

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE – FURG
INSTITUTO DE OCEANOGRAFIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM OCEANOGRAFIA
BIOLÓGICA**

**A IMPORTÂNCIA DO TRANSPORTE DE MATÉRIA
MARINHA PARA UM ECOSSISTEMA INSULAR E AS
ESTRATÉGIAS DE ALOCAÇÃO DE RECURSOS DO
TRINTA-RÉIS-DAS-ROCAS *Onychoprion fuscatus***

DANILO GERALDO FILIPKOWSKI

Dissertação apresentada ao Programa de
Pós-graduação em Oceanografia Biológica
da Universidade Federal do Rio Grande –
FURG, como requisito parcial à obtenção do
título de MESTRE.

Orientador: Prof. Dr. Leandro Bugoni

RIO GRANDE

Agosto de 2018

*Dedico este trabalho aos meus avós, que me ensinaram a diferenciar os sistemas
naturais dos artificiais*

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, Mariane e Edmundo, por terem me incentivado desde o começo, me ensinarem a levantar das quedas e a valorizar as pequenas vitórias, me ajudarem a acreditar e por todo o suporte dado ao longo da vida.

Ao meu avô Deli, por me ensinar a superar os desafios que a vida prega com felicidade e bom humor, por me ensinar sobre as emoções, sobre jogos de cartas e por mostrar que andar poucas quadras de casa pode se tornar uma aventura inesquecível. Ao meu avô Edmundo, por me encantar com o mundo natural, por me dar mais lições de biologia do que qualquer outro professor durante nossos acampamentos e pescarias, por me incentivar a seguir esse caminho, por me ensinar a ter caráter e retidão. A minha avó Aidil, por me ensinar a ser forte, pela educação extra-escolar, por me estabelecer limites, por seu carinho e amor e pelas roupas de inverno feitas para eu suportar o frio de Rio Grande. A minha avó Maria, por me ensinar sobre gentileza, por ser um exemplo de que a força do ser humano pode ser elegante e gentil e pela fartura da minha dispensa com a hortinha no fundo do quintal.

A minha companheira Thalita, pela paciência, pela ajuda na superação das crises, por me mostrar o lado bom e bonito de todas as coisas, pelas revisões e opiniões e por ter me ajudado a ser cada dia melhor.

Aos meus amigos do Paraná, Daniel K, Guile, Felipe, Punkada, Marcelão, Marcelinho, Marcel e Daniel O, pelos momentos de descontração e empirismo. Aos meus amigos de Rio Grande, Nicholas, Gabo, Fernando, Gusta, Guila, pelos mesmos momentos de descontração, mas também pelas discussões científicas e por toda a ajuda durante esse trabalho.

Ao Fernando Straube e ao amigo Ricardo Krul, por terem abrido as portas da ornitologia para mim. Ao meu orientador, pelo exemplo de profissionalismo, pelos aprendizados, pela paciência e rigor científico e pela parceria ao longo do Mestrado. A todos os colegas do Laboratório de Aves Aquáticas e Tartarugas Marinhas, e aos técnicos da Limnologia pelo suporte técnico e ensinamentos.

Aos membros da banca pelo tempo dispendido nas correções desse trabalho.

A todos os professores, colegas e amigos que ajudaram de diversas maneiras pelo caminho.

ÍNDICE

RESUMO.....	5
ABSTRACT.....	7
INTRODUÇÃO	9
Estado da arte sobre transporte de matéria marinha	9
Transporte lateral e conectividade ecossistêmica	13
Transporte de matéria por aves marinhas	15
Capital Breeders vs. income breeders.....	17
Análise de isótopos estáveis	20
Descrição dos grupos amostrais.....	23
<i>Onychoprion fuscatus</i> trinta-réis-das-rocas	23
<i>Johngarthia lagostoma</i> caranguejo-amarelo	24
Invertebrados – (Classe: Arachnida, Sparassidae; Insecta, Formicidae)	25
Vegetação	27
HIPÓTESES E OBJETIVOS.....	28
A Ilha da Trindade.....	29
Histórico de ocupação.....	30
Conservação.....	31
MATERIAL E MÉTODOS.....	32
Local de estudo	32
Coleta de amostras	32
Preparação das amostras	33
Análise dos dados	34
RESULTADOS	35
CONCLUSÕES	37
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	38
ANEXO I.....	56
(Artigo redigido de acordo com as normas do periódico <i>Journal of Avian Biology</i>)	56
ANEXO II.....	93
(Artigo redigido de acordo com as normas do periódico <i>Marine Ecology Progress Series</i>)	93

RESUMO

Deslocamentos realizados por aves marinhas migratórias podem formar fluxos de matéria entre os ecossistemas oceânicos e os ambientes insulares durante o período reprodutivo. Na reprodução, as aves ligam-se às colônias, tornando-se forrageadoras centrais, realizando viagens de forrageio mais próximas aos locais onde nidificam. Em ecossistemas tropicais do Oceano Atlântico Sul, ilhas de menores dimensões podem receber importantes pulsos de matéria proveniente da reprodução das aves, que são utilizados pelas comunidades terrestres. Esse aporte pode estar disperso no ecossistema e pode ser verificado a partir da dimensão da sua influência, do tempo em que persiste no ambiente e quais os níveis tróficos diretamente influenciados. Abundante e de distribuição circumtropical, o trinta-réis-das-rocas (*Onychoprion fuscatus*), pode desempenhar um importante papel como vetor de matéria nas colônias insulares. Concomitantemente, a administração dos recursos obtidos pelas aves durante os períodos também pode ser avaliada através das estratégias reprodutivas adotadas. Essas estratégias são classificadas como *income* ou *capital breeders* (*I-C*). *Income breeders* acumulam menos reservas para a formação dos ovos e utilizam recursos obtidos durante o período reprodutivo. *Capital breeders* acumulam reservas durante a invernagem e mobilizam esses recursos para a formação dos ovos. Os objetivos desse trabalho foram verificar a dispersão espaço-temporal e trófica da matéria marinha proveniente do trinta-réis-das-rocas na Ilha da Trindade e investigar a estratégia de alocação dos recursos proveniente dos adultos para a formação dos ovos na população. Foram feitas análises de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$) em amostras de ovos, penas e sangue das aves e em amostras de formigas, aranhas, caranguejos terrestres e plantas C3 e C4, durante o período reprodutivo e não reprodutivo das aves e em diferentes distâncias de uma colônia. Dados de geolocalizadores e análises isotópicas dos tecidos que representam a dieta assimilada durante a invernagem (penas), o período reprodutivo (sangue) e as reservas nos ovos (vitelos) foram utilizados para inferir locais de forrageio e estratégias *C-I*. A influência da matéria marinha é pontual, porém persistente para os diferentes componentes do ecossistema ao longo do ano, com maior influência em produtores primários. As plantas C4 constituem o principal recurso para os demais componentes do ecossistema. Durante a temporada reprodutiva de 2016/2017, o trinta-réis-das-rocas mostrou plasticidade individual na obtenção de recursos alimentares para a reprodução, com diferenças no

comportamento de forrageio entre estações e uma tendência em alocar recursos exógenos para os ovos (*income breeder*). Esse trabalho contribui para a verificação de como os trinta-réis das rocas financiam seus de recursos ao longo ciclo reprodutivo e a distribuição dos recursos mediados pela espécie a partir da sua colônia em uma comunidade insular tropical.

Palavras-Chave: Alocação de recursos, Aves marinhas, Conectividade ecossistêmica, *Income breeders*, Isótopos estáveis, Matéria alóctone.

ABSTRACT

Displacements by migratory seabirds can form flows of marine matter among oceanic ecosystems to insular environments during the reproductive period. In breeding period, seabirds linked to colonies, becoming central-place foragers, making foraging trips close to their nest places. In tropical ecosystems of the South Atlantic, smaller islands can receive important pulses of matter from reproduction activities of the birds, which are utilized by terrestrial community. Matter supply may be dispersed in the ecosystem, and can be verified from the dimension of influence, time that persists on environment and which trophic levels are directly influenced. Abundant and from a circumtropical distribution, sooty terns *Onychoprion fuscatus* can play an important ecosystem role as vector of matter in the insular colonies. Concomitantly, management of the resources obtained by birds during the periods can be evaluated through reproductive strategies adopted. These strategies are classified as income or capital breeders. Income breeders accumulate less reserve to egg formation and uses resources obtained during the reproductive period. Capital breeders accumulate reserves during the wintering period and mobilize these resources for the eggs formation. The objectives of this work were to verify the spatiotemporal and trophic dispersion of the marine matter from sooty terns in Trindade island and investigate the strategy of allocation of resources provided from adults to formation of eggs in the population. Stable isotope analyzes of carbon and nitrogen ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) were performed in eggs, feathers and blood samples of seabirds, and samples of ants, spiders, terrestrial crabs, C3 and C4 plants, during reproductive and non-reproductive period of birds at different distances from a sooty tern colony. Geolocator data and isotopic analysis in tissues that represent the assimilated diets during wintering (feathers), breeding period (bloods) and egg reserves (yolks) were used to infer foraging places and C–I strategies. The influence of marine matter is punctual but persistent for the different components of the ecosystem throughout the year, with major influence for primary producers. C4 plants are the main resource for other components of the ecosystem. During 2016/2017 breeding season, sooty terns showed individual plasticity in obtain food sources for reproduction, with differences in foraging behavior between seasons and bias to allocate exogenous resources for the eggs (income breeder). This work contributes in verifying resources finances obtained by sooty terns in

reproductive cycles, and the finances of a terrestrial community from resources obtained from a colony in environment.

Key Words: Allochthonous matter, Ecosystem connectivity, *Income breeders*, Resources allocation, Seabirds, Stable isotopes.

INTRODUÇÃO

Estado da arte sobre transporte de matéria marinha

O mapeamento dos fluxos de matéria e energia, e a verificação das transferências entre diferentes ecossistemas iniciam-se a partir do desenvolvimento da sinecologia (i.e. ramo da ecologia que estuda as relações de duas ou mais espécies), sobretudo com trabalhos que verificaram a influência das dinâmicas populacionais nos ambientes (Odum & Barrett 2007). Esses trabalhos passaram a ter maior visibilidade a partir do estudo com aracnídeos em ilhas do Golfo do México, em que foi constatada uma densidade maior de indivíduos em ilhas de menor tamanho. Por terem menor produtividade primária local, o aumento dessa densidade foi atribuído à entrada de matéria marinha alóctone (Polis & Hurd 1995).

Após a constatação de que os consumidores podem ser mais abundantes do que poderia ser sustentado pela produtividade local em invertebrados, percebeu-se que esse processo também ocorre com vertebrados, como foi verificado com coiotes (*Canis latrans*) em áreas litorâneas e interiores da região da Califórnia (EUA) e Baixa Califórnia (México) (Rose & Polis 1998). As densidades variaram 13 vezes mais em áreas litorâneas quando comparadas às áreas interiores. Essas duas áreas distavam pelo menos 15 km (área de vida estimada para canídeos), e a análise dos conteúdos das fezes demonstrou que a alimentação dos dois grupos foi distinta. No grupo que habitava a região costeira, os itens marinhos foram encontrados em 69,8% das fezes, enquanto que em apenas uma amostra houve conteúdo marinho nos animais do interior (Rose & Polis 1998).

As análises sobre os efeitos da matéria alóctone levam em conta diversas variáveis, tais como o tipo de transporte (i.e. passivo ou ativo, direto ou indireto), se mediado por organismos migratórios e/ou introduzidos e a sua influência sazonal e espacial (Kauppi et al. 2017). Além dessas variáveis, o efeito da matéria marinha transportada ao alcançar o ecossistema receptor vem sendo objeto de investigação crescente em estudos ecológicos. Esses efeitos variam conforme a forma com que a matéria se encontra ao chegar nesses ecossistemas, que pode ser como energia/nutrientes, minerais, parasitos e contaminantes (Moss 2017).

Os vetores de transporte e a matéria transportada podem ser físicos ou biológicos. Uma forma de transporte que ocorre quando o vetor é físico, mas a matéria é mista, por

exemplo, são os recursos carregados por correntes hídricas, que podem estar sob a forma de matéria orgânica particulada, constituída por microalgas, ou por matéria orgânica de diferentes fontes (Conway-Cranos et al. 2016, Garcia et al. 2017). No caso do transporte por agentes biológicos, os vetores podem ter como fonte o próprio organismo deslocado ou materiais carregados por ele (Blais et al. 2005, Caut et al. 2012, Adame et al. 2015). Por fim, ao ser depositada, essa matéria interage de diversas formas nos ecossistemas, podendo produzir efeitos positivos ou negativos (Bauer & Hoye 2014).

Um dos efeitos de interação ocorre quando os vetores atuam conjuntamente sobre uma gama de recursos transportados, que podem tornar-se subsídios para uma dada espécie (Barrett et al. 2005). Muitos trabalhos acerca do tema se desenvolveram com o intuito de rastrear esse subsídio energético para outros ambientes. Esses rastreamentos tiveram como foco principal as amplas movimentações animais, a exemplo da migração de salmões (*Onchorynchus* spp.) e outros peixes anádromos que adentram os rios e estuários para desovar (Gende et al. 2002). As carcaças desses peixes servem de recurso alimentar para outras espécies, criando uma dependência desse *input* em toda a comunidade ripária (Helfield & Naiman 2001, Varpe et al. 2005). Por outro lado, ainda no estudo com salmões, Holtgrieve & Schindler (2011) verificaram que efeitos decorrentes dos *inputs* marinhos afetam todo o ecossistema, por meio dos efeitos da fertilização e bioturbação causada por esses peixes em estuários adjacentes ao oceano Pacífico Norte. Os autores constataram que essa entrada altera a teia trófica de um estado autotrófico para heterotrófico, diminuindo a concentração de oxigênio dissolvido na água e, conseqüentemente, acelerando a produção secundária e diminuindo a primária (Holtgrieve & Schindler 2011). Peixes de mesmo hábito, os arenques (*Clupea harengus*), são responsáveis pelo maior volume de biomassa transportado por uma única população quantificado até então, na interface entre ecossistemas oceânicos e costeiros. A estimativa é de que $1,3 \times 10^6$ t de biomassa sejam disponibilizadas através dos movimentos migratórios e reprodutivos da espécie na costa do mar norueguês (Varpe et al. 2005). Alguns autores utilizam o termo metabolismo do ecossistema para conceituar o efeito que geram essas entradas abundantes de biomassa provenientes de outros ecossistemas (Holtgrieve & Schindler 2011, Levi et al. 2013).

Assim como os trabalhos citados anteriormente, uma das verificações recorrentes quando se trata de enriquecimento alóctone, são as conseqüências geradas pelos *inputs*

no ambiente que podem influenciar a densidade do consumidor. Por exemplo, ao avaliar o efeito da transferência da matéria proveniente da atividade de focas-cinzentas (*Helichoerus grypus*) em uma ilha canadense, foi verificada alterações sobre a densidade da vegetação e distribuição dos consumidores primários (McLoughlin et al. 2016). Após a temporada das focas na ilha e o enriquecimento da vegetação nos locais de repouso, foram verificadas que os cavalos selvagens que residem na ilha se alimentam preferencialmente dessa vegetação. Os autores atribuíram esse efeito ao enriquecimento de nitrogênio proveniente das fezes das focas sobre a vegetação, demonstrado através de ferramentas isotópicas (McLoughlin et al. 2016).

A dependência dos recursos alóctones que produz efeitos sobre as taxas de produtividade primária onde são depositados são essencialmente importantes quando o fluxo direciona-se para locais de escassez de um dado nutriente-chave. Um exemplo disso são as assembleias de forrageio dos cachalotes (*Physeter macrocephalus*) no oceano Austral. Os itens alimentares preferenciais dos cachalotes são cefalópodes que habitam a zona afótica e que contém grande quantidade de ferro em seus tecidos (Lavery et al. 2010). Esse ferro dissolvido na água é um elemento essencial para a produtividade primária do fitoplâncton marinho (Reynolds 2006). Ao alimentarem-se em locais mais profundos e defecarem próximo à superfície, os cachalotes disponibilizam nutrientes no local, possibilitando um aumento na produtividade (Lavery et al. 2010). O resultando desse processo é o transporte alóctone vertical de nutrientes, verificado também em migrações nictemerais, das quais dependem da produtividade primária em diversos locais do planeta (Barnes & Hughes 1988).

Além do ferro, o fósforo também pode ser outro nutriente disponibilizado através desses transportes. Por exemplo, demonstrou-se que o enriquecimento de fósforo, proveniente de surtos irruptivos de insetos, pode alterar processos ecológicos em nível de paisagem (Landry & Parrott 2016). O fósforo também tem como fonte os chamados solos ornitogênicos, ou guano, que são depósitos de fezes e rejeitos produzidos por aves marinhas nas colônias (Xianyan et al. 2014). As aves carregam essa matéria marinha rica em fósforo desde os locais de forrageio no mar, fornecendo nutrientes para diversos ecossistemas, como terrestres (Havik et al. 2014), praias (Vander-Zanden et al. 2011), zonas recifais (Lorrain et al. 2017) e até áreas polares (Quillfeldt et al. 2005). Essas deposições têm um papel agrícola importante no mundo sendo utilizadas como

fertilizante desde o período colonial influenciando diretamente a economia, a sociedade e os ambientes de países como Peru e Chile no século XIX (Clark & Foster 2009, Cushman 2013).

Em uma perspectiva atual acerca do transporte de matéria, alguns trabalhos relacionam as alterações metabólicas com a diminuição dos subsídios por diversas causas de origens antrópicas (Moss 2017). O fluxo de matéria entre ecossistemas pode sofrer essa interferência em diversos ambientes, devido a introdução de espécies exóticas ou a extinção das espécies (Doughty et al. 2016). No ambiente marinho, a crise dos recursos pesqueiros e a caça dos grandes mamíferos são dois exemplos recorrentes dessas interferências (Moss 2017). No primeiro exemplo, Varpe et al. (2005) atribuem que o colapso na população de arenques pode ter sido a causa direta ou indireta da diminuição das pescarias de lagosta no mar ocidental norueguês. A população de arenques sofreu um colapso a partir do desenvolvimento de novas tecnologias pesqueiras entre as décadas de 50 e 60 e está em lenta recuperação (Lorentzen & Hannesson 2004). Quanto ao segundo caso, Moss (2017), discute que a caça desenfreada de baleias e pinípedes durante décadas diminuiu drasticamente suas populações. Isso fez com que reduzissem as taxas de transferência de matéria alóctone subsidiada por esses animais em seus amplos deslocamentos (Moss 2017).

