern Naturalist*, 21(4), 574–586. <https://doi.org/10.1656/045.021.0412>

Weinstein, R. B., & Full, R. J. (1994). Thermal Dependence of Locomotor Energetics and Endurance Capacity in the Ghost Crab, *Ocypode quadrata*. *Physiological Zoology*, 67(4), 855–872. <https://doi.org/10.1086/physzool.67.4.30163868>

Williams, B. A., Watson, J. E. M., Beyer, H. L., & Klein, C. J. (2021). The global rarity of intact coastal regions. *BioRxiv*.

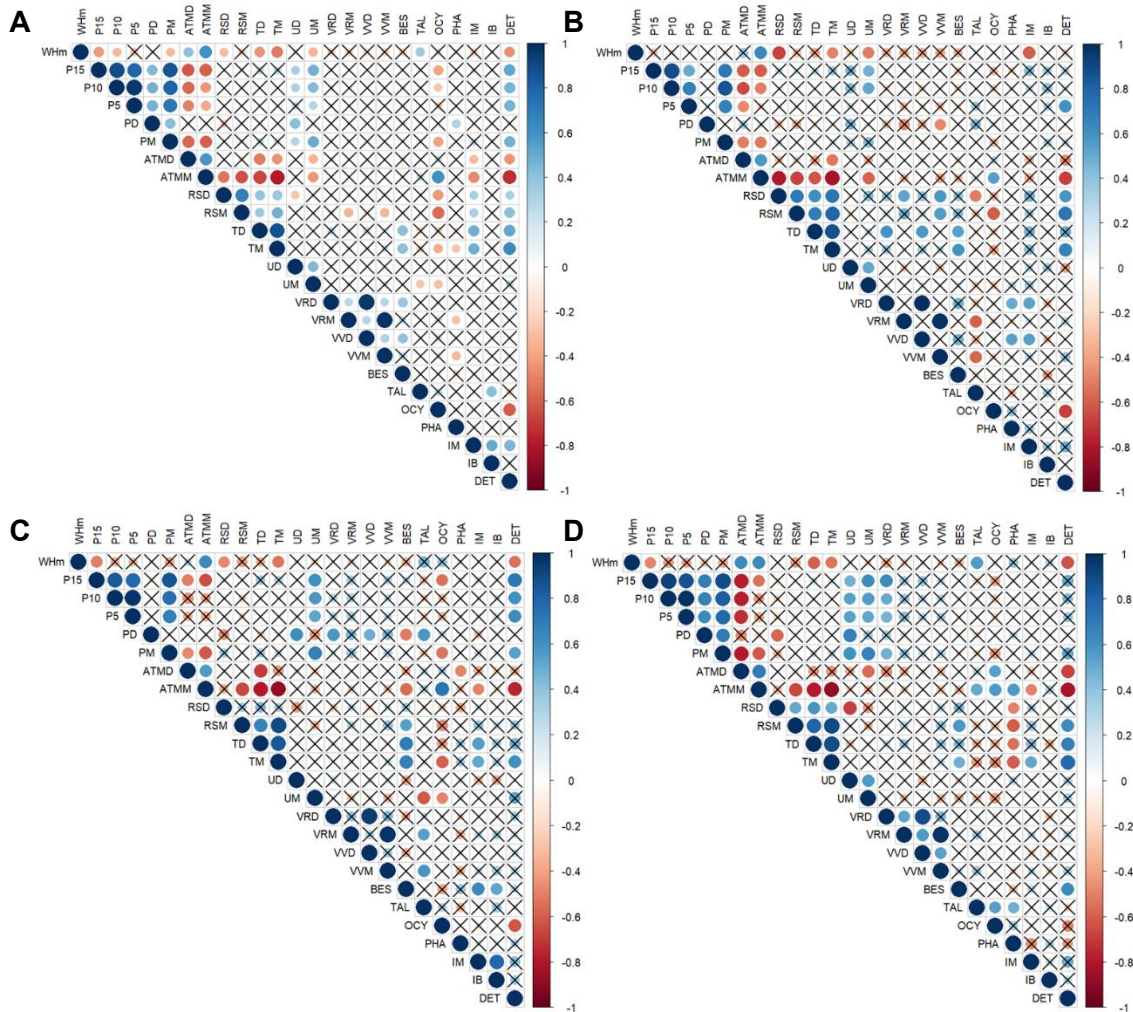
Wolcott, T. G. (1978). Ecological role of ghost crabs, *Ocypode quadrata* (Fabricius) on an ocean sandy beach: scavengers or predator? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 31, 67–82.