As implicações indiretamente ligadas a efeitos antrópicos sobre os fluxos de matéria marinha também podem ser atribuídas às mudanças climáticas. No mesmo trabalho sobre o papel dos arenques na costa norueguesa, é discutido que o aumento da temperatura em locais historicamente utilizados para a desova deslocam as populações para águas mais frias ao norte (Varpe et al. 2005). Esse processo gera impacto tanto sobre outras populações, que dependem do recurso proveniente dos cardumes, quanto no maior gasto de energia para realizar esses deslocamentos (Varpe et al. 2005). Ainda sobre os efeitos antrópicos, a matéria, sob a forma de poluentes provenientes de processos industriais, pode ser transportada de um ecossistema a outro e biomagnificar-se nas teias tróficas e, como ocorre com os bifenispoliclorados (PCBs), e os metais pesados (Lotze et al. 2005). O plástico, abundante em diversas regiões dos oceanos, também pode ser transportado pelas aves do ambiente marinho para os ninhos em terra (Petersen et al. 2016). Ainda sobre efeitos antrópicos, alguns estudos também verificaram diferenças entre o transporte de matéria marinha sob efeito de anomalias climáticas sobre a biota marinha (Stapp et al.

1999). Durante os anos de *El Niño Southern Oscillation* (ENSO), a teia trófica em pequenas ilhas do Golfo da Califórnia utilizou de forma mais acentuada os recursos provenientes das aves que em anos considerados normais (Stapp et al. 1999).

Nos últimos anos, trabalhos em ecologia do movimento aumentaram significativamente (Nathan et al. 2008). Um dos fatores desse desenvolvimento pode ter sido a acessibilidade e a utilização de técnicas e aparelhos que visam rastrear esses movimentos com marcadores intrínsecos e extrínsecos (e.g. marcadores biogeoquímicos, traçadores isotópicos, aparelhos de sensoriamento remoto).

Transporte lateral e conectividade ecossistêmica

Embora o termo transporte lateral ainda não esteja consolidado, ele refere-se ao fluxo de matéria existente entre o ambiente fonte para o ambiente receptor. Com isso, o transporte lateral associa-se cada vez mais com o conceito de conectividade ecossistêmica, em que são considerados os efeitos antrópicos, físicos e geoquímicos nesse processo (Fang et al. 2018). Em um trabalho com organismos filtradores em estuários, Conway-Cranos et al. (2016) propõem uma classificação da conectividade ecossistema a partir dos fluxos de matéria orgânica. Para os autores, a conectividade deve ser compreendida de três formas: *i.* conectividade potencial, definida somente pela entrada de água doce em um ecossistema; *ii.* conectividade real, em que a matéria orgânica particulada (MOP) total em um dado local reflete os *inputs* de matéria orgânica alóctone mais o que é produzido no local; e *iii.* conectividade realizada, em que se avalia a contribuição relativa dos componentes de diversas origens (água doce, estuarina, marinha) na dieta dos consumidores. Esse último funcionaria como um bom avaliador sobre a interdependência entre os ecossistemas envolvidos.

Geralmente, os fluxos formados por transporte de matéria direcionam-se de um ecossistema fonte mais produtivo para um ecossistema receptor de menor produtividade (Fang et al. 2018), o que tem levado ao uso do termo “subsídio alóctone” como um termo equivalente. No caso de subsídios marinhos, esses fluxos têm efeito acentuado se a produtividade primária nos ecossistemas depositados é baixa, como no caso de ilhas oceânicas de menor porte (Polis & Hurd 1996). Desse modo, os fluxos provenientes do oceano podem tornar-se disponíveis para consumidores terrestres de forma direta ou indireta (Barrett et al. 2005). Diretamente, a matéria é carregada sem a mediação de um

organismo, por fatores abióticos, como fenômenos meteorológicos e/ou oceanográficos, a exemplo de detritos marinhos transportados pela força das marés nas praias, que constituem importantes recursos para comunidades intermareais (Orr et al. 2005). Indiretamente, a matéria é carregada por vetores biológicos. Essa mediação pode ser realizada por invertebrados (Turner 2015) ou vertebrados (Polis & Hurd 1995, Havik et al. 2014).

Os agentes físicos de transporte podem atuar sobre a matéria já depositada e armazenada em um ecossistema. Esse processo pode ocorrer continuamente, por exemplo, quando um recurso depositado é lixiviado por canais hídricos intermitentes ou através de pulsos hidrológicos, ocasionados em períodos distintos entre a deposição e a formação dos canais (Warfe et al. 2011). Fatores como a precipitação, a permeabilidade do solo e a declividade do terreno depositado podem influenciar na dinâmica de dissipação dessa matéria (Marczak et al. 2007, Anderson et al. 2008).

Os pulsos físicos ou biológicos de matéria entre os ecossistemas que ocorrem sob essa forma intensa podem gerar interdependência e sincronia por parte da comunidade receptora e o recurso transferido (e.g. Efeito de Moran, Liebhold et al. 2004). Com isso, esses processos podem alterar os ciclos de reprodução, crescimento e estabilidade das populações receptoras (Bogdziewicz et al. 2016, Gamelon et al. 2017). Em longo prazo, os ambientes efêmeros influenciados por estes pulsos podem alterar as pressões competitivas intra e interespecíficas, podendo acarretar até mesmo em mudanças nos processos evolutivos (Yang et al. 2008). Estudos também propõem verificar a intensidade (se em forma de pulsos ou fluxos contínuos), a dimensão do fluxo (comparação do tamanho da área depositada em relação à fonte), o balanço de produtividade (desigualdade energética entre ecossistemas), e quais são as guildas beneficiadas com os *inputs* (Spiller et al. 2016). Verificar a dinâmica espaço-temporal desses pulsos pode evidenciar respostas das comunidades fronteiriças quanto à dimensão do efeito em termos de conectividade e produtividade (Garcia et al. 2017).

Além do transporte marinho terrestre, as áreas litorâneas de água doce também podem subsidiar ambientes marinhos, dependendo dos balanços de produtividade entre os ecossistemas envolvidos (Fang et al. 2018). No sul do Brasil, os canais temporários que se formam entre áreas alagadas (i.e. sangradouros) e o ambiente marinho possibilita a entrada de subsídios, alterando a dinâmica trófica local (Oliveira et al. 2014).

Dependendo da escala espaço-temporal, a dimensão das conectividades também podem ter proporções globais e efeitos sistêmicos ao longo do tempo (Fang et al. 2018).

Além da interface marinha, o transporte de matéria entre áreas continentais, mediados pelas grandes migrações animais também enriquecem os ecossistemas em ambientes terrestres (Ballinger & Lake 2006). Um exemplo disso é o aporte de nutrientes gerado pela movimentação de gnus (*Connochaetes taurinus*) na bacia do rio Mara, no oeste do continente africano. O deslocamento em massa desses animais, que ocorre anualmente, fornece recursos a curto e longo prazo no ambiente. Embora as carcaças não gerem impactos na população de gnus, pois apenas 0,5% dos indivíduos morrem ao longo da jornada, compreendem de 34 a 50% da dieta assimilada pelos peixes (Subalusky et al. 2017).

Dependendo do desbalanceamento energético entre quaisquer dos ecossistemas envolvidos, a matéria pode alterar não somente a dinâmica de funcionalidade ecossistêmica, mas também a topologia das cadeias tróficas (Bauer & Hoyer 2014). A via de entrada de matéria no ecossistema e a utilização do recurso direcionarão se os efeitos serão do tipo *top-down* (e.g. Polis & Hurd 1995) ou *bottom-up* (e.g. Stapp & Polis 2003) nas comunidades. Tal topologia dependerá se a entrada dos recursos alóctones ocorre inicialmente por produtores, consumidores primários e/ou secundários (Moss 2017).

Transporte de matéria por aves marinhas

Diversos animais são mediadores do transporte alóctone entre ambientes marinhos e terrestres, de invertebrados a vertebrados (Spiller et al. 2010, Mellbrand et al. 2011). Entre os vertebrados, os grupos que merecem destaque são os que realizam as amplas e massivas movimentações para forrageio e reprodução nos ambientes oceânicos (Lorrain et al. 2017). A importância desse transporte pode ser verificada em peixes (Gende et al. 2002), tartarugas marinhas (Vander-Zanden et al. 2011), cetáceos (Lavery et al. 2010), pinípedes (McCloughlin et al. 2016), e aves marinhas (Caut et al. 2012, Havik et al. 2014, Lorrain et al. 2017). Dentre as aves, os grupos que mais se destacam são os Procellariiformes (Quillfeldt et al. 2008), Charadriiformes e Suliformes (Mancini & Bugoni 2014).

Os vertebrados considerados topo de cadeia trófica (aves marinhas e cetáceos) destacam-se como vetores de transporte de matéria devido à capacidade de movimentação

por grandes distâncias e por se alimentarem de itens altamente nutritivos (Moss 2017). Esses grupos também podem transportar verticalmente a matéria, sob a forma de micro ou macronutrientes, obtidos ao forragearem em locais de maior profundidade na coluna d'água e disponibilizando-os para a superfície (Doughty et al. 2016).

As aves marinhas migratórias possuem dois períodos distintos durante seu ciclo anual: um em que estão dispersas nos ambientes costeiros e pelágicos e outro em que estão atreladas aos locais de reprodução, tornando-se forrageadoras centrais (Elliott 1988). Os itens alimentares preferenciais e as estratégias de forrageio também se alteram entre esses dois períodos, mesmo entre diferentes colônias de uma mesma espécie (Jaquemet et al. 2008). Nos petréis-de-Trindade (*Pterodroma arminjoniana*), por exemplo, as diferenças alimentares entre os períodos ocorrem na preferência e proporção dos itens alimentares, sendo que essas diferenças ocorrem também em etapas distintas da reprodução (Leal et al. 2017).

De modo geral, as aves marinhas têm ciclos de vida que envolve um período de reprodução agrupada na forma de colônias e nidificação em terra firme. O assentamento no solo geralmente as torna vulneráveis à predação, mas a formação de colônias oferece certa proteção. Por outro lado, esses ninhaiis são locais de intensa competição pelos espaços mais adequados para a nidificação, com densa agregação (Nunes et al. 2018). Esses locais de maiores adensamentos de aves marinhas tipo facilitam o acúmulo de nutrientes excretados ao longo do tempo (Moss 2017). Com isso, permite-se traçar a rota da matéria marinha carregada pelas populações de aves nos ecossistemas receptores a partir das suas colônias.

Nesse modelo de transporte global em que as aves marinhas são protagonistas, transpondo fronteiras ecossistêmicas, algumas ilhas oceânicas podem tornar-se ambientes temporariamente ou permanentemente enriquecidos de matéria devido ao tamanho e relativo isolamento (Caut et al. 2012). Em áreas tropicais, essas ilhas são geralmente cercadas por águas oligotróficas (fitoplâncton $\mu_{\max}$ 0,05/dia⁻¹, Lalli & Parsons 2006), fazendo com que o massivo aporte de biomassa marinha advenha dos locais de reprodução das aves (Cushman 2013).

Além das aves marinhas, outros mediadores podem conectar as teias tróficas a partir das colônias no ambiente terrestre. Merecem atenção as conexões que ocorrem por meio de consumidores oportunistas, que conseguem utilizar os pulsos de recursos

marinhos de forma eficiente (Ostfeld & Keesing 2000). Os invertebrados terrestres podem fornecer informações sobre o balanço dos pulsos e a conectividade espaçotemporal dos ambientes após a entrada da matéria marinha no ecossistema terrestre (Sale & Arnould 2012).

Capital Breeders vs. income breeders

Uma das abordagens desenvolvidas nesse trabalho é a verificação de padrões de acúmulo de matéria marinha obtido nas áreas de alimentação e que subsidiam a síntese dos ovos no trinta-réis-das-Rocas, *Onychoprion fuscatus* (ver Anexo 1). Essa verificação propõe inferir se a estratégia de aporte de nutrientes para os ovos ocorre com recursos obtidos ao redor das colônias ou em áreas de invernagem.

Na dinâmica populacional, as formas como os organismos utilizam os recursos alimentares e seu gasto energético para conseguir alimento, costumam ter consequências diretas sobre seu *fitness* (Jonsson 1997). Nesse contexto, há duas estratégias utilizadas pelas espécies, com implicações reprodutivas, que fornecerão recursos necessários ao desenvolvimento da prole (Langin et al. 2006). Esses recursos alocados envolvem a lactação em mamíferos (Trillmich & Weissing 2006) ou os tecidos de reserva dos ovos em aves (Hobson et al. 2015). No caso das aves, esses recursos são alocados através de uma série de mecanismos fisiológicos dos tecidos do corpo materno e são remobilizados, aos ovos, produzindo efeitos subsequentes à prole (Williams et al. 2017). Chamamos os grupos dessas estratégias de *capital breeders* e de *income breeders*. Os *capital breeders* tendem a acumular maiores reservas sob a forma de gordura e esse aporte endógeno pode ser utilizado para nutrição dos filhotes, seja sob a forma de vitelo nas aves ou de na lactação nos mamíferos (Jonsson 1997). Os *income breeders* tendem a não estocar reservas, sendo que o aporte nutritivo é transferido diretamente da alimentação (Jonsson 1997). Embora sejam conceitos de tradução incerta para a língua portuguesa por derivarem da área econômica, são crescentemente utilizados na bibliografia científica de língua inglesa para categorizar esse financiamento de recursos destinados à prole (Klaassen et al. 2006, Stephens et al. 2009, Kerby & Post 2013).

Os conceitos de *capital breeder* e *income breeder* foram introduzidos por Drent e Daan (1980), os quais consideravam que as espécies adotariam um ou outro padrão, fixo

para a espécie e, portanto, sem variação intraespecífica. Desta forma os estudos buscavam a corroboração desses padrões em aspectos como o tamanho da ninhada, mesmo com ausência de informações sobre a disponibilidade de recursos (Drent & Daan 1980). A partir do final da década de 1980 os trabalhos na área passaram a voltar-se para os recursos adquiridos e o estoque de energia dos progenitores realocados para a formação da prole, sob a ótica de uma tática de utilização energética, com métricas que consideram aspectos fisiológicos e ecológicos das espécies (Stearns 1989).

Os animais que adotam a estratégia de “capitalizar” seus recursos dependem principalmente das reservas endógenas estocadas durante a alimentação, em momentos anteriores à chegada às colônias (Williams et al. 2017). Algumas características físicas podem denotar essa estratégia em vertebrados, como um maior aporte de gordura corporal (Sandberg & Moore 1996) e maior tamanho das fêmeas (Jaatinen et al. 2016). Além disso, fatores extrínsecos podem conferir vantagens aos *capital breeders*, por terem maior independência para se reproduzirem, frente aos recursos próximos às colônias, e um menor custo energético durante a reprodução (Jönsson 1997). Já os *income breeders* podem denotar características morfológicas de menor tamanho (Bonnet et al. 1998), e carrear menos aporte de gordura corporal no período reprodutivo (Trillmich & Weissing 2006). Frente aos fatores ambientais, a vantagem de ser *capital breeder* é que os indivíduos podem ser mais resilientes a alterações tróficas nos locais de alimentação (Kerby & Post 2013), enquanto que os *income breeders* têm menor gasto energético para carrear as reservas endógenas (Stephens et al. 2014). As alterações sobre o clima e os recursos que ocorreram durante o período não-reprodutivo dos indivíduos também são um fator extrínseco que deve ser avaliado conjuntamente com essas estratégias (Jönsson 1997). Em suma, os *income breeders* tendem a se adaptar com maior facilidade à mudança de recursos, enquanto que os *capital breeders* têm uma maior resistência caso haja uma escassez nesses recursos.

Esses fatores extrínsecos, aliados aos morfológicos e fisiológicos que regem as estratégias de alocação, poderão ser determinantes na competição intraespecífica de uma espécie, determinando sua sobrevivência e reprodução (Jönsson 1997). Os *income breeders* tendem a uma maior eficiência no ganho de massa durante a reprodução (Trillmich 2006). Em contrapartida, sabe-se que o tamanho corporal dos organismos é inversamente proporcional ao seu metabolismo (Gould 1966). Isso pode gerar uma

demanda energética maior por parte dos *income breeders*, com menor tamanho nas colônias (Schultz 2004). Embora haja exceções (ver Salton et al. 2015), as fêmeas *capital breeders* têm maior massa que as *income* no início da temporada reprodutiva, devido ao estoque dos recursos na forma de gordura. Ao longo do período reprodutivo, a tendência é que as primeiras percam massa corporal, enquanto que as *income* mantenham a mesma massa (Jaatinen et al. 2016).

Muitas vezes a adoção de uma ou outra estratégia não é dicotômica em uma população, podendo haver proporções *Capital-Income* entre os indivíduos (*capital-income continuum*, Williams et al. 2017). De acordo com Alerstam (2006), há uma pressão sobre os organismos com tendência à estratégia *capital breeders* em acumular recursos e chegar antes nas colônias para se estabelecerem, enquanto que aos demais cabe chegar tardiamente e procurar locais subótimos à nidificação. Em colônias espacialmente restritas, há intensa disputa por locais para nidificação, como no Arquipélago de São Pedro e São Paulo (Nunes et al. 2018). Com isso, a capitalização dos recursos alimentares pode ser um fator que confere vantagens na conquista e defesa de território aos indivíduos de maior tamanho corporal. Essas estratégias dependerão, obviamente, do aporte de recursos encontrados pelos indivíduos durante o período reprodutivo e não reprodutivo (Jonsson 1997).

Entre os animais migrantes, muitos se movimentam longas distâncias, mas concentram a alimentação em locais pontuais durante o período não reprodutivo (Egevang et al. 2010). Especialmente nessas espécies, o insucesso na obtenção de recursos durante as longas movimentações pode levar a efeitos de gargalos populacionais em longo prazo (Buehler & Piersma 2008). Nesse balanço energético que envolve sobrevivência e reprodução entre períodos reprodutivos e não reprodutivos, os tecidos que formam os ovos podem fornecer pistas desse histórico e da estratégia *capital-income* (*C-I*) adotada (Hobson et al. 2015). As aves marinhas fornecem dados quanto à tática utilizada para alocação dos recursos com certa facilidade, devido à postura dos ovos e pela distinção entre os locais de forrageio nos dois períodos de seu ciclo anual (Klassen et al. 2001). Os tecidos remobilizados para fornecer reservas à embriogênese funcionam como uma conexão temporal entre os tecidos sintetizados na alimentação pela progenitora no período prévio à postura, possibilitando inferir se o animal tende a ser *capital* ou *income breeder* (Langin et al. 2006).

A remobilização dos tecidos que originam os ovos pode ser realizada por itens alimentares ingeridos durante o período não reprodutivo ou reprodutivo (Jaatinen et al. 2016). Com isso, a adoção da estratégia *C-I* pode ser demonstrada através de análises que visam comparar o vitelo dos ovos com os tecidos formados em períodos distintos nas aves adultas (Hobson et al. 2015). O vitelo das aves pode constituir 61% da massa do ovo e trata-se de um tecido de nutrição para o embrião durante o seu desenvolvimento (Jamieson 2007). As aves têm um padrão de distribuição vitelínica do tipo centrolécito ou megalécito, em que apresentam vitelo distribuído por quase toda a porção do ovo (Hickman et al. 2001). O núcleo e as demais organelas que darão origem ao embrião situam-se próximas à membrana plasmática, no disco germinativo (Jamieson 2007). Em conjunto com as aves, os cefalópodes, peixes ósseos, répteis e mamíferos não placentários compartilham dessa mesma característica evolutiva (Hickman et al. 2001).

Nas aves, os lipídios são remobilizados do fígado para os ovos, por mediadores da progenitora, enquanto que os folículos ovarianos com múltiplas funções formam camadas de vitelo após a fecundação, por endocitose (Jamieson 2007). Proteínas originárias dos tecidos maternos, como a vitelogenina, são responsáveis pelo desenvolvimento do vitelo e serão parte constituinte do mesmo, conjuntamente com outras proteínas (Jamieson 2007).

Análise de isótopos estáveis

Com o avanço das técnicas com marcadores intrínsecos (i.e. que são próprios do animal e não dependem de recapturas), químicos e moleculares, é possível traçar a origem da matéria mediada por indivíduos que transpõem fronteiras ecossistêmicas. Esse desenvolvimento possibilitou a atribuição da origem da matéria e do gradiente de influência que essas movimentações animais desencadeiam (Hosbon et al. 2011).

A análise de isótopos estáveis (AIE) é uma ferramenta útil nesses estudos, uma vez que podemos traçar os *inputs* terrestres e marinhos em diversos elementos da cadeia trófica (Conway-Cranos et al. 2016). Ao fazermos isso, podemos atribuir a extensão da conectividade entre os organismos envolvidos e a importância relativa da entrada de matéria, especialmente onde as fronteiras ecossistêmicas não são facilmente definidas (Conway-Cranos et al. 2016). A AIE fornece informações das fontes de um dado recurso no momento em que ele foi assimilado pelos tecidos nos organismos (Mancini & Bugoni

2014). Essa técnica tem se mostrado efetiva nas análises da magnitude dos processos, tanto em ecologia trófica como na transferência de matéria entre ecossistemas (Inger & Bearhop 2008).

Isótopos estáveis são átomos de um mesmo elemento químico com o mesmo número de prótons, mas com massas distintas devido aos diferentes números de nêutrons em seu núcleo (Peterson & Fry 1987). Essas diferenças de massa de um mesmo elemento químico fazem com que eles tenham comportamentos distintos nas diversas relações metabólicas, por processos de fracionamento e discriminação isotópica. Com isso, geralmente os isótopos com menor número de nêutrons (leves) tendem a ser mais reativos e a participarem mais das reações bioquímicas, (e.g. excreção, respiração), se comparados aos átomos mais pesados (Peterson & Fry 1987).

Por convenção, utiliza-se como notação delta (δ) para indicar valores isotópicos, que é uma razão do isótopo mais pesado em relação ao mais leve (e.g. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ é expresso como $\delta^{13}\text{C}$, sempre com a indicação do isótopo mais pesado). De modo geral, a unidade de medida que utilizamos para comparar valores isotópicos distintos é partes por mil (‰), comparado em relação a um valor isotópico padrão para o elemento químico de interesse, representado pela seguinte fórmula: $\delta X(\text{‰}) = (R_{\text{amostra}}/R_{\text{padrão}} - 1) * 1000$, onde X é o isótopo utilizado (Vander-Zanden et al. 2011).

Atualmente são conhecidas 254 formas isotópicas na natureza (Lynch 2015). Em estudos ecológicos, os isótopos mais utilizados são os de C, N, S, H e O. Especificamente nos estudos ecológicos, os isótopos que mais se popularizaram são os de Nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) e de Carbono ($\delta^{13}\text{C}$) (Fry 2006).

O nitrogênio entra nas teias tróficas principalmente sob a forma de N_2 atmosférico fixado por bactérias de vida livre ou associadas às plantas (Minagawa & Wada 1984). Já as entradas de carbono se dão pela assimilação através da fotossíntese das plantas terrestres e da produtividade primária fitoplanctônica, a partir do carbono dissolvido na água. Processos de decomposição da matéria orgânica e intemperismo de rochas calcárias também geram entradas de carbono no sistema (Martinelli et al. 2009).

O princípio da AIE baseia-se na premissa de que o que foi sintetizado pelos tecidos biológicos reflete a proporção dos valores isotópicos obtidos no momento de sua assimilação (Hahn et al. 2012). Dentre esses tecidos, há os inertes, que não passam por reações metabólicas posteriores à síntese, a exemplo dos córneos, como unhas, penas e

exoesqueletos. Os demais tecidos são os que se renovam e são remobilizados ao longo da vida do organismo, a exemplo do sangue, fígado e músculo. Nesses últimos ocorrem taxas de renovação devido a síntese metabólica (i.e. o tempo em que um dado alimento ingerido leva para ser assimilado no tecido), e que geralmente suas janelas temporais são menores se comparadas aos tecidos inertes (Hahn et al. 2012).

Nos estudos de ecologia trófica, o $\delta^{15}\text{N}$ fornece a posição trófica dos organismos em uma comunidade, com valores maiores à medida que o nível trófico aumenta (Mancini & Bugoni 2014). Além disso, ambientes marinhos podem ser utilizados como indicador de nutrientes derivados de ambientes marinhos, porque são enriquecidos em ^{15}N (ou seja, com maiores valores de $\delta^{15}\text{N}$) em relação às teias tróficas terrestres (Hobson 1999). O $\delta^{13}\text{C}$ pode ser utilizado para verificar a origem do material ingerido, se proveniente de ecossistemas pelágicos, costeiros ou continentais, devido a sua estreita relação com a produtividade primária (Peterson & Fry 1987). O metabolismo das plantas, que são a base das cadeias tróficas nos ambientes terrestres, pode ser verificado através dos valores de $\delta^{13}\text{C}$. Plantas que realizam o ciclo de Calvin (tipo C3), tem valores isotópicos menores se comparadas as que realizam o ciclo Hatch-Slack (tipo C4) (Fry 2007). Geralmente, os valores médios de $\delta^{13}\text{C}$ em plantas C3 são de aproximadamente -27‰, enquanto que em plantas C4 são de -14‰ (Fry 2007). Os valores isotópicos para o $\delta^{13}\text{C}$ também variam entre ambientes marinhos e terrestres, com tendência de valores mais elevados em ambientes terrestres (Hobson 1999). O carbono dos vegetais é proveniente do CO_2 atmosférico, constituindo-se na base da assimilação desse elemento para os níveis tróficos subsequentes (Martinelli et al. 2009).

Nas relações metabólicas, o ^{15}N fica retido em maior proporção nos tecidos, enquanto que o ^{14}N atua mais frequentemente nas reações, podendo gerar diferenças de até 5‰ entre um nível trófico e o outro (Newsome et al. 2007). São chamados de fatores discriminantes ou fator de discriminação trófica a variação nos valores isotópicos, entre o alimento e o tecido analisado do consumidor. Esses valores devem ser levados em consideração *a priori* em estudos comparativos (Quillfeldt et al. 2008). Portanto, a AIE possibilita comparar a matéria de diferentes tecidos e estabelecer um *proxy* de matéria marinha, desde que sejam levados em consideração as taxas de renovação e os fatores discriminantes dos tecidos.

Descrição dos grupos amostrais

Onychoprion fuscatus trinta-réis-das-rocas

Embora tenham um tamanho relativamente pequeno entre as aves marinhas migratórias, as espécies da família Sternidae são conhecidas por realizarem grandes deslocamentos. A maior migração conhecida até então é de um membro desse grupo, o trinta-réis-ártico *Sterna paradisaea*, em que alguns indivíduos podem realizar um deslocamento transequatorial por 80.000 km anualmente (Egevang 2009).

Dentro dessa família, o trinta-réis-das-rocas (Figura 1a) é a ave marinha mais abundante nos oceanos tropicais (Schreiber et al. 2002). Também é considerada a mais numerosa a nidificar em território brasileiro (Mancini et al. 2016). Em alguns locais do mundo podem formar colônias que ultrapassam 1 milhão de indivíduos (Schreiber et al. 2002). No Brasil, além da Ilha da Trindade, formam colônias em Martin Vaz, Atol das Rocas, Fernando de Noronha e Arquipélago de Abrolhos (Mancini et al. 2016). Globalmente, entre 60 e 80 milhões de indivíduos são estimados para a espécie, com um número de ninhos entre 18 e 23 milhões no mundo (Schreiber et al. 2002).

Nas ilhas brasileiras, essa espécie geralmente se reproduz de setembro a março, podendo variar em anos de anomalias climáticas (Schreiber et al. 2002). O tempo de formação dos pares reprodutivos antes da pré-postura na ilha pode variar de um a quatro meses antes da ocupação da colônia (Schreiber et al. 2002). Geralmente, a postura é de um único ovo, mas no caso de insucesso, são capazes de realizar uma segunda postura, 14 dias após a primeira, onde ambos os sexos encarregam-se da incubação (Feare 1976, Schreiber et al. 2002).

Embora possa ser diversificada, a dieta da espécie é constituída principalmente por pequenos peixes pelágicos e cefalópodes, variando a taxa desses itens conforme a população (Jaquemet et al. 2008). Nas áreas de alimentação, podem ocorrer capturas associadas aos cardumes de peixes predadores, especialmente albacoras *Thunnus albacares* e atuns *Katsuwonus pelamis* (Schreiber et al. 2002).

As áreas de alimentação dos trinta-réis-das-rocas, tanto no período de invernagem quanto na reprodução, podem ser bem extensas. Em um estudo utilizando geolocalizadores, verificou-se que as distâncias percorridas podem chegar a 1024 km

durante uma viagem de forrageio no período reprodutivo, com uma média de 274 km de distância da colônia para cada viagem, e excederem 50.000 km percorridos anualmente (Jaeger et al. 2017). Tanto as rotas migratórias quanto o início da temporada reprodutiva podem variar de acordo com as condições ambientais em todas as colônias, e há indicativos de que os indivíduos adultos e juvenis utilizam áreas distintas para forrageio (Schreiber et al. 2002).

Na ilha da Trindade, a população de trinta-réis-das-rocas é predominante entre os meses de setembro e março, correspondentes ao período reprodutivo da espécie (Mancini et al. 2016). Entre 2006 e 2007, foram contabilizados 2924 ninhos, com aproximadamente 6000 indivíduos (Mancini et al. 2016). Esse censo é uma estimativa conservadora para a população, uma vez que há locais de difícil acesso e por não ser contabilizada a população em Martin Vaz. As colônias concentram-se nas localidades do Morro do Paredão, Morro das Tartarugas, Praia das Tartarugas, Pico do Monumento e Parcel, onde nidificam no substrato rochoso ou arenoso, com pouca ou nenhuma vegetação (Figura 2). Por esse motivo, seus ovos e filhotes são alvos constantes de predadores terrestres (Figura 1b), como o caranguejo-amarelo *Johngarthia lagostoma* (Luigi et al. 2009, Schreiber et al. 2002). Estratégias para evitar a predação por *J. lagostoma* foram observadas por Hazin & Macedo (2006), em Fernando de Noronha, onde afirmam que *O. fuscatus* tende a nidificar em locais de vegetação menos densa. Para esses autores, a vegetação menos densa pode abrigar um número menor de predadores, dando aos ninhos maiores chances de sobrevivência e determinando o sucesso reprodutivo da espécie no local.

Johngarthia lagostoma caranguejo-amarelo

Sua distribuição restringe-se às ilhas oceânicas do Atol das Rocas, Fernando de Noronha, Trindade, Martin Vaz e Ascensão (Hartnoll et al. 2006). A espécie é categorizada com “em perigo de extinção” (EN) no território brasileiro, devido ao tamanho da sua distribuição geográfica e da fragmentação e declínio da qualidade dos seus habitats (MMA 2015).

O caranguejo-amarelo (Figura 3e) alimenta-se de diversos detritos provenientes das colônias de aves marinhas e dos ninhos de tartarugas marinhas (Luigi et al. 2009). Seu comportamento voraz frente a um recurso pontual é constantemente verificado na

ilha (Luigi et al. 2009, Santos et al. 2016). A magnitude do comportamento ao longo da história natural da ilha pode inclusive ter gerado estratégias adaptativas que tendem a evitar a predação por parte das tartarugas-verde (*Chelonia mydas*). Esse processo foi verificado por Santos et al. (2016), em que os filhotes de *C. mydas* têm um amortecimento nas taxas de predação por adensamento, com eclosões sincronizadas em horários específicos do período noturno (Santos et al. 2016).

Comparadas às outras populações no oceano Atlântico sul, a população em Trindade é considerada a mais isolada geneticamente, com menores fluxos gênicos que as populações de Atol das Rocas, Fernando de Noronha e Ascensão (Rodríguez-Rey et al. 2015). As análises de haplótipos mitocondriais nas populações brasileiras revelaram conectividades maiores e mais recentes entre Atol das Rocas e Fernando de Noronha. Esses dados sugerem uma fraca ligação entre a população de Trindade e Atol das Rocas, ocorrida há milhões de anos, supondo uma população fundadora comum ou radiação entre as duas ilhas (Lira 2017).

O caranguejo-amarelo é considerado semi terrestre, pois dependem do ambiente marinho para a liberação dos ovos após a fecundação para o desenvolvimento dos estágios larvais iniciais (Hartnoll 2006). Ao eclodirem seus ovos no ambiente marinho, as larvas (Zoea I a V, Cuesta et al. 2007) passam por um desenvolvimento planctotrófico de aproximadamente 20 dias em ambiente pelágico (Hartnoll 2010). Após essa fase, uma fase larval final denominada Megalopa retorna à costa e os juvenis recolonizam o ambiente terrestre (Hartnoll 2010). Após os estágios larvais, os indivíduos juvenis tornam-se exclusivamente terrestres e, ao chegarem à idade reprodutiva, realizam movimentos de massa para a fecundação e a liberação das larvas no oceano (Hartnoll 2010).

Assim, ao longo do seu ciclo reprodutivo, os caranguejos também realizam fluxos de matéria do ambiente terrestre para o ambiente marinho, ao desovarem no ambiente costeiro, e do ambiente marinho para o terrestre quando recolonizam as ilhas. Crustáceos decápodes de modo geral são *r*-estrategistas, e é muito provável que os peixes e outros organismos no entorno da ilha obtenham parte da sua dieta das larvas e ovos de caranguejos.

Invertebrados – (Classe: Arachnida, Sparassidae; Insecta, Formicidae)

Os aracnídeos de solo da família Sparassidae são nativos do continente asiático e foram introduzidas nas Américas, Europa e África (Isbister & Hirst 2003). De modo geral, a família abrange aranhas caçadoras de hábitos cursoriais (Zhang et al. 2015). Uma das espécies dessa família que ocorre em diversos locais na ilha da Trindade e que se encontra na área de estudo é a aranha-caranguejo *Heteropoda venatoria* (Figura 3d). Embora seja caracterizada como vagante, *H. venatoria* não realiza grandes movimentações em busca de alimento devido às restrições metabólicas próprias dos aracnídeos, pois ao realizarem grandes deslocamentos, há acúmulo de lactato no prossoma e aumento na pressão da hemolinfa (Prestwich 1988). Desse modo, os aracnídeos têm que passar por momentos estáticos após movimentações bruscas.

Devido a essa restrição, as aranhas-caranguejo desenvolveram atratores visuais para insetos voadores, um dos seus principais itens de alimentação, a exemplo de uma faixa branca logo abaixo dos olhos compostos, que facilitou sua identificação para esse trabalho (Zhang et al. 2015). Além dos pequenos insetos voadores, as espécies do gênero *Heteropoda* podem alimentam-se de invertebrados maiores como baratas até vertebrados, como peixes (Airamé & Sierwald 2000). Esses aracnídeos podem realizar saltos para apanhar presas de dimensão e massa bem superiores a eles mesmos (Nyffeler & Knörnschild 2013).

Entre as formigas, as mais abundantes encontradas na área de estudo foram da espécie *Solenopsis invicta* (Subfamília Myrmecinae, Figura 3c). Essa espécie, também conhecida como formiga-de-fogo, tem hábitos generalistas, podendo alimentar-se de troncos, serrapilheira e nectários extraflorais (Bacaro et al. 2015). *Solenopsis* spp. podem ter respostas de forrageio distintas, de acordo com variações na disponibilidade de diferentes recursos, e podem alterar o comportamento alimentar de acordo com a sazonalidade e a temperatura do solo (Taylor 1977, Porter & Tchinkel 1987).