Wyatt Hoback, W., Higley, L. G., & Stanley, D. W. (2001). Tigers eating tigers: Evidence of intraguild predation operating in an assemblage of tiger beetles. *Ecological Entomology*, 26(4), 367–375. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2001.00333.x>

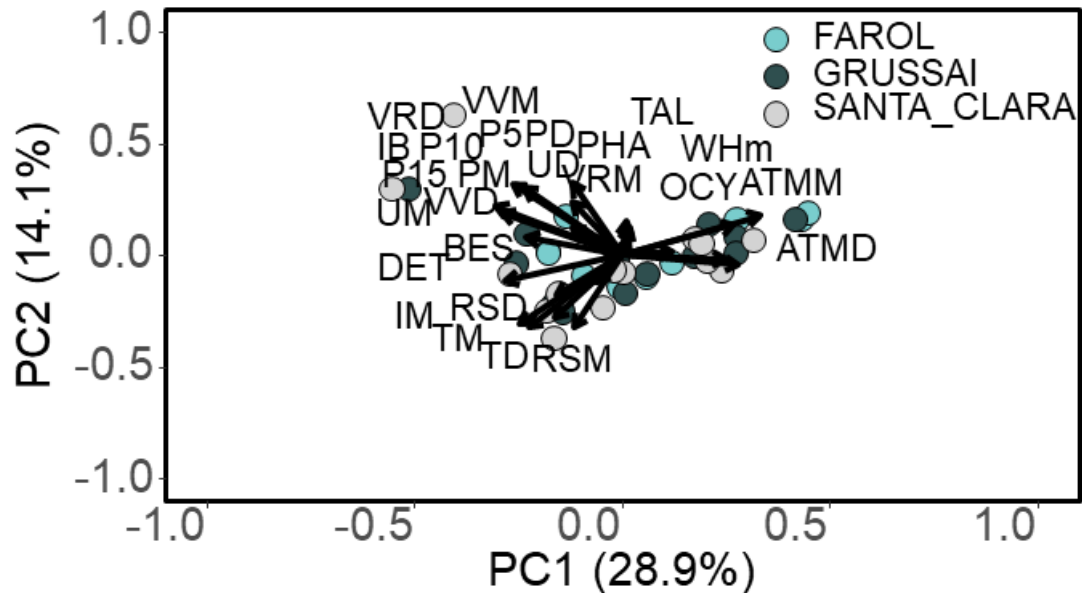
Ylönen, H. (1994). Vole cycles and antipredatory behaviour. *Trends in Ecology and Evolution*, 9(11), 426–430. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90125-2](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90125-2)

Zacharias, M. A., & Roff, J. C. (2001). Use of focal species in marine conservation and management: A review and critique. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 11(1), 59–76. <https://doi.org/10.1002/aqc.429>

10. ANEXOS



Anexo 1. Correlograma entre as variáveis e abundâncias de invertebrados. A – Correlograma geral considerando todas as praias. B – Correlograma da praia de Farol de São Tomé. C – Correlograma da praia de Grussaí. D- Correlograma da praia de Santa Clara. WHm = Altura de onda; PD = Precipitação acumulada de 15 dias; PD = Precipitação acumulada de 10 dias; PD = Precipitação acumulada de 5 dias; PD = Precipitação acumulada do dia; PM = Precipitação acumulada do mês; ATMD = Pressão atmosférica média do dia; ATMM = Pressão atmosférica média do mês; RSD = Radiação solar média do dia; RSM = Radiação solar média do mês; TD = Temperatura média do dia; TM = Temperatura média do mês; UD = Umidade média do dia; UM = Umidade média do mês; VRD = Velocidade média de rajada dos ventos no dia; VRM = Velocidade média de rajada de ventos no mês; VVD = Velocidade média dos ventos no dia; VVM = Velocidade média dos ventos no mês; BES = Abundância média de besouro-tigre; TAL = Abundância média de pulga-da-praia; OCY = Abundância média de caranguejo-fantasma; PHA = Abundância média de joaninha-dourada; IM = Inclinação média da praia; IB = Inclinação média da berma; DET = Cobertura de detritos.