Solenopsis invicta (Figura 3c) é uma espécie nativa da área central da América do Sul e foi introduzida através de mercadorias no século passado em diversas áreas do planeta (Ascunce et al. 2011). As formigas dessa espécie são conhecidas por suas diferentes estratégias de colonização em ambientes antrópicos e por se estabelecerem mais facilmente em ambientes com competidoras nativas (Holway et al. 2002).

Os outros representantes da família encontrados na área de estudo foram *Camponotus* sp. (Subfamília Formicinae) e *Odontomachus* sp. (Subfamília Ponerinae). *Camponotus* é

o maior gênero de formigas existente, com mais de mil espécies descritas (Bacaro et al. 2015). Boa parte das espécies desse gênero é onívora, enquanto que *Odontomachus* sp. tem uma distribuição pantropical e são formigas predadoras generalistas (Bacaro et al. 2015).

Já foram observados impactos de formigas sobre *Cyathea delgadii*, uma espécie fanerógama tida como endêmica da ilha da Trindade (Alves 1998). Os hábitos alimentares das formigas em ilhas podem ser diferentes dos observados pelas espécies no continente. Como exemplo disso, em Trindade, essas mesmas formigas que se alimentam de *C. delgadii* na ilha não são observadas alimentando-se de fanerógamas no continente (Alves 1998).

De acordo com McGlynn (1999), as espécies de formigas da região Neotropical são as maiores colonizadoras de outras regiões. Embora as três espécies sejam de ampla distribuição no continente sulamericano, as causas que levaram ao seu aparecimento na ilha ainda são desconhecidas. Porém, as formigas podem afetar negativamente as aves marinhas nas colônias, podendo causar abandono dos ninhais, reduzir o sucesso reprodutivo e a sobrevivência dos filhotes (Plentovich et al. 2008). Feare (1999) observou uma infestação de formigas em uma colônia de *O. fuscatus* na ilha Bird, Seicheles, que impossibilitou a nidificação da espécie em algumas partes da ilha.

Vegetação

De acordo com Alves (1998), a ilha possui 11 comunidades vegetacionais distintas, distribuídas em matas, campos e outras formações. A comunidade na qual se desenvolveu esse estudo categoriza-se como campo herbáceo, com predomínio de *Cyperus atlanticus* e *Bulbostylis nesiotes* (Figura 3a). Essa vegetação constitui a segunda maior comunidade da ilha em nível de cobertura e podem associar-se a outras espécies, formando outras composições (Alves 1998). Para tanto, esse tipo de vegetação permitiu a amostragem dessas duas espécies predominantes, com metabolismo do tipo C4 (*C. atlanticus* e *B. nesiotes*) e uma espécie C3 (*Guilandina bonducella*, Figura 3b). Essas três espécies de plantas foram as únicas encontradas na área de estudo.

Bulbostylis nesiotes e *C. atlanticus* são duas plantas da família das ciperáceas, endêmicas do arquipélago da ilha da Trindade e Martin Vaz (Alves 1998). Nas baixas elevações *B. nesiotes* predomina e, aparentemente, é mais resistente à maresia, enquanto

que *C. atlanticus* é mais adaptável às encostas movediças de cinza vulcânica (Alves 1998). Nas colônias de aves marinhas que ocorrem nos platôs e nas encostas próximas à praia das Tartarugas, *G. bonducella* associa-se a essas duas primeiras espécies.

Guilandina bonducella (sin. *Caesalpinia bonducella*, *Caesalpinia bonduc*, *Guilandina bonduc*) é comum no litoral brasileiro e, em Trindade, ocorre em locais restritos devido à pastagem das cabras no passado e à ação recente de queimadas (Alves 1998). Segundo Whistler (1992), essa espécie ocorre em diferentes tipos vegetacionais e tem uma distribuição pantropical. Carvalho-Silva (2013) discute que essa espécie tem propriedades alelopáticas e suprime a vegetação endêmica ao longo dos anos, constituindo uma ameaça e um possível desafio ao manejo da vegetação na ilha. Adicionalmente, o grau de intemperismo onde a vegetação encontra-se é pouco acentuado, com um sistema de drenagem de baixa vazão, mas em decorrência do desmatamento e da degradação ambiental, formam-se voçorocas (Castro 2009). Essas voçorocas ocorrem por toda a ilha, principalmente na face voltada para a praia do Andradas e Portugueses e podem comprometer os recursos hídricos existentes na ilha (Castro & Antonello 2006).

HIPÓTESES E OBJETIVOS

Dessa forma, os objetivos gerais desse trabalho foram verificar as estratégias de alocação de recursos dos trinta-réis das rocas e investigar os fluxos de matéria entre o ambiente marinho e terrestre mediados pela espécie e pelos componentes do ecossistema insular. Com isso, os objetivos específicos são *i.* verificar qual a estratégia (*Income – Capital*) predominante na população de trinta-réis-das-rocas durante o período reprodutivo e não reprodutivo; *ii.* determinar a importância, o raio de dispersão e a assimilação da matéria oriunda do ambiente marinho a partir da colônia, para os diferentes componentes da teia trófica insular.

As hipóteses desse estudo são: 1- O vitelo dos ovos de *O. fuscatus* é formado principalmente por reservas energéticas acumuladas no período anterior à reprodução (predominância de *capital breeders* na população); 2- As colônias de *O. fuscatus* são fonte importante de matéria para o ambiente terrestre, com gradiente de influência inversamente proporcional à distância da borda da colônia e 3- O caranguejo-amarelo *J.*

lagostoma, atua como o principal transportador de matéria de origem marinha no ambiente terrestre.

A Ilha da Trindade

A ilha da Trindade (20°30'S; 29°20'W) é uma Ilha oceânica de aproximadamente 10 km² situada na extremidade leste de uma “*volcanic ridge*” que se estende ao longo de 1140 km no sudoeste do oceano Atlântico (Pinheiro et al. 2017). A cadeia linear de montes submarinos e *guyots* (i.e. montes submarinos cujo topo foi aplainado pela erosão marinha), da qual Trindade faz parte, inicia-se no banco Vitória. Esse banco está a aproximadamente 175 km da costa brasileira e tem como extremidade oriental a ilha da Trindade e o arquipélago Martin Vaz (Almeida 2006).

A origem da ilha se dá pela atividade magmática em uma zona de fratura ocasionada pelo movimento da Dorsal-Meso-Atlântica em uma pluma mantélica (Almeida 2006). A área emersa total da ilha é de 9,28 km², com picos elevados entre 57 e 640 m de altitude em relação ao mar (Almeida 2006). Esses picos formam-se a partir do assoalho oceânico, com aproximadamente 5500 m de profundidade (Castro 2009). Considera-se que a formação rochosa da ilha ocorreu por atividades vulcânicas ocorridas entre o Plioceno inferior e Pleistoceno inferior (3,9 M.a. – 2,5 M.a.; Pires et al. 2016). A ilha caracteriza-se por relevos íngremes, no qual formam-se paisagens diversificadas, como estreitas praias, pequenos depósitos fluviais, depósitos sedimentares, paleodunas, praias, aluviões e recifes de algas e corais (Castro 2009). O clima é do tipo oceânico tropical, com temperatura média anual em torno de 25,3°C, sendo que os meses de fevereiro e março registram as temperaturas mais elevadas (~27,7°C) e de agosto com registro de temperaturas mais baixas, em torno de 22,9°C. A precipitação mensal varia entre 64 e 215 mm por mês (SECIRM 2017).

A dinâmica oceanográfica local caracteriza-se por conter vórtices, resultado da interação da cadeia de montanhas Vitória-Trindade com fluxos no sentido norte-sul da corrente do Brasil (Silveira et al. 2000). Mesmo de baixa intensidade para o transporte de nutrientes se comparados a correntes mais frias e profundas, esses fluxos podem formar ressurgências de pequena magnitude, influenciando a produtividade em áreas próximas à ilha (Lubiana & Júnior 2016).

Histórico de ocupação

O início da ocupação humana na ilha da Trindade ocorreu em 1502, com uma expedição da Coroa Portuguesa, que a batizou de Ilha da Santíssima Trindade (Gasparini 2004). A partir daí, ocorreram desacordos diplomáticos, disputas políticas acerca da posse entre Portugal e a Inglaterra e, posteriormente, entre o Brasil e a Inglaterra (Alves 1998). De acordo com relatos históricos, Trindade já foi utilizada como entreposto no comércio de escravos, pirataria, base militar avançada e presídio para presos políticos (Serafini et al. 2010). Em 1957, como parte do Programa de Participação do Brasil no Ano Geofísico Internacional, cria-se o Posto Oceanográfico da Ilha da Trindade (POIT) e, desde então, a ilha é ocupada permanentemente pela Marinha do Brasil (Gasparini 2004).

Célebres expedições de naturalistas passaram pelo local desde a sua descoberta, com destaques para as expedições de Edmund Halley (1700), de James Cook (1775), e James Hooker (1839) e Robert Falcon Scott (1901, 1910) (Alves & Silva 2016). Muitas das descrições botânicas da expedição oceanográfica do navio H.M.S. Challenger foram feitas por William Botting Hemsley, que catalogou, em 1885, as duas ciperáceas utilizadas nesse trabalho (Alves & Silva 2016).

Paralelo a essas ocupações e expedições humanas, a ilha sofreu impactos causados por tentativas de cultivo agrícola e por criações de diversos animais ao longo de sua colonização. Houve introduções intencionais de galinhas-de-angola (*Numida meleagris*), ovelhas (*Ovis aries*), porcos (*Sus scrofa*) e gatos-domésticos (*Felis cattus*) (Serafini 2010). Introduções acidentais ainda ocorrem em diversos pontos da ilha, como no caso dos camundongos (*Mus musculus*) e lagartixas comuns (*Hemidactylus mabouia*) (Bugoni & Welff-Neto 2008). Historicamente, o maior impacto ambiental causado por essas introduções na ilha deu-se com a atividade de cabras (*Capra hircus*), introduzidas desde a expedição de Edmund Halley, em 1700 (Alves 1998).

Estima-se que, em 1960, existiam 800 cabras em estado selvagem na Ilha, que causaram profundas alterações sobre a vegetação e, conseqüentemente, sobre a fauna e a geologia do local (Alves 1998). Atribui-se a este impacto a redução de algumas espécies de aves, devido à supressão da vegetação pelos caprinos, que inviabilizam a formação dos ninhos e a postura dos ovos (Croxall et al. 2012).

Além da vegetação e do impacto nas colônias, as cabras interferiram sobre a ciclagem de nutrientes e a qualidade dos solos da ilha. De acordo com Alves (1998), a

ciclagem de nutrientes, partículas de solo e energia na época anterior à ocupação humana e à introdução de animais domésticos provavelmente foi mais favorável para a manutenção da floresta clímax que ocorria na ilha. Para o autor, havia um constante superávit de nutrientes na forma de guano e carbonato de cálcio depositado nos ninhais dos altos picos, que se infiltravam e se distribuíam no solo. As florestas também ofereciam maior proteção às aves marinhas que, com a redução das florestas, diminuiu a entrada de nutrientes no sistema (Alves 1998). A ilha possuía 10 espécies de plantas endêmicas em 1700 até 1965. Dessas, duas se extinguiram, fazendo com que a taxa de endemismo seja de 7% (Alves 1998). A erradicação das cabras foi concluída em 2005 após um programa da Marinha do Brasil (Silva & Alves 2011). Atualmente, o maior problema de espécies introduzidas na ilha é o camundongo, que ocorre por toda a Ilha e foram observados nos arredores das edificações da ilha e próximas de algumas colônias de *O. fuscatus*.

Em relação à avifauna, além de *O. fuscatus* registram-se outras espécies, entre residentes, migrantes setentrionais e migrantes meridionais (Fonseca-Neto 2004). Em termos de abundância, destacam-se outras quatro espécies sendo elas *Gygis alba*, *Anous stolidus*, *Sula dactylatra* e *Pterodroma arminjoniana*. Fonseca-Neto (2004) compila uma série de registros, entre migrantes setentrionais, meridionais e visitantes ocasionais na Ilha. Desses, destacamos alguns entre os do norte: *Puffinus puffinus*, *Pluvialis dominica*, *P. squatarola*, *Charadrius semipalmatus*, e do sul: *Daption capensis*, *Puffinus gravis* e *Oceanites oceanicus* (Fonseca-Neto 2004). Visitantes ocasionais também foram avistados, como *Phaeton lepturus*, *Ardea alba*, *Egretta thula* e *Bubulcus ibis* (Fonseca-Neto 2004). Uma espécie foi recentemente recategorizada do *status* que antes acreditava ser uma subespécie em Trindade (*Fregata ariel trinitatis* para *Fregata trinitatis* (Olson 2017). Essa espécie endêmica torna-se, portanto, criticamente ameaçada (CR) globalmente, com aproximadamente vinte pares restritos à Ponta Sul (Olson 2017).

Conservação

Em 1962, Bertha Lutz, historiadora natural do Museu Nacional, propôs a criação de um Parque Nacional englobando a ilha da Trindade e Martin Vaz, através de um documento, fruto de uma reunião técnica (Alves 1998). Recentemente, o governo brasileiro criou uma unidade de conservação (UC) marinha que engloba parte da ilha da Trindade (Decreto n 9.312, de 19 de março de 2018). Uma parte emersa da ilha fica sob

a categoria de monumento nacional (MONA), e uma ampla área marinha tornou-se Área de Proteção Ambiental (APA). Atualmente, 40% da ilha faz parte do MONA, e o restante, junto com a parte marinha afetada, são as que menos sofrem pressão por parte da pesca amadora, fato que não garante a conservação da ilha, pois a APA é de uso sustentável que, desde que esteja no plano de manejo, permite atividades como a pesca amadora, que podem impactar áreas com alto índice de endemismo (Giglio et al. 2018). Os MONAs são UCs integrais, em que não é permitido o uso direto dos recursos naturais (Lei 9.985/2000).

MATERIAL E MÉTODOS

Local de estudo

O presente trabalho foi realizado em uma colônia de *O. fuscatus* de aproximadamente 280 indivíduos, localizada no morro das Tartarugas, na parte sudeste da ilha da Trindade (Figura 1e, 1f). Coletas adicionais foram realizadas em uma colônia adjacente. A colônia tem aproximadamente 800 indivíduos, somando as duas populações (Ver figuras 1d, 1e, Anexo I).

Coleta de amostras

As coletas foram realizadas em dois períodos, entre dezembro de 2016 e fevereiro de 2017 e em julho de 2017. Ao todo, foram coletadas 238 amostras. No período correspondente à reprodução das aves (dezembro a fevereiro), foram coletadas amostras de penas, sangue e ovos. Os animais foram capturados individualmente e ao acaso com o auxílio de um puçá e contidos em sacos de algodão. A manipulação do animal foi feita manualmente e foram tomados cuidados para manipular a ave em um máximo de 10 minutos para evitar o estresse do animal. Para as penas, padronizou-se a coleta manual das rêmiges secundárias (S1) em todos os indivíduos amostrados e 1 mL de sangue da veia tarsal com seringas de insulina estéreis. Os ovos foram coletados após verificar visualmente se o estágio embrionário era inicial, e depois confirmados ao verificar sua fluutuabilidade em um recipiente com água (adaptado de Ackerman & Eagles-Smith 2010). Durante 2016/2017, foram coletados 13 ovos para verificação isotópica do vitelo e em

2017/2018, foram coletados mais 18 ovos. Essa coleta adicional foi realizada porque em 2016/2017 encontramos poucos ovos viáveis para a pesquisa, pois a maioria dos ovos havia eclodido ou foram inviabilizados pela predação dos caranguejos. Durante a expedição de 2017/2018, realizamos uma coleta adicional dos ovos para verificar se o padrão isotópico se mantinha.

Foram traçados quatro raios de distância a partir da colônia de aves, com setores acima do nível (I), no mesmo nível (II) e em níveis abaixo da colônia (III). As distâncias foram de 0 m (constituindo a área da colônia), 10 m, 50 m e 100 m (Figura 4). Dentro desses raios, coletaram-se manualmente amostras de aracnídeos de solo, formigas e pereópodes de caranguejos. Coletaram-se também amostras de três espécies de plantas. Sempre que possível, as coletas foram homogeneizadas por setores acima, abaixo e acima da colônia em relação a declividade do terreno, exceto setores em que não possuíam os táxons de interesse no período.

Durante as estações reprodutivas de 2015/2016 e 2016/2017, foram instalados aparelhos geolocalizadores (GLS) nas aves (Modelo MK series 4000). Ao todo, 23 aparelhos foram instalados (Figura 1c). Os GLSs foram instalados em indivíduos adultos, fixados ao tarso do animal com uma tira adesiva ligada a anilha, após a coleta de sangue e de pena do animal. Esses aparelhos geolocalizadores funcionam com sensores de incidência luminosa, em que a posição é inferida a partir da diferença na duração entre os períodos de dias e noites e nos diferentes locais do planeta. Os dados de localização são obtidos após a subtração de interferências causadas por sombreamento no sensor. A recuperação dos dados exige recaptura do animal após um ciclo anual para download dos dados brutos no aparelho.