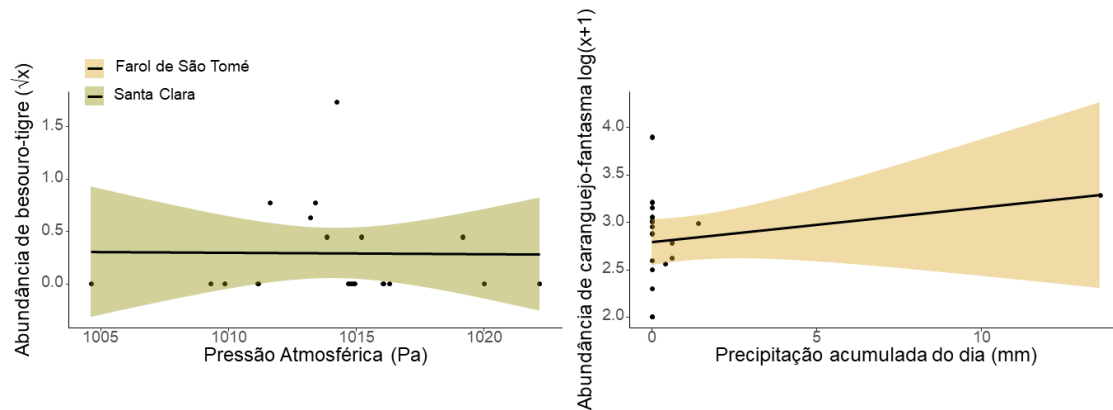


Anexo 2. Análise de Componentes Principais (PCA) realizada entre as variáveis preditoras ambientais para caracterizar as praias. Os nomes foram ajustados manualmente para possibilitar a visualização. WHm = Altura de onda; PD = Precipitação acumulada de 15 dias; PD = Precipitação acumulada de 10 dias; PD = Precipitação acumulada de 5 dias; PD = Precipitação acumulada do dia; PM = Precipitação acumulada do mês; ATMD = Pressão atmosférica média do dia; ATM_M = Pressão atmosférica média do mês; RSD = Radiação solar média do dia; RSM = Radiação solar média do mês; TD = Temperatura média do dia; TM = Temperatura média do mês; UD = Umidade média do dia; UM = Umidade média do mês; VRD = Velocidade média de rajada dos ventos no dia; VRM = Velocidade média de rajada de ventos no mês; VVD = Velocidade média dos ventos no dia; VVM = Velocidade média dos ventos no mês; BES = Abundância média de besouro-tigre; TAL = Abundância média de pulga-da-praia; OCY = Abundância média de caranguejo-fantasma; PHA = Abundância média de joaninha-dourada; IM = Inclinação média da praia; IB = Inclinação média da berma; DET = Cobertura de detritos.

Farol de São Tomé	logLik	AIC	Delta	Weight
Besouro-tigre				
TD	-22,75	51,50	0,00	0,17
TD + PD	-22,28	52,60	1,06	0,10
TD + WHM	-22,50	53,00	1,51	0,08
Pulga-da-praia				
UD + VVD + WHM + IM	-2,33	16,70	0,00	0,22
UD + VVD + WHM + IM + PD	-1,93	17,90	1,19	0,12
UD + VVD + WHM + IM + PM	-1,99	18,00	1,32	0,12
Caranguejo-fantasma				
IM + PD + PM + TD + UD + WHM	23,41	-30,80	0,00	0,23
IM + PD + PM + UD + ATMD + VVD	23,25	-30,50	0,31	0,19
IM + PD + PM + TD + UD + WHM + VVD	24,16	-30,30	0,49	0,18
Joaninha-dourada				
ATMD + PD + PM + TD + UD + VVD + WHM	13,25	-8,50	0,00	0,73
ATMD + PD + PM + TD + UD + VVD + WHM + IM	13,25	-6,50	1,99	0,27
Grussaí				
Besouro-tigre				
ATMD + IB + DET + RSD + TD + VVD + WHM	-36,75	91,50	0,00	0,30
ATMD + IB + RSD + TD + VVD + WHM	-38,18	92,40	0,86	0,19
IB + DET + RSD + TD + VVD + WHM	-39,07	94,10	2,64	0,08
Pulga-da-praia				
IB + PD + PM + WHM	-1,94	15,90	0,00	0,08
IB + PD + PM + UD	-1,94	15,90	0,01	0,08
IB + PD + PM	-3,01	16,00	0,15	0,07
Caranguejo-fantasma				
DET + PM + TD + UD + VVD + WHM	1,06	13,90	0,00	0,49
DET + TD + UD + VVD + WHM	-0,50	15,00	1,13	0,28
PM + TD + UD + VVD + WHM	-1,45	16,90	3,01	0,11
Joaninha-dourada				
DET + RSD + TD + WHM	-30,07	72,10	0,00	0,37
RSD + TD + WHM	-31,49	73,00	0,84	0,24
DET + RSD + TD + WHM + PD	-29,59	73,20	1,04	0,22
Santa Clara				
Besouro-tigre				
ATMD + DET	-0,64	9,30	0,00	0,27
ATMD + DET + WHM	0,16	9,70	0,39	0,22
ATMD + DET + TD	-0,41	10,80	1,54	0,12
Pulga-da-praia				
IB + WHM	-86,32	180,60	0,00	0,10
IB + WHM + VVD	-85,81	181,60	0,99	0,06
IB + WHM + ATMD	-85,91	181,80	1,17	0,06
Caranguejo-fantasma				
ATMD + IB + IM + UD	-4,60	21,20	0,00	0,20
ATMD + IB + IM + UD + VVD	-3,69	21,40	0,17	0,18
ATMD + IB + IM + UD + RSD	-4,25	22,50	1,30	0,10
Joaninha-dourada				
ATMD + IB + IM + WHM	14,38	-16,80	0,00	0,14
ATMD + IB + IM + WHM + PD	15,11	-16,20	0,55	0,11
ATMD + IB + IM + WHM + RSD	14,73	-15,50	1,31	0,07

Anexo 3. Três melhores modelos de cada seleção de modelos mais parcimoniosos utilizados para as regressões múltiplas seguindo o Critério de Informação de Akaike. WHm = Altura de onda; PD = Precipitação acumulada de 15 dias; PD = Precipitação acumulada de 10 dias; PD = Precipitação acumulada de 5 dias; PD = Precipitação acumulada do dia; PM = Precipitação acumulada do mês; ATMD = Pressão atmosférica média do dia; ATM_M = Pressão atmosférica média do mês; RSD = Radiação solar média do dia; RSM = Radiação solar média do mês; TD = Temperatura média do dia; TM = Temperatura média do mês; UD = Umidade média do dia; UM = Umidade média do mês; VRD =

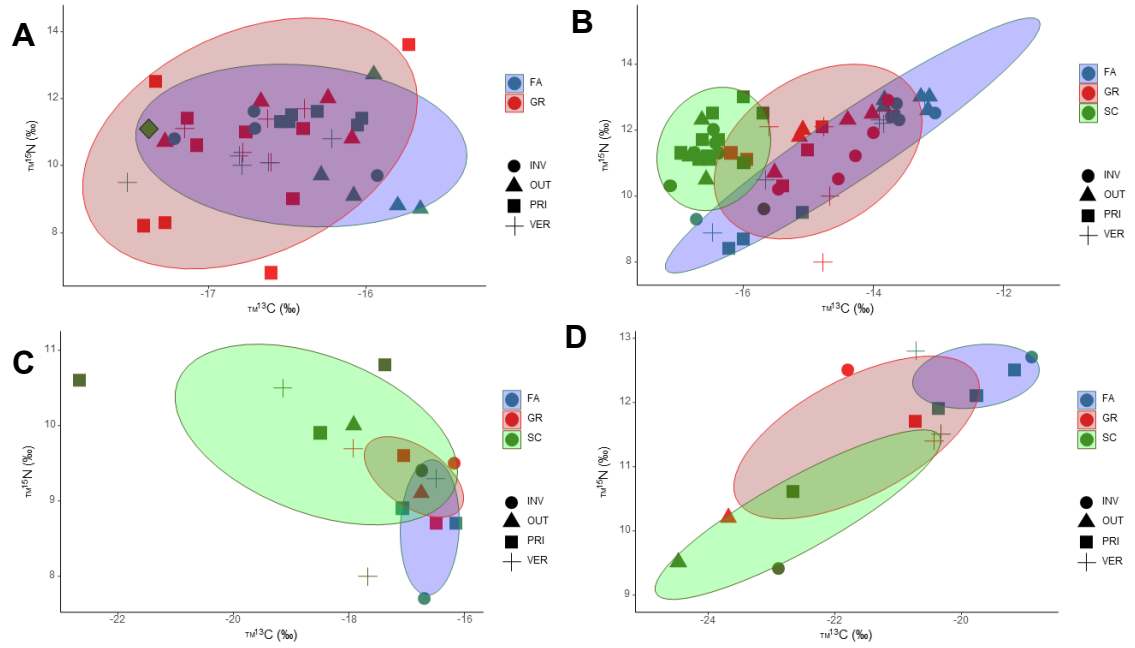
Velocidade média de rajada dos ventos no dia; VRM = Velocidade média de rajada de ventos no mês; VVD = Velocidade média dos ventos no dia; VVM = Velocidade média dos ventos no mês; IM = Inclinação média da praia; IB = Inclinação média da berma; DET = Cobertura de detritos.