Preparação das amostras

As penas foram lavadas com água destilada e solução de peróxido de hidrogênio. Os ovos foram lavados com água destilada e abertos para retirar o conteúdo vitelínico (~2 g). O vitelo, as penas e o sangue foram secos na estufa a 60°C por 48 h. Depois de secas, as amostras de penas foram cortadas com tesoura, e o sangue foi liofilizado. O vitelo foi então colocado em pacotes de papel filtro e passaram por extração de lipídios em aparelho Soxhlet em solução de clorofórmio: metanol (2:1), por três ciclos com duração de 8 h

cada (Hobson et al. 2000). Após a retirada de lipídios, as amostras foram colocadas em estufa por mais 24 h para extração total do solvente. Os músculos dos pereópodes de caranguejos foram separados da carapaça e lavados com água destilada. Em seguida, foram acondicionados em pacotes de papel filtro e tiveram os lipídios extraídos em aparelho Soxhlet (1 ciclo) em éter de petróleo, utilizando a metodologia de extração de lipídios para tecidos musculares (Silva-Costa & Bugoni 2013). Os aracnídeos e as formigas foram identificados ao menor grupo taxonômico possível e agrupadas para obtenção de massa mínima para as análises (0,650 - 0,750 mg). As plantas foram separadas por espécie. As amostras então foram lavadas em água destilada e colocadas em estufa por 48 h. Posteriormente, todas as amostras foram maceradas, agrupando-se em indivíduos do mesmo grupo taxonômico e mesmos raios de distância da colônia para reduzir o número de amostras, exceto para os pereópodes de caranguejos, amostrados por setores.

Todas as amostras foram pesadas e armazenadas em cápsulas de estanho e enviadas para análise isotópica em espectrômetro de massa de razão isotópica da Universidade do Novo México (CSI-UNM).

Análise dos dados

Foram utilizados modelos Bayesianos de mistura isotópica (SIAR, Parnell et al. 2010) utilizando como fontes os diferentes componentes do ecossistema para os consumidores animais, durante os períodos reprodutivo e não reprodutivo das aves. Portanto, construiu-se o modelo das formigas, adotando como fontes terrestres as plantas C3 e plantas C4 e para as fontes marinhas o conjunto de sangue e vitelo das aves. Para as aranhas, foi adotado como fontes terrestres as plantas C3 e C4, aves (sangue + vitelo) e formigas como fonte intermediária. Foi utilizado como fontes terrestres para os caranguejos (plantas C3 e C4), como fontes intermediárias os invertebrados (formigas e aranhas) e como fonte marinha as aves (sangue + vitelo).

Os fatores de discriminação utilizados para caranguejos e aranhas foram obtidos da média de valores obtidos na literatura, com espécies em cativeiro, com fontes marinhas e terrestres (Dittel et al. 1997, Fantle et al. 1999, Oelbelmann & Scheu 2002). Como fatores de discriminação para comparações com os tecidos das formigas, foi utilizada a

correção de Vanderklift & Ponsard (2003), adicionando valores de $0,54 \pm 1,23\%$ e $2,54 \pm 0,11$ como fracionamento isotópico para carbono e nitrogênio, respectivamente. Como a razão C:N para as formigas foi acima de 4, os valores de $\delta^{13}\text{C}$ foram corrigidas matematicamente (Post et al. 2002). Para os *plots* das amostras, foram utilizados valores isotópicos corrigidos diretamente nos valores isotópicos para formigas, aranhas e caranguejos (Anexo II). Pela ausência de desvio padrão nos valores isotópicos das aranhas e das formigas dentro nos raios de distância, pela ausência de alguns valores entre as plantas C4 e distribuição dos dados dos caranguejos, não foram realizados testes estatísticos comparativos entre os raios de distância e as estações.

Para verificação das diferenças isotópicas das duas coletas de ovos para verificação das diferenças entre as coletas, foi realizado um teste-*t* de Student. Para verificar a estratégia de alocação de recursos das aves, se do tipo *income* ou *capital breeder*, o modelo bayesiano de mistura isotópica foi utilizado (SIAR, Parnell et al. 2010). O modelo foi construído assumindo como presa os valores isotópicos (Média $\pm$ DP) dos adultos como “fontes” e como “consumidores” os valores isotópicos dos vitelos. Os fatores de discriminação isotópica utilizados foram as médias de dados de tecidos de aves marinhas obtidos na literatura (Hobson & Clark 1992, Bearhop et al. 2002, Cherel et al. 2005). As dietas para análises dos fatores de discriminação para as gaivotas (*Larus delawarensis*), pinguins (*Aptenodytes patagonicus*, *Pygoscelis papua* e *Eudyptes chrysocome*) e mandriões (*Catharacta skua*) foram peixes marinhos, obtidos do sangue total e de penas de voo (Bearhop et al. 2002, Cherel et al. 2005). Os fatores de discriminação relacionados ao tecido dos adultos para o vitelo foram obtidos utilizando patos selvagens (*Anas platyrhynchos*), alimentados com ração mista (Hobson & Clark 1992). Essa metodologia seguiu o roteiro utilizado por Bond & Diamond 2010.

Dados de geolocalizadores recuperados foram tratados com o pacote *adehabitatHR* (Calenge 2004), utilizando a função *KernellUD*. As trajetórias foram verificadas após a seleção dos dados válidos das localizações (Anexo I). Distribuições de 50% e 75% dos dados dos geolocalizadores foram usadas para indicar as áreas durante o período de reprodução e de invernagem. Todas as análises foram realizadas no programa R (R Core Team 2016), incluindo gráficos usando o pacote *sciplot* (Morales 2012).

RESULTADOS

Foram coletadas e preparadas 272 amostras para análises de isótopos estáveis nesse estudo, divididos entre seis grupos ecológicos, com nove tecidos diferentes (272 amostras de $\delta^{13}\text{C}$ e 263 de $\delta^{15}\text{N}$). Foram verificados os valores isotópicos em 43 amostras de penas, 43 de sangue e em 31 ovos nos trinta-réis-das-rocas. Entre os outros grupos, foram obtidos valores isotópicos de 76 amostras de $\delta^{13}\text{C}$ (média = $15,06 \pm 4,39\text{‰}$) e 66 amostras de $\delta^{15}\text{N}$ ($12,11 \pm 4,49\text{‰}$) no período reprodutivo das aves e 79 amostras de $\delta^{13}\text{C}$ ($15,54 \pm 4,90\text{‰}$) e $\delta^{15}\text{N}$ ($13,00 \pm 3,95\text{‰}$). Ao todo, as 117 amostras de aves coletadas tiveram uma média de $-17,39 \pm 0,77\text{‰}$ para os valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $9,75 \pm 1,87\text{‰}$ para os valores de $\delta^{15}\text{N}$. Não foram obtidos valores isotópicos de dez amostras de plantas C4 do período reprodutivo das aves, provavelmente devido a grande quantidade de sílica nos tecidos das plantas amostradas.

Os valores de $\delta^{15}\text{N}$ diferiram significativamente entre os dois períodos ($t = 0,001$, $gl = 23$, $p > 0,05$), com os valores de $\delta^{15}\text{N}$ $1,33\text{‰}$ mais altos nos ovos coletados em 2017/2018. Esses valores mais altos e a impossibilidade de comparações com os tecidos dos adultos durante a mesma temporada fez com que não utilizássemos essas amostras nos modelos de mistura Bayesianos.

Dos 15 aparelhos geolocalizadores instalados durante a estação reprodutiva das aves de 2014 e 2015, foram recuperados três aparelhos em 2016. Dos sete aparelhos instalados na temporada 2016/2017, nenhum foi recuperado. Dos três aparelhos recuperados, verificamos uma tendência dos trinta-réis em forragear em áreas mais ao norte da ilha, com pouca diferença nas áreas de forrageio durante o período reprodutivo e de invernagem para os três indivíduos (ver anexo I).

O recurso com maior contribuição durante a estação reprodutiva das aves foram as plantas C4 para formigas (13–79%) e caranguejos (33–53%). Durante o período não reprodutivo das aves, as maiores proporções foram de plantas C3 para formigas (16–69%) e de invertebrados (formigas + aranhas) para os caranguejos. Durante os dois períodos, as formigas constituíram as maiores proporções de presas para as aranhas, com 8–76% durante o período reprodutivo das aves e 5–79% durante o período não-reprodutivo. O único grupo que alterou as fontes entre uma estação e outra foram as formigas, com maiores contribuições de plantas C4 na dieta durante o período reprodutivo das aves, e de plantas C3 durante o período não reprodutivo (Ver anexo II).

CONCLUSÕES

- Os valores isotópicos dos vitelos dos trinta-réis-das-rocas estão mais relacionados aos valores isotópicos do sangue do que com as penas dos adultos. Essa semelhança denota que a espécie utiliza recursos para a formação do vitelo durante o período reprodutivo, com alocação de recursos provenientes diretamente da alimentação ao redor da ilha. Esses recursos exógenos sugerem uma maior tendência *income breeder* para a espécie durante a temporada reprodutiva de 2016/2017.

- As diferenças isotópicas de $\delta^{15}\text{N}$ nos ovos entre os períodos reprodutivos de 2016/2017 e 2017/2018, bem como a diferença no momento de chegada para se reproduzirem entre os anos sugere uma variação do comportamento trófico da espécie entre os anos, e possíveis diferenças entre as estratégias de alocação dos recursos para a formação do vitelo.

- A semelhança nos locais de forrageio durante a invernagem, verificada nos dados dos geolocalizadores, mostram que as diferenças individuais podem ocorrer, mesmo com indivíduos que buscam áreas de alimentação com relativa uniformidade quanto aos itens alimentares disponíveis.

- A hipótese de que os trinta-réis-das-rocas são predominantemente *capital breeders* foi parcialmente refutada. Uma possível explicação para esse resultado é que o grande deslocamento dessas aves em um ambiente relativamente homogêneo. Comparadas às aves migratórias que realizam deslocamentos entre latitudes maiores e são mais expostas as condições sazonais de alimentação, o acúmulo de recursos por parte de um migrante circumtropical não confere vantagens durante o período de invernagem. Com isso, uma estratégia *capital breeder* poderia gerar um gasto energético maior durante o deslocamento para os locais de reprodução, por carregarem sobrepeso corporal.

- A influência da matéria marinha no ambiente insular proveniente das aves é contínua ao longo do ano, mesmo ocorrendo sob a forma de pulsos durante a temporada reprodutiva. Isso pode ser verificado principalmente pelos valores de $\delta^{15}\text{N}$ nas plantas C3 e C4, em que há um decréscimo dos valores ao longo das distâncias da colônia durante o período não-reprodutivo das aves. Essa influência da matéria marinha na base da teia trófica e no inverno sugere que a pluviosidade pode ter um papel importante na disponibilização e transporte de matéria marinha após o período reprodutivo das aves. O

atraso nessa disponibilidade deve-se ao fato de que as plantas absorvem os nutrientes através de suas raízes e os meses mais chuvosos ocorrem após as aves deixarem a ilha.

- As espécies de animais amostradas mostraram influências de diversas fontes nos modelos de mistura gerados. Os dados mostram que os invertebrados generalistas utilizam-se de diversas fontes de recursos no ambiente, mitigando uma influência maior da matéria marinha entre os valores isotópicos verificados. O fato do caranguejo-amarelo enquadrar-se nesse perfil generalista fez com que refutássemos a hipótese de que a espécie constitui o maior transportador da matéria marinha no ambiente insular.

- As plantas C4, abundantes na área da colônia e persistentes no ambiente ao longo do ano, constituem uma fonte de recursos permanente para os componentes do ecossistema. Como as fontes marinhas fertilizam o solo durante o período reprodutivo, a influência da matéria marinha seria indireta no ambiente insular estudado.

- A hipótese de que os gradientes são inversamente proporcionais aos raios de distância na colônia foi verificada somente para os valores de $\delta^{15}\text{N}$ das plantas no período não reprodutivo das aves. Além dos componentes animais serem generalistas, outra possível explicação para isso pode ser a baixa capacidade de retenção do solo e o regime das chuvas no local, em que a matéria marinha pode ser constantemente reciclada para o ambiente marinho novamente. As raízes das plantas, no período posterior à deposição da matéria marinha no ambiente, teriam maior capacidade de retenção, o que explicaria os padrões de $\delta^{15}\text{N}$.

- Embora a contribuição da matéria marinha proveniente das aves nas dietas dos invertebrados não se destaque na proporção entre as fontes disponíveis no ecossistema, a contribuição para as plantas no ecossistema insular geram subsídios para os níveis tróficos acima (efeito *bottom-up*). O subsídio na base do ecossistema, aliado as proporções da dieta atestam a matéria marinha transportada em duas direções, tendo importância direta e indireta sobre o ecossistema amostrado.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Ackerman JT, Eagles-Smith CA (2010) Accuracy of egg flotation throughout incubation to determine embryo age and incubation day in waterbird nests. Condor 112:438–446

- Adame MF, Fry B, Gamboa JN, Herrera-Silveira JA (2015) Nutrient subsidies delivered by seabirds to mangrove islands. *Mar Ecol Prog Ser* 525:15–24
- Airamé S, Sierwald P (2000) Hunting and feeding behavior of one Heteropoda species in lowland rainforest on Borneo (Aranae, Sparassidae). *J Arachnol* 28:251–253
- Alerstam T (2006) Strategies for the transition to breeding in time-selected bird migration. *Ardea* 94:347–357
- Almeida FFM (2006) Ilhas oceânicas brasileiras e suas relações com a tectônica atlântica. *Terrae Didatica* 2:3–18
- Alves RJV (1998) Ilha da Trindade & Arquipélago Martin Vaz: um ensaio geobotânico. Rio de Janeiro: Serviço de Documentação da Marinha
- Alves RJV, Silva NG (2016) Três séculos de história natural na Ilha da Trindade com comentários sobre sua conservação. Rio de Janeiro: Smashwords
- Anderson WB, Wait DA, Stapp P (2008) Resources from another place and time: responses to pulses in a spatial subsidized system. *Ecology* 89:660–670
- Ascunce, MS, Yang C, Oakey J, Calcaterra L, Wu W, Shih C, Goudet J, Ross KG, Shoemaker D (2011) Global invasion history of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Science* 331:1066–1068
- Baccaro FB, Feitosa RM, Fernandez F, Fernandes, IO, Izzo TJ, Souza JLP, Solar R (2015) Guia para os gêneros de formigas do Brasil. Ed. Inpa, Manaus
- Ballinger A, Lake PS (2006) Energy and nutrient fluxes from rivers and streams into terrestrial food webs. *Marine and Freshwater Research* 57:15–28
- Barnes RSK, Hughes RN (1988) An Introduction to Marine Ecology, 2nd ed. Blackwell Scientific Publications, Cambridge
- Barrett K, Anderson WB, Wait DA, Grismer L, Polis A, Rose MD (2005) Marine subsidies alter the diet and abundance of insular and coastal lizard populations. *Oikos* 109:145–153
- Bauer S, Hoyer BJ (2014) Migratory animals couple biodiversity and ecosystem functioning worldwide. *Science* 344:1242552
- Bearhop S, Waldron S, Votier SC, Furness RW (2002) Factors that influence assimilation rates and fractionation of nitrogen and carbon stable isotopes in avian blood and feathers. *Physiol Biochem Zool* 75: 451–458

- Blais JM, Kimpe LE, McMahon D, Keatley BE, Mallory ML, Douglas MSV, Smol JP (2005) Arctic seabirds transport marine-derived contaminants. *Science* 309:445
- Bogdziewicz M, Zwolak R, Crone EE (2016) How do vertebrates respond to mast seeding? *Oikos* 125:300–307
- Bond AL, Diamond AW (2010) Nutrient allocation for egg production in six Atlantic seabirds. *Can J Zool* 88: 1095–1102
- Bonnet X, Bradshaw D, Shine D (1998) Capital versus income breeding: an ectothermic perspective. *Oikos* 83:333–342
- Britton-Simmons KH, Foley G, Okamoto D (2009) Spatial subsidy in the subtidal zone: utilization of drift algae by a deep subtidal sea urchin. *Aquat Biol* 5:233–243
- Bruhl, JJ, Wilson KL (2007) Towards a comprehensive survey of C3 and C4 photosynthetic pathways in Cyperaceae. *Aliso* 23:99–148
- Buehler DM, Piersma T (2008) Travelling on a budget: predictions and ecological evidence for bottlenecks in the annual cycle of long-distance migrants. *Phil Trans R Soc Lond* 363:247–266
- Bugoni L, Welff-Neto P (2008) *Hemidactylus mabouia* (tropical house gecko). Human-induced introduction. *Herpetol Rev* 39:226–227
- Calenge C (2006) The package “adehabitat” for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecol Model* 197: 516–519
- Carvalho-Silva M, Amorim PRF, Câmara EAS (2013) New goats on the island? *Rodriguésia* 64:661–663
- Castro JWA (2009) Geologia ambiental das ilhas oceânicas de Trindade e Fernando de Noronha. In: Mohr LV, Castro JWA, Costa PMS, Alves RJV (eds) *Ilhas oceânicas brasileiras: da pesquisa ao manejo*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, p 35–52
- Castro JWA, Antonello LL (2006) Geologia das ilhas oceânicas brasileiras. In: Alves RJV, Castro JWA (eds) *Ilhas Oceânicas Brasileiras: da Pesquisa ao Manejo*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, p 29–57
- Caut S, Angulo E, Pisanu B, Ruffino L, Faulquier L, Lorvelec O, Chapuis J, Pascal M, Vidal E, Courchamp F (2012) Seabird modulations of isotopic nitrogen on islands. *PLoS ONE* 7:e39125

- Cherel Y, Hobson K A, Hassani S (2005) Isotopic discrimination between food and blood and feathers of captive penguins: implications for dietary studies in the wild. *Physiol Biochem Zool* 78: 106–115
- Clark B, Foster JB (2009) Ecological imperialism and the global metabolic rift: unequal exchange and the guano/nitrates trade. *Int J Comp Sociol* 50:311–334
- Conway-Cranos L, Kiffney P, Banas N, Plummer M, Naman S, MacCready P, Bucci J, Ruckelshaus M (2016) Stable isotopes and oceanographic modeling reveal spatial and trophic connectivity among terrestrial, estuarine, and marine environments. *Mar Ecol Prog Ser* 533:15–28
- Croxall JP, Butchart SHM, Lascelles B, Stattersfield AJ, Sullivan B, Symes A, Taylor P (2012) Seabird conservation status, threats and priority actions: a global assessment. *Bird Conserv Int* 22:1–34
- Cuesta JA, García-Guerrero MU, Hendrickx ME (2007) The complete larval development of *Johngarthia planatus* (Brachyura: Grapsoidea: Gecarcinidae) described from laboratory reared material, with notes on the affinity of *Gecarcinus* and *Johngarthia*. *J Crustac Biol* 27:263–277
- Cushman GT (2013) Guano and the opening of the pacific world: a global ecological history. 1ed. Nova Iorque: Cambridge University Press
- Dawson T.E, Mambelli, S Plamboeck, AH, Templer P H, Tu KP (2002) Stable isotopes in plant ecology. *Annu Rev Ecol Syst* 33:507–559
- Dittel AI, Epifanio CE, Cifuentes LA, Kirchman DL (1997) Carbon and nitrogen spurces for Shrimp postlarvae fed natural diets from a tropical mangrove system. *Est Coast Shelf Sci* 45:629–637
- Doughty CE, Roman J, Faurby S, Wolf A, Haque A, Bakker ES, Malhi Y, Dunning Jr JB, Svenning, JC (2016) Global nutrient transport in a world of giants. *Proc Natl Acad Sci USA* 113:868–873
- Drent RH, Daan S (1980) The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68:225–252
- Edwards GB (1979) The giant crab spider *Heteropoda venatoria* (Linnaeus) (Araneae Sparassidae). Fla Dept Agric & Consunler Service Entom Circular No 205: 1–2

- Egevang C, Stenhouse IJ, Phillips RA, Petersen A, Fox JW, Silk JRD (2009) Tracking of Arctic terns *Sterna paradisaea* reveals longest animal migration. *Proc Natl Acad Sci USA* 107:2078–2081
- Elliott PF (1988) Foraging behavior of a central-place forager: field tests of theoretical predictions. *Am Nat* 131:159–174
- Fang X, Hou X, Li X, Hou W, Nakaoka M, Yu X (2018) Ecological connectivity between land and sea: a review. *Ecol Res* 33:51–61
- Fantle MS, Dittel AI, Schwalm SM, Epifanio CE, Fogel ML (1999) A food web analysis of the juvenile blue crab, *Callinectes sapidus*, using stable isotopes in whole animals and individual amino acids. *Oecologia* 120:416–426
- Feare C (1999) Ants take over from rats on Bird Island, Seychelles. *Bird Conserv Int* 9:95–96
- Feare CJ (1976) The exploitation of sooty tern eggs in the Seychelles. *Biol Conserv* 10:169–182
- Fonseca-Neto FP (2004) Aves marinhas da ilha Trindade. In: Branco JO. (Org.) Aves marinhas e insulares brasileiras: bioecologia e conservação. UNIVALI Editora, Itajaí, p 119–146
- Fry B (2006) Stable isotopes ecology, 3rd. Ed., Springer New York, NY
- Fry B (2007) Stable isotopes in Ecology and Environmental Science, 2nd. Ed., Blackwell Publishing, MA
- Giglio VJ, Pinheiro HT, Bender MG, Bonaldo RM, Costa-Lotufo LV, Ferreira CEL, Floeter SR, Freire A, Gasparini JL, Joyeux J, Krajewski JP, Lindner A, Longo GO, Lotufo, TMC, Loyola R, Luiz OJ, Macieira RM, Magris RA, Mello TJ, Quimbayo JP, Rocha LA, Segal B, Teixeira JB, Villa-Nova DA, Vilar CC, Zilberberg C, Francino-Filho RB (2018) Large and remote marine protected areas in the South Atlantic Ocean are flawed and raise concerns: comments on Soares and Lucas (2018). *Mar Policy* 96:13–17
- Gamelon M, Focardi S, Baibet E, Brandt S, Franzetti B, Ronchi F, Venner S, Sæther, Gaillard J (2017) Reproductive allocation in pulsed-resource environments: a comparative study in two populations of wild boar. *Oecologia* 183:1065–1076
- Garcia AM, Winemiller KO, Hoeinghaus DJ, Claudino MC, Bastos R, Correa F, Huckembeck S, Vieira J, Loebmann D, Abreu P, Ducatti, C (2017) Hydrologic

- pulsing promotes spatial connectivity and food web subsidies in a subtropical coastal ecosystem. *Mar Ecol Prog Ser* 567:17–28
- Gasparini JL (2004) Ilha da Trindade e Arquipélago Martin Vaz – pedaços de Vitória no azul Atlântico. Vitória: GSA
- Gende SM, Edwards RT, Willson MF, Wipfli MS (2002) Pacific salmon in aquatic and terrestrial ecosystems. *Bioscience* 52:917–928
- Gould SJ (1966) Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol Rev* 41: 587–640
- Hahn S, Hoyer BJ, Korthals, Klaassen M (2012) From food to offspring down: tissue-specific discrimination and turn-over of stable isotopes in herbivorous waterbirds and other avian foraging guilds. *PLoS ONE* 7: e30242
- Hartnoll RG, Broderick AC, Brendan J, Godley BJ, Musick S, Pearson M, Stroud SA, Saunders KE (2010) Reproduction in the land crab *Johngarthia lagostoma* on ascension island. *J Crustac Biol* 30:83–92
- Hartnoll RG, Mackintosh T, Pelembe T (2006) *Johngarthia lagostoma* (H.Milne Edwards, 1837) on Ascension Island: a very isolated land crab population. *Crustaceana* 79:197–215
- Havik G, Catenazzi A, Holmgren M (2014) Seabird nutrient subsidies benefit non-nitrogen fixing trees and alter species composition in South American coastal dry forests. *PLoS ONE* 9: e86381
- Hazin MC, Macedo RH (2006) Sooty tern nesting success as a function of nest location, density and vegetation type in a Neotropical atoll. *Rev Bras Ornitol* 14:261–268
- Helfield JM, Naiman RJ (2001) Effects of salmon-derived nitrogen on riparian forest growth and implications for stream productivity. *Ecology* 82:2403–2409
- Hickman CP, Roberts LS, Larson A (2001) Integrated principles of zoology. 11th ed. Nova Iorque: McGraw-Hill
- Hobson KA (1999) Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia* 120:314–326
- Hobson KA, Clark RG (1992) Assessing avian diets using stable isotopes II: factors influencing diet–tissue fractionation. *Condor* 94:189–197
- Hobson KA, Sirois J, Gloutney ML (2000) Tracing nutrient allocation to reproduction with stable isotopes: a preliminary investigation using colonial waterbirds og great slave lake. *Auk* 117:760–774

- Hobson KA, Jaatinen K, Öst M (2015) Differential contributions of endogenous and exogenous nutrients to egg components in wild Baltic common eiders (*Somateria mollissima*): A test on alternative stable isotope approaches. *Auk* 132:624–633
- Holtgrieve GW, Schindler DE (2011) Marine-derived nutrients and ecosystem metabolism: reconsidering the role of salmon in streams. *Ecology* 92:373–385
- Holway DA, Lach L, Suarez AV, Tsutsui ND, Case TJ (2002) The causes and consequences of ant invasions. *Annu Rev Ecol Syst* 33:181–233
- Inger R, Bearhop S (2008) Applications of stable isotope analyses to avian ecology. *Ibis* 150:447–461
- Isbister G, Hirst D (2003) A prospective study of definite bites by spiders of the family Sparassidae (huntspiders) with identification to species level. *Toxicon* 42:163–171
- Jaatinen K, Öst M, Hobson KA (2016) State-dependent capital and income breeding: a novel approach to evaluating individual strategies with stable isotopes. *Front Zool* 13:24
- Jaeger A, Feare CJ, Summers RW, Lebabenchon C, Larose CS, Le Corre M (2017) Geolocation Reveals year-round-at-Sea distribution and activity of a superabundant tropical seabird, the sooty tern *Onychoprion fuscatus*. *Front Mar Sci* 4:394
- Jamieson BGM (2007) Reproductive Biology and Phylogeny of Birds. Science Publishers, 1Ed. Enfield, NH
- Jaquemet S, Potier M, Cherel Y, Kojadinovic J, Bustamante P, Richard P, Catry T, Ramos JA, Le Corre M (2008) Comparative foraging ecology and ecological niche of a superabundant tropical seabird. The sooty tern *Sterna fuscata* in the southwest Indian Ocean. *Mar Biol* 155:505–520
- Jonsson KI (1997) Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos* 78:57–66
- Kauppi L, Norkko J, Ikonen J, Norkko A (2017) Quantifying the contribution of invasive species to nutrient cycling in coastal ecosystems. *Mar Ecol Prog Ser* 597:193–207
- Kerby J, Post E (2013) Capital and income breeding traits differentiate trophic match–mismatch dynamics in large herbivores. *Phil Trans R Soc Lond B* 368: 20120484

- Klaassen M, Abraham KF, Jefferies RL, Vrtiska M (2006) Factors affecting the site of investment, and the reliance on savings for arctic breeders: the capital–income dichotomy revisited. *Ardea* 94:371–384
- Klaassen M, Lindström Å, Møltofte H, Piersma T (2001) Arctic waders are not capital breeders. *Nat Commun* 413:794–795
- Lalli CN, Parsons TR (2006) *Biological oceanography: an introduction*, 2nd Ed. Elsevier, Oxford
- Landry J, Parrott L (2016) Could lateral transfer of nutrients by outbreaking insects lead to consequential landscape-scale effects? *Ecosphere* 7:e01265
- Langin KM, Norris DR, Kyser TK, Marra PP, Ratcliffe LM (2006) Capital versus income breeding in a migratory passerine bird: evidence from stable-carbon isotopes. *Can J Zool* 84:947–953
- Lavery TJ, Roudnew B, Gill P, Seymour J, Seuront L, Johnson G, Mitchell JG, Smetacek V (2010) Iron defecation by sperm whales stimulates carbon export in the Southern Ocean. *Proc R Soc B* 277:3527–3531
- Leal GR, Furness RW, McGill RAR, Santos RA, Bugoni L (2017) Feeding and foraging ecology of Trindade petrels *Pterodroma arminjoniana* during the breeding period in the South Atlantic Ocean. *Mar Biol* 164:211
- Levi PS, Tank JL, Rüegg J, Janetski DJ, Tiegs SD, Chaloner DT, Lamberti GA (2013) Whole-stream metabolism responds to spawning pacific salmon in their native and introduced ranges. *Ecosystems* 16:269–283
- Liebhold A, Koenig WD, Bjørnstad ON (2004) Spatial Synchrony in population dynamics. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 35:467–90
- Lira SMA (2017) Espectro de tamanho e biovolume do zooplâncton e diversidade e conectividade de decápodes em ambientes insulares do oceano Atlântico tropical. Tese de doutorado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE
- Lorentzen T, Hannesson R (2004) The collapse of the Norwegian Herring Fisheries in the late 1950s and 60s crisis, Adaptation, and Recovery. Centre for Fisheries Economics. Discussion paper No. 2
- Lubiana KMF, Júnior CD (2016) The composition and new records of micro and mesophytoplankton near the Vitória-Trindade Seamount Chain. *Biota Neotrop* 16: e20160164

- Luigi G, Bugoni L, Fonseca-Neto FP, Teixeira DM (2009) Biologia e conservação do petrel-de-trindade, *Pterodroma arminjoniana*, na ilha da Trindade, Atlântico sul. In: Ilhas oceânicas brasileiras, da pesquisa ao manejo. Brasília: MMA/Secretaria de Biodiversidade e Florestas, p 223–263
- Lynch KM (2015) Theoretical Considerations for Nuclear Decay Spectroscopy. In: Laser Assisted Nuclear Decay Spectroscopy. Springer Thesis (Recognizing Outstanding Ph.D. Research). Springer, Cham
- Maberly SC, Raven JA, Johnston AM (1992) Discrimination between ^{12}C and ^{13}C by marine plants. *Oecologia* 91:481–492
- Mancini PL, Bugoni, L (2014) Resources partitioning by seabirds and their relationship with other consumers at and around a small tropical archipelago. *ICES J Mar Sci* 71:2599–2607
- Mancini PL, Serafini PP, Bugoni L (2016) Breeding seabird populations in Brazilian oceanic islands: historical review, update and a call for census standardizations. *Rev Bras Ornitol* 24:94–115
- Marczak LB, Thompson RM, Richardson JS (2007) Meta-analysis: trophic level, habitat, and productivity shape the food web effects of resource subsidies. *Ecology* 88:140–148
- Martinelli LA, Ometto JPHB, Ferraz ES, Victoria RL, Camargo PB, Moreira, MZ (2009) Desvendando questões ambientais com isótopos estáveis. 1ª ed. São Paulo: Oficina de Textos
- McGlynn TP (1999) The worldwide transfer of ants: geographical distribution and ecological invasions. *J Biogeogr* 26:535–548
- McLoughlin PD, Lysak K, Debeffe L, Perry T, Hobson K (2016) Density-dependent resource selection by a terrestrial herbivore in response to sea-to-land nutrient transfer by seals. *Ecology* 97:1929–1937
- Mellbrand K, Lavery PS, Hyndes G, Hamback PA (2011) Linking land and sea: different pathways for marine subsidies. *Ecosystems* 14:732–744
- Minagawa M, Wada E (1984) Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochim Cosmochim Acta* 48:1135–1140

- Morales M (2012) Sciplot: scientific graphing functions for factorial designs. R Core Team
- Moss B (2017) Marine reptiles, birds and mammals and nutrient transfers among the seas and the land: An appraisal of current knowledge. *J Exp Mar Biol Ecol* 492:63–80
- Nathan R, Getz WM, Reviila E, Holyak M, Kadmon R, Saltz D, Smouse PE (2008) A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proc Natl Acad Sci USA* 105:19052–19059
- Newsome SD, Martinez-del-Rio C, Bearhop S, Phillips DL (2007) A niche for isotopic ecology. *Front Ecol Environ* 5:429–436
- Nunes GT, Bertrand S, Bugoni L (2018) Seabirds fighting for land: phenotypic consequences of breeding area constraints at a small remote archipelago. *Sci Rep* 8:665
- Nyffeler M, Knörnschild M (2013) Bat predation by spiders. *PLoS ONE* 8: e58120
- Oelbermann K, Scheu S (2002) Stable isotope enrichment ($\delta N-15$ and $\delta C-13$) in a generalist predator (*Pardosa lugubris*, Araneae: Lycosidae): effects of prey quality. *Oecologia* 130:337–344
- Oliveira MCLM, Bastos RF, Claudino MC, Assumpção CM, Garcia AM (2014) Transport of marine-derived nutrients to subtropical freshwater food webs by juvenile mullets: a case study in southern Brazil. *Aquat Biol* 20:91–100
- Olson SL (2017) Species rank for the critically endangered Atlantic Lesser Frigatebird (*Fregata trinitatis*). *Wilson J Ornithol* 129:661–675
- Orr M, Zimmer M, Jelinski DE, Mews M (2005) Wrack deposition on different beach types: spatial and temporal variation in the pattern of subsidy. *Ecology* 86:1496–1507
- Ostfeld RS, Keesing F (2000) Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems. *Trends Ecol Evol* 15:232–237
- Paetzold A, Bernet JF, Tockner K (2006) Consumer-specific responses to riverine subsidy pulses in a riparian arthropod assemblage. *Freshw Biol* 51:1103–1115
- Paetzold A, Lee M, Post DM (2008) Marine resource flows to terrestrial arthropod predators on a temperate island: the role of subsidies between systems of similar productivity. *Oecologia* 157:653–659

- Parnell AC, Inger R, Bearhop S, AL Jackson (2010) Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLoS One* 5:e9672
- Petersen ES, Krüger L, Dezevieski A, Petry MV, Montone RC (2016) Incidence of plastic debris in sooty tern nests: a preliminary study on Trindade Island, a remote area of Brazil. *Mar Pollut Bull* 105:373–376
- Peterson BJ, Fry B (1987) Stable isotopes in ecosystem studies. *Ann Rev Ecol Syst* 18:293–320
- Pinheiro HT, Bernardi G, Simon T, Joyeux J, Macieira RM, Gasparini JL, Rocha C, Rocha LA (2017) Island biogeography of marine organisms. *Nature* 549:82–85
- Pires GLC, Bongiolo EM, Geraldles MC, Renac C, Santos AC, Jourdan F, Neumann R (2016) New $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ ages and revised $^{40}\text{K}/^{40}\text{Ar}^*$ data from nephelinitic – phonolitic volcanic successions of the Trindade Island (South Atlantic Ocean). *J Volcanol Geotherm Res* 327:531–538
- Plentovich S, Hebshi A (2008) Detrimental effects of two widespread invasive ant species on weight and survival of colonial nesting seabirds in the Hawaiian Islands. *Biol Invasions* 11:289–298
- Polis GA, Hurd SD (1995) Extraordinarily high spider densities on islands: flow of energy from the marine to terrestrial food webs and the absence of predation. *Proc. Natl Acad Sci USA* 92:4382–4386
- Polis GA, Hurd SD (1996) Allochthonous input across habitats, subsidized consumers, and apparent trophic cascades: examples from the ocean-land interface. In: Polis GA, Winemiller KO (eds) *Food Webs*. Springer, Boston, MA
- Porter S, Tschinkel W (1987) Foraging in *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae): Effects of Weather and Season. *Environ Entomol* 16:802–808
- Post DM, Layman CA, Arrington DA, Takimoto G, Quattrochi J, Montaña CG (2007) Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia* 152:179–189
- Prestwich KN (1988) The constraints on maximal activity in spiders. *J Comp Physiol B* 158:437–447
- Quillfeldt P, Bugoni L, McGill RAR, Masello JF, Furness RW (2008) Differences in stable isotopes in blood and feathers of seabirds are consistent across species, age and latitude: implications for food web studies. *Mar Biol* 155:593–598