Anexo 4. Relações influenciadas por outliers ou não lineares. A linha representa o modelo de regressão bivariada e a área sombreada o intervalo de confiança do modelo a um nível de 95% de confiança.

Anexo 5. Sobreposição do nicho de cada espécie entre praias (área de sobreposição/área total do nicho da espécie na praia). Para Joanhina-dourada e pulga-da-praia foram utilizadas elipses com intervalo de confiança de 50%. Para besouro-tigre e caranguejo-fantasma utilizou-se elipses com intervalo de confiança de 90%. NA = Devido ao baixo número de indivíduos, não foi possível calcular as elipses.

Joanhina-dourada			
	Farol de São Tomé	Grussaí	Santa Clara
Farol de São Tomé		0,127	<0,001
Grussaí	0,544		0,524
Santa Clara	<0,001	0,39	
Pulga-da-praia			
	Farol de São Tomé	Grussaí	Santa Clara
Farol de São Tomé		0,51	0,046
Grussaí	0,398		0,174
Santa Clara	0,112	0,549	
Besouro-tigre			
	Farol de São Tomé	Grussaí	Santa Clara
Farol de São Tomé		0,564	NA
Grussaí	0,826		NA
Santa Clara	NA	NA	
Caranguejo-fantasma			
	Farol de São Tomé	Grussaí	Santa Clara
Farol de São Tomé		0,488	<0,001
Grussaí	0,582		0,199
Santa Clara	<0,001	0,052	



Anexo 6. Sobreposição de nicho do besouro-tigre (A), caranguejo-fantasma (B), joaninha-dourada (C) e pulga-da-praia (D) em diferentes praias. Os pontos representam cada amostra e a área sombreada indica um intervalo de 95% de confiança para a distribuição de besouro-tigre e caranguejo-fantasma e 50% para pulga-da-praia e joaninha-dourada. FA = Farol de São Tomé; GR = Grussaí; SC = Santa Clara. INV = Inverno; OUT = Outono; PRI = Primavera; VER = Verão.

Anexo 7. Parâmetros utilizados para construção dos modelos predador-presa em cada praia e para cada possibilidade de interação entre os objetos de estudo. α = taxa de crescimento intrínseco da presa; β = taxa de predação; γ = taxa de crescimento populacional dos predadores; δ = taxa de mortalidade dos predadores.

Farol de São Tomé				
	α	β	γ	δ
Besouro-tigre x Pulga-da-praia	2,457	0,554	0,652	0,793
Besouro-tigre x Joanhina-dourada	2,868	1,271	0,827	0,765
Caranguejo-fantasma x Pulga-da-praia	1,922	1,092	1,018	0,916
Caranguejo-fantasma x Joanhina-dourada	2,406	1,372	-0,070	1,063
Grussaí				
	α	β	γ	δ
Besouro-tigre x Pulga-da-praia	2,002	1,281	1,490	0,916
Besouro-tigre x Joanhina-dourada	2,868	1,271	0,827	0,765
Caranguejo-fantasma x Pulga-da-praia	2,218	1,121	1,171	0,861
Caranguejo-fantasma x Joanhina-dourada	2,927	0,456	0,943	0,951
Santa Clara				
	α	β	γ	δ
Besouro-tigre x Pulga-da-praia	3,297	0,159	-0,019	0,066
Besouro-tigre x Joanhina-dourada	1,885	1,147	2,553	0,274
Caranguejo-fantasma x Pulga-da-praia	1,975	0,998	1,092	0,998
Caranguejo-fantasma x Joanhina-dourada	2,342	1,201	1,366	0,135