- Quillfeldt P, McGill RAR, Furness RW (2005) Diet and foraging areas of Southern Ocean seabirds and their prey inferred from stable isotopes: review and case study of Wilson's storm-petrel. *Mar Ecol Prog Ser* 295:295–304.
- Quillfeldt P, Schenk I, McGill RAR, Strange IJ, Masello J, Gladbach A, Roesch V, Furness, RW (2008) Introduced mammals coexist with seabirds at New Island, Falkland Islands: abundance, habitat preferences, and stable isotope analysis of diet. *Polar Biol* 31:333–349
- R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>
- Reynolds CS (2006) *Ecology of Phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge
- Rodríguez-Rey G, Hartnoll RG, Solé-Cava AM (2015) Genetic structure and diversity of the island-restricted endangered land crab, *Johngarthia lagostoma* (H.Milne Edwards, 1837). *J Exp Mar Biol Ecol* 474:204–209
- Rose MD, Polis GA (1998) The distribution and abundance of coyotes: the effects of allochthonous food subsidies from the sea. *Ecology* 79:998–1007
- Rubenstein DR, Hobson KA (2004) From birds to butterflies: animal movement patterns and stable isotopes. *Trends Ecol Evol* 19:256–263
- Salton M, Saraux C, Dann P, Chiaradia A (2015) Carry-over body mass effect from winter to breeding in a resident seabird, the little penguin. *R Soc Open Sci* 2: 140390
- Sandberg R, Moore FR (1996) Fat stores and arrival on the breeding grounds: reproductive consequences for passerine migrants. *Oikos* 77:577–581
- Santos RG, Pinheiro HT, Martins AS, Riul P, Bruno SC, Janzen FJ, Ioannou CC (2016) The anti-predator role of within-nest emergence synchrony in sea turtle hatchlings. *Proc R Soc B Biol Sci* 283:20160697
- Schreiber EA, CJ Feare BA, Harrington BG Murray Jr, WB Robertson Jr, M.J Robertson GE Woolfenden (2002) Sooty tern (*Onychoprion fuscatus*). In AF Poole, FB Gill (eds) *The Birds of North America*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca
- Schulz TM, Bowen WD (2004) Pinniped lactation strategies: evaluation of data on maternal and offspring life history traits. *Mar Mamm Sci* 20:86–114
- Secretaria da Comissão Interministerial para os Recursos do Mar – SECIRM (2017) *PROTRINDADE: 10 anos de pesquisas*. 1Ed. SECIRM, Brasília

- Serafini TZ, França GB, Andriguetto-Filho JM (2010) Ilhas oceânicas brasileiras: biodiversidade conhecida e sua relação com o histórico de uso e ocupação humana. *Rev. Gestão Cost Integr* 10:281–301
- Silva-Costa A, Bugoni L (2013) Feeding ecology of Kelp Gulls (*Larus dominicanus*) in marine and limnetic environments. *Aquat Ecol* 47:211–224
- Silva NG, Alves RJV (2011) The eradication of feral cats and its impact on plant biodiversity – a milestone in the history of Trindade Island, Brazil. *Rodriguésia* 62:717–719
- Smith BN, Epstein S (1971) Two categories of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios for higher plants. *Plant Physiol* 47:380–384
- Soares LC (1964) As ilhas oceânicas. In: Azevedo A (ed) *Brasil, a Terra e o Homem, Bases Físicas*. Companhia Editora Nacional, SP
- Spiller DA, Piovia-Scott J, Wright AN, Yang LH, Takimoto G, Schoener TW, Iwata T (2010) Marine subsidies have multiple effects on coastal food webs. *Ecology* 91:1424–1434
- Stapp P, Polis GA (2003) Marine resources subsidize insular rodent populations in the Gulf of California, Mexico. *Oecologia* 134:496–504
- Stapp P, Polis GA, Piñero FS (1999) Stable isotopes reveal strong marine and El Niño effects in island foodwebs. *Nature* 401:101–105
- Stearns SC (1989) Trade-offs in life-history evolution. *Funct Ecol* 3:259–268
- Stephens PA, Boyd IL, McNamara JM, Houston AI (2009) Capital breeding and income breeding: their meaning, measurement, and worth. *Ecology* 90:2057–2067
- Subalusky AL, Dutton CL, Rosi EJ, Post DM (2017) Annual mass drownings of the Serengeti wildebeest migration influence nutrient cycling and storage in the Mara River. *Proc Natl Acad Sci USA* 114:7647–7652
- Trillmich F, Weissing FJ (2006) Lactation patterns of pinnipeds are not explained by optimization of maternal energy delivery rates. *Behav Ecol Sociobiol* 60:137–149
- Turner J (2015) Zooplankton fecal pellets, marine snow, phytodetritus and the ocean's biological pump. *Prog Oceanogr* 130:205–248
- Varpe Ø, Fiksen Ø, Slotte A (2005) Meta-ecosystems and biological energy transport from ocean to coast: the ecological importance of herring migration. *Oecologia* 146:443–451

- Warfe DM, Pettit NE, Davies PM, Pusey BJ, Hamilton SK, Kennard MJ, Townsend SA, Bayliss P, Ward DP, Douglas MM, Burford MA, Finn M, Bunn SE, Halliday IA (2011) The ‘wet-dry’ in the wet-dry tropics drives ecosystem structure and function of northern Australian rivers. *Freshw Biol* 56:2169–2195
- Watson L, Dallwitz MJ (1983) *Genera of Leguminosae-Caesalpinioideae: anatomy, morphology, classification and keys*. Research School of Biological Sciences, Australian National University, Canberra
- Whistler WA (1992) *Flowers of the Pacific Island Seashore. A guide to the littoral plants of Hawaii, Tahiti, Samoa, Tonga, Cook Islands, Fiji and Micronesia*. Isle Botanica, Honolulu
- Williams CT, Klaassen M, Barnes BM, Buck L, Arnold W, Girould S, Vetter SG, Ruf (2017) Seasonal reproductive tactics: annual timing and the capital-to-income breeder continuum. *Philos Trans R Soc Lond B*. 372:20160250
- Yang LH, Bastow JL, Spence KO, Nright AN (2008) What can we learn from resource pulses? *Ecology* 89:621–634
- Zhang S, Chen, H, Chen K, Huang J, Chang C, Porkowski D, Liao C, Tso I (2015) A nocturnal cursorial predator attracts flying prey with a visual lure. *Anim Behav* 102:119–125
- Lotze H, Reize K, Worm B, van Beusekom J, Busch M, Ehlers A, Heirich D, Hoffman RC, Holm P, Jensen C, Knottnerus OS, Langhanki N, Prummel W, Vollmer M, Wolff WJ (2005) Human transformations of the Wadden Sea ecosystem through time: a synthesis. *Hegol Mar Res* 59: 84–95
- Sale MG, Arnould JPY (2012) Inflated population density of island antechinus: a case of allochthonous marine inputs leading to increased food availability. *Aus J Zool* 60: 343–351

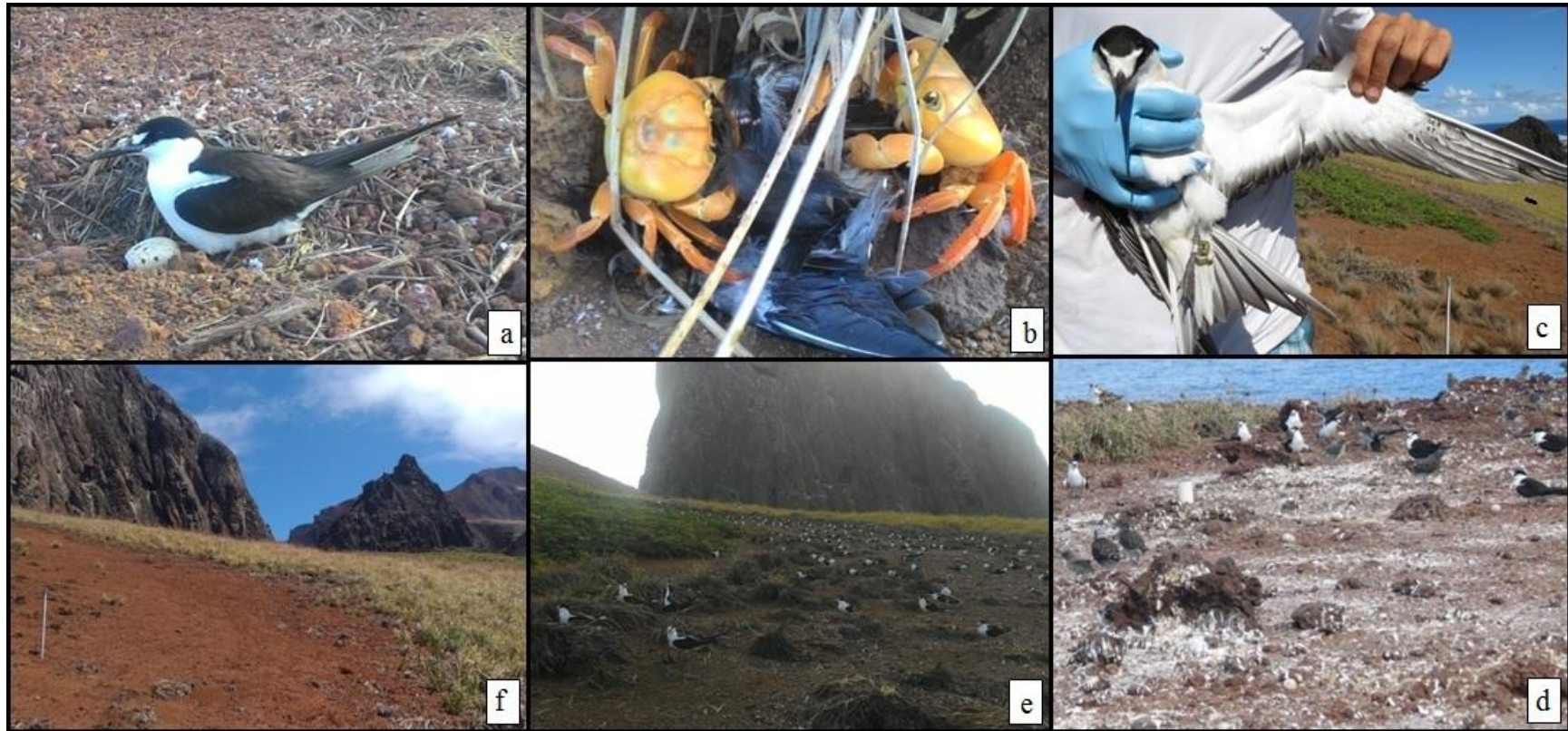


Figura 1. Colônias de trinta-réis das-rocas. **a-** trinta-réis-das-rocas *Onychoprion fuscatus* na área de estudo; **b-** Caranguejos-amarelos predando um trinta-réis na área de estudo; **c-** trinta-réis adulto, após a retirada de amostras de sangue e penas e a instalação de aparelhos geolocalizadores; **d-** Colônia adjacente a colônia de estudo, com juvenis e ovos predados **e-** Área de estudo durante o período reprodutivo das aves; **f-** Área de estudo durante o período não-reprodutivo das aves.

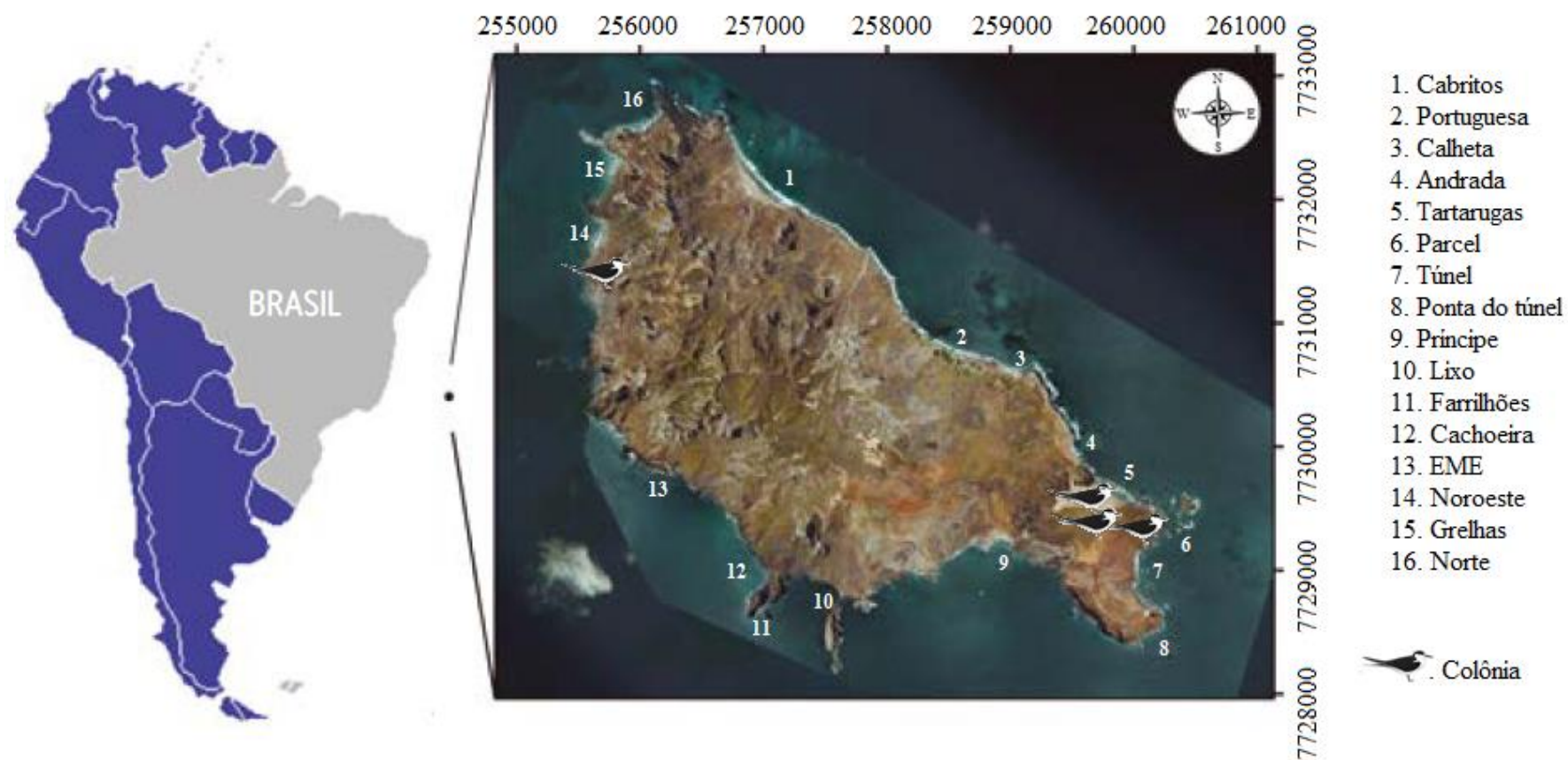


Figura 2. Mapa da localização da Ilha da Trindade com os locais de maior concentração populacional dos trinta-réis-das-rocas. Adaptado de SECIRM 2017.

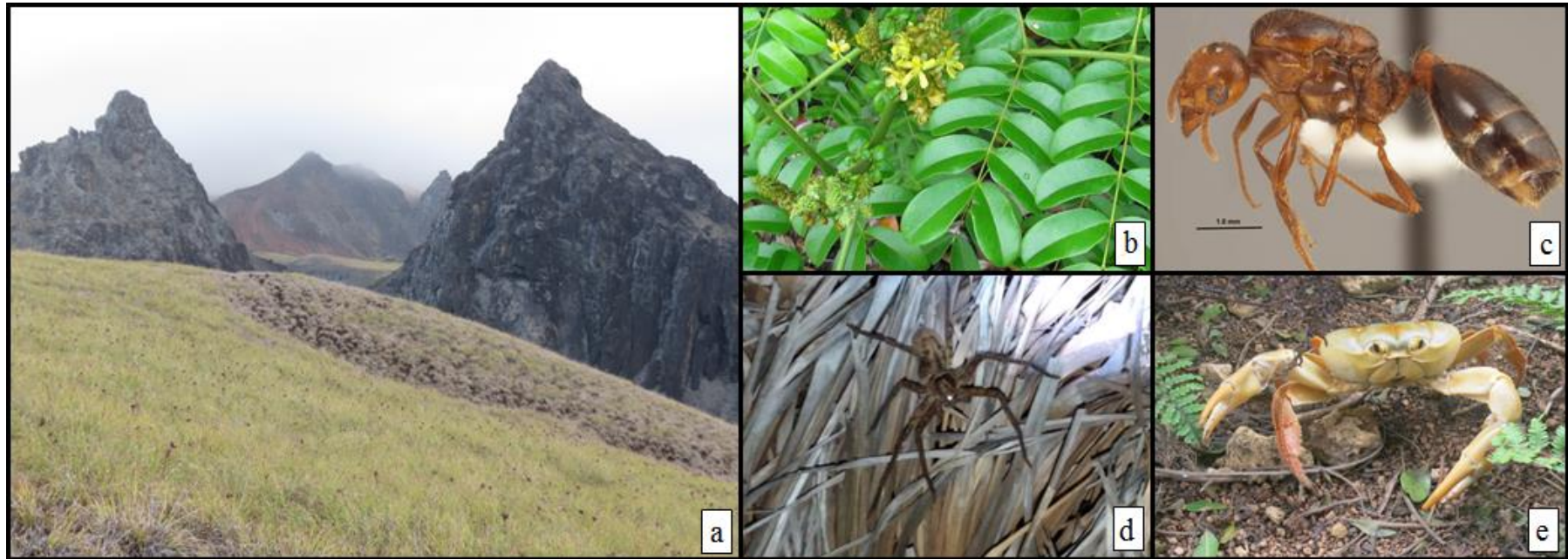


Figura 3. Grupos amostrados para avaliar a influência da matéria marinha na Ilha: **a-** Vegetação formada pelas duas plantas C4: capim-de-folha-de-fita *Cyperus atlanticus* e capim-vassourinha *Bulbostylis nesiotes*; **b-** Planta C3 *Guilandina bonducella*; **c-** Formiga-de-fogo *Solenopsis invicta* (fonte: <http://mississippientomologicalmuseum.org>) **d-** Aracnídeo *Heteropoda venatoria*; **e-** Caranguejo-amarelo *Johngarthia lagostoma*.

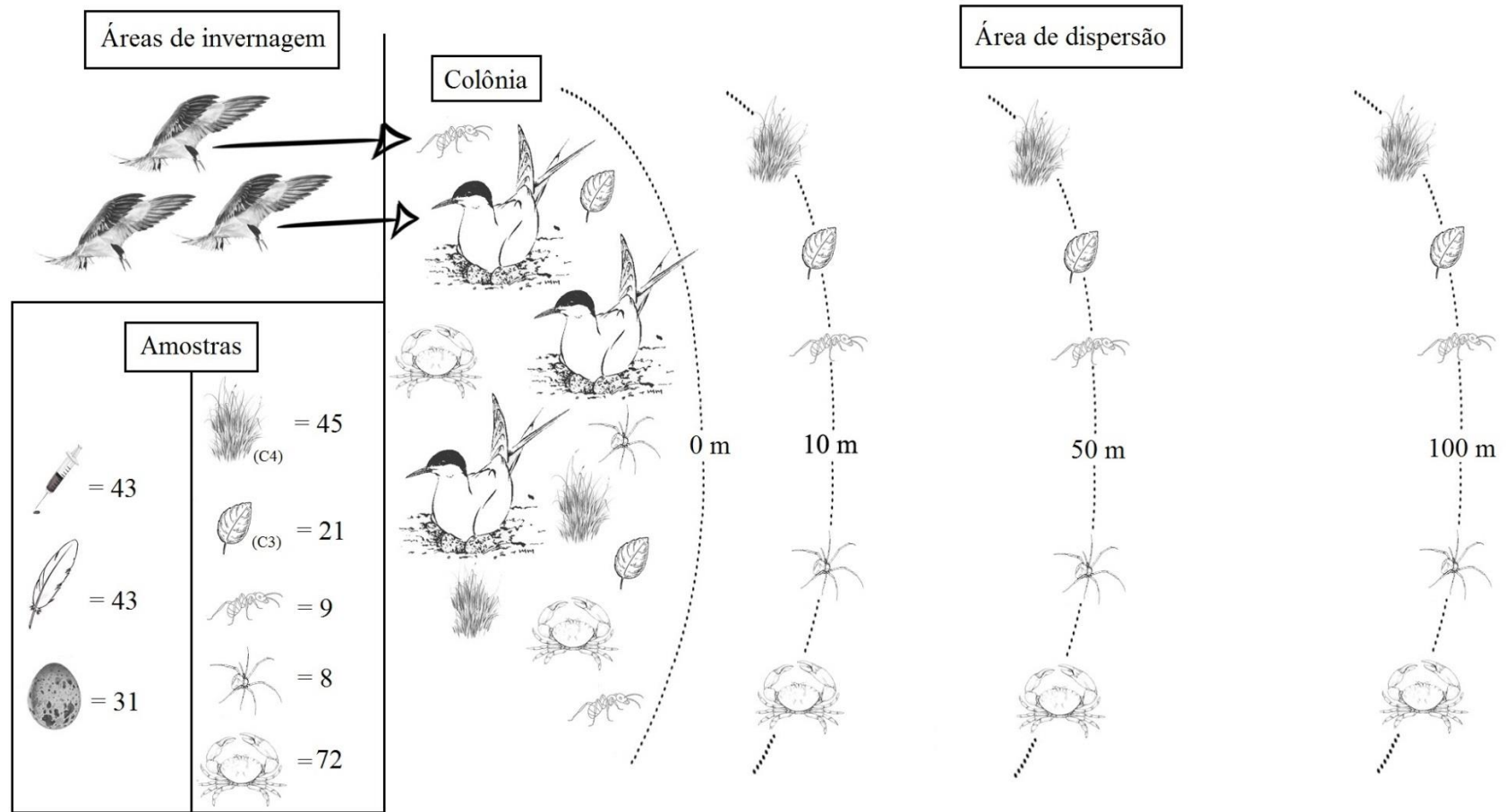


Figura 4. Desenho amostral do estudo, indicando os tecidos utilizados e o número de amostras utilizadas durante o período reprodutivo e não reprodutivo das aves, em diferentes distâncias da área da colônia.

ANEXO I

Evidences of a flexible income-capital breeding strategy in a circumtropical seabird, the sooty tern, *Onychoprion fuscatus*

Danilo Filipkowski e Leandro Bugoni

(Artigo redigido de acordo com as normas do periódico *Journal of Avian Biology*)

**Evidences of a flexible income-capital breeding strategy in a
circumtropical seabird, the sooty tern, *Onychoprion fuscatus***

Danilo Filipkowski¹ and Leandro Bugoni²

1. Laboratório de Aves Aquáticas e Tartarugas Marinhas,
Instituto de Ciências Biológicas & Graduate Program in Biological
Oceanography, Universidade Federal do Rio Grande – FURG, Campus
Carreiros, Avenida Itália s/n, 96203-900, Rio Grande, RS, Brazil
<https://orcid.org/0000-0001-5383-1850>

2. Laboratório de Aves Aquáticas e Tartarugas Marinhas,
Instituto de Ciências Biológicas & Graduate Program in Biological
Oceanography, Universidade Federal do Rio Grande – FURG, Campus
Carreiros, Avenida Itália s/n, 96203-900, Rio Grande, RS, Brazil
<https://orcid.org/0000-0003-0689-7026>

Corresponding author: danfilipbiopr@gmail.com

Abstract

Seabirds have contrasting energy requirements along their annual cycle. During the wintering period seabirds may search for food constantly, while during breeding they are central-place foragers, returning to colony to incubate eggs and feed chicks. Resource allocation from parents to eggs can occur as an income strategy, acquiring resources for egg formation nearby breeding areas, or as a capital strategy, in which females store resources from wintering areas and later reallocate them for egg formation. Both strategies vary intra- and interspecifically, according to latitude and resource availability, and thus the adoption of one or other can be inferred accessing tissue information during nesting. In the South Atlantic Ocean, sooty terns *Onychoprion fuscatus*, stands out by forming large colonies on islands, as an abundant and widespread species in tropical waters. The aim of this study was to investigate the income vs. capital strategies in sooty terns breeding on Trindade Island, central Atlantic Ocean (20°30'S). For this, stable isotope analysis of eggs, blood (breeding) and feathers (wintering) of adult birds, were carried out during 2016/2017 and 2017/2018 breeding seasons. In addition, data from tracking by geolocators were used to infer at-sea distribution during both periods, and thus validate the assumption of distinctiveness between wintering and breeding areas. We found variation in prey used for tissue synthesis during wintering and plasticity in strategies of allocation to egg tissues, shown by $\delta^{15}\text{N}$ values. Yolk-tissues from 2016/2017 demonstrated predominance toward the income strategy, but with individual variation. Foraging areas of individuals were similar during non-breeding periods, and time of arrival differed

between years at the same colony. Such differences could be explained by changes in climatic regimes and distributions of prey. Our study demonstrates phenotypic plasticity related to capital-income *continuum* and bias to income breeder strategy in tropical terns.

Keywords: Phenotypic plasticity – geolocator tracking – resource allocation – South Atlantic Ocean – stable isotopes – Sternidae

Introduction

Foraging strategies, and resources acquisition prior to reproduction can be fundamental for the proper development of the offspring (Stephens et al. 2014). In many groups of animals, the translocation of matter, mediated by parents, for offspring production has been a subject of increased interest (Stephens et al. 2009). Some of these studies analyzed the acquisition and transport of resources in the parents' body and the proportion of translocation to the offspring (e.g. Bond and Diamond 2010, Hahn et al. 2012), while other studies focused in the physiological mapping and mechanisms of resource allocation (e.g. Salton et al. 2015, Villamarín et al. 2016). Since the concepts of capital and income breeders were early introduced by Drent and Daan (1980), researchers identified patterns of nutrient allocation in several groups of marine vertebrates, such as fishes (Villamarín et al. 2016), sea turtles (Plot et al. 2013), seabirds (Salton et al. 2015), pinnipeds (Boyd 2000) and cetaceans (Huang et al. 2011). Capital and income breeder strategies were established as general definitions aiming to classify how resources are obtained and directed from the female to the formation of embryonic tissues (Williams et al. 2017). Birds with income strategy accumulate reserves for egg formation close to breeding areas, just before or during breeding, because individuals are unable to obtain sufficient food resources during the wintering period (Hobson 2006). On the other hand, capital breeders obtain resources in wintering areas, or stopover sites along migratory routes, with resources later mobilized to egg synthesis (Langin et al. 2006). Thus, among birds, the capital breeder strategy prior to reproduction in nidifugous birds is more

common, in comparison to nidicolous ones, since the resources of the former group is originated essentially from endogenous reserves from females (Ar and Yom-Tov 1978). Additionally, higher latitude bird seems more prone to adopt capital breeding strategies (Meijer and Drent 1999), despite migratory tropical seabirds seems had not been studied (Meijer and Drent 1999).

Foraging strategies and how birds find out resources during non-breeding and breeding periods dictate how resources will be allocated to metabolism and reproduction (Alerstam 2006). In seabirds with long migrations, these strategies can be more pronounced by the use of distinct areas between non-breeding and breeding periods (Jaatinen et al. 2016, Leal et al. 2017). During the non-breeding period, while seabirds are dispersed in oceanic environments, they obtain important resources for the maintenance and, in the case of females, for later remobilization for building up eggs (Poisbleau et al. 2009). On the other hand, during the breeding period, seabirds generally restrict foraging ranges, as they are linked to colonies as central place foragers (Elliott 1988). The place and time of formation of parental tissues transferred to offspring can indicate, for example, metabolic routes, timing and energetic intakes of parents and how they affect offspring (Williams et al. 2017). In addition, understanding the dynamics in long-distance migratory birds and the connections of breeding, stopover and wintering grounds provide insights on the strength of environmental effects on individuals among annual cycles (López-Calderón et al. 2016).

Generally, comparing chemical components in eggs, in parallel with similar analysis in adults tissues, may indicate pathways of Capital/Income (hereafter C–I) strategies (Hobson et al. 2015). The initial idea that C–I strategies are fixed

according to species rapidly faded, as studies demonstrated that they vary among individuals or distinct populations within a given species at different colonies, depending on physiological, climatic and phenological factors, or even individual reproductive cycles (Williams et al. 2017). Thus, some authors refer to C–I strategies more like a *continuum* between C–I extremes rather than a stationary classification, i.e. a phenotypically plastic trait (Meijer and Drent 1999, Klaassen et al. 2006). These phenotypic differences may affect variations in how individuals respond to changes in food availability and store energy during winter, resulting in a mixed C–I strategy within a population (Piersma and Drent 2003, Jaquemet et al. 2008). Other differences occur on when reproduction is activated during the annual cycle, and this may be correlated to age, metabolic state and endogenous stores of organisms (Williams et al. 2017). In case of species that make inter-colony movements (Hughes et al. 2010), mixed C–I strategies can be more evident.

Stable isotope analysis (SIA) of carbon and nitrogen ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, respectively) are largely utilized in ecological studies, reflecting the differences between isotopic values of the heavier isotope (i.e. high atomic mass) in relation to the light form of this same element, and allowing one to trace foraging places and trophic levels (Fry 2006). Isotopic values in feathers and blood tissues of adults and yolk proteins from eggs could indicate differences between foraging habitats ($\delta^{13}\text{C}$) and trophic levels ($\delta^{15}\text{N}$) (Post 2002). Therefore, SIA could be used for the determination of C–I strategies in seabirds based on isotopic values measured in tissues that have distinct time windows, i.e., were synthesized at different periods (Quillfeldt et al. 2008).

Yolk is formed from female tissues that are mobilized by endocytosis from the liver or from food items, after fecundation, forming proteins that will construct and be part of the yolk tissue (Jamieson 2007). Yolk in birds represents about 60% of the total mass of eggs and is the main source for embryo nutrition (Jamieson 2007). Development in birds is classified as megalecithal, when large amounts of yolk are produced throughout the egg area in form of germ discs (Hickman et al. 2001, Jamieson 2007). Germ discs are deposited in concentric layers during follicular growth, along the development of embryo (Hahn et al. 2012). The yolk is a fundamental resource for embryogenesis in nidifugous birds, nurturing the embryo until hatching (Jamieson 2007). Thus, ecological investigations about endogenous or exogenous contributions using eggs generally use proteins from albumen (egg-white) (Gladbach et al. 2007), or yolk (Bond and Diamond 2010, Jaatinen et al. 2016). On the other hand, wing flight feathers are inert tissues, formed during the molting period, generally months before the breeding season of seabirds (Quillfeldt et al. 2008, Bond and Hobson 2012), and thus their isotopic values reflect ingested food in wintering areas. Blood is metabolically active, continually synthesized, with shorter turnover rates and values reflecting food resources ingested about two to three weeks before formation (Hobson and Clark 1992a). Therefore, associating information retained in tissues with the time of synthesis, we assume wing feathers as formed by resources from wintering areas, while blood can be formed by recent resources, ingested during the reproductive season. Consequently, isotopic values allow to infer C–I strategies, associating wintering grounds (capital breeders) or nearby colonies (income

breeders) of adults, when baseline values in both areas differ (Moody and Hobson 2007).

Among migratory seabirds, terns are known by long movements between breeding and non-breeding areas (Egevang et al. 2009). Some species are able to move up to 50,000 km annually and travel more than 1000 km during a single foraging trip, such as the widely distributed sooty tern *Onychoprion fuscatus*, which occurs in tropical oceans around the world (Jaeger et al. 2017). In the South Atlantic Ocean, this species generally breeds between September and March, and is the most abundant nesting seabird in the Brazilian oceanic islands (Mancini et al. 2016). Generally, sooty terns nest on the ground and lay a single egg, but can replace it if lost early in the season (Feare 1976). During the breeding season, the main prey items are epipelagic fishes, reel fish-larvae and flying squids (Jaquemet et al. 2008). During the non-breeding season, sooty terns search food over large oceanic areas (Schreiber et al. 2002, Neumann et al. 2018).

In this context, we analyzed strategies of matter allocation in sooty terns. The aim of this study was to verify if yolk is build up by endogenous or exogenous reserves, from wintering or near colony areas, respectively, and thus classify the species as, capital, income, or a mix of both strategies (Hobson et al. 2006). Based in the mixed C–I strategy found in other studies, we expect to found different allocation strategies performed by the sooty tern.

Methods

Study area

Breeding sooty terns were sampled on Trindade Island (20°20'S, 29°20'W, Fig. 1), at the easternmost Vitória-Trindade seamount chain, Brazil, 1140 km off the continental coast (Pinheiro et al. 2017). The island area is approximately 10 km², formed by volcanic activity during Lower Pliocene to Lower Pleistocene, between 3.9 and 2.5 Mya (Pires et al. 2016). The island is inside the South Atlantic Subtropical Gyre (Peterson and Stramma 1991), and under influence of the Brazil Current, that flows southward from a branch of South-Equatorial Current (Silveira et al. 2000). Both of these water masses are oligotrophic (Stramma et al. 1990, Hartmann et al. 2012). Recently, some parts of Trindade Island and its surrounding water were declared protected areas by Brazilian Government (Soares and Lucas 2018).

The last census of sooty terns on Trindade Island estimated the population at about three thousand nests (~6000 individuals) (Mancini et al. 2016). The colony sampled for this study is located in the southeast portion of the Island (Fig. 1), with about 400 breeding pairs. Sooty tern nests are placed directly on the ground, on sandy beaches or high plateaus on the island. Apart from sooty terns, at least other seven species nest on the island: *Gygis alba*, *Anous stolidus*, *Anous minutus* (all Sternidae), *Sula dactylatra* (Sulidae), *Fregata trinitatis*, *Fregata minor* (Fregatidae) and *Pterodroma arminjoniana* (Procellariidae) (Mancini et al. 2016, Olson 2017).

Sampling

We captured adult sooty terns with dip nets around the colony during daytime between December 2015 and February 2016. Eggs were collected on December 2016 and December 2017, representing breeding seasons of 2016/2017 and

2017/2018, respectively. Internal wing flight feathers (i.e. secondary remiges, R2) were plucked manually to promote regrown, and blood samples were collected with syringe and needle from the tarsal vein (~0.6 – 1.0 mL). Feather and blood samples were obtained from the same individuals, when possible. After sampling, all birds were banded with individually numbered metal rings to avoid resampling. Eggs were collected manually, and development stages checked by buoyancy in water (Ackerman and Eagles-Smith 2010), targeting eggs at early developmental stages. Blood was stored in plastic vials and eggs in paper boxes and then frozen until analysis.

Geolocator tracking and observations in the colony

We placed fifteen Global Location Sensors (GLS) in sooty terns in 2014/2015 and seven devices again in 2016/2017 breeding season. GLS model MK4000 (1.5 – 2.0 g; Biotrack) were attached with nylon cable ties to bird metal rings. Loggers were <3% of the mean body mass of sooty terns, as recommended to avoid adverse behavioral effects in seabirds (Phillips et al. 2003). In order to estimate the number of adults in the colony, we counted individuals in the colony biweekly between December and February, during the 2016/2017 breeding season. During October 2017 to January 2018, the colony was visited regularly aimed to recover GLSs and estimate the number of breeding adults.

Sample preparation

Feathers were washed in a 0.25 M/L NaOH solution and then in distilled water twice to remove external contamination (Bearhop et al. 2002) and dried in oven for 48 h at 60°C. Afterwards, feathers were separated from the calamus and cut

in small fragments, between 2–4 cm above barbs. Whole blood samples were dried in oven as mentioned above.

Yolk was separated from other embryonic tissues, sliced in perpendicular portions in relation of germ discs and dried for 48 h at 60°C. For lipid extraction, samples were placed in Soxhlet during three days, eight h each day, with a chloroform:methanol (2:1) solution (Bond and Diamond 2010) and then dried in oven. All samples were grounded, homogenized, placed in tin capsules (5 × 9 mm), and sent for SIA, at the Center for Stable Isotopes, University of New Mexico, USA (CSI-UNM).

Stable isotopes analysis

The determination of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values was performed by an isotope ratio mass spectrometer. Stable isotope values are expressed in the standard notation δ , and the deviation from this standard in parts per thousand (‰), according to the equation from Bond and Hobson (2012):

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

where R_{sample} is the ratio between the heavy and the light isotope, and R_{standard} is the same ratio in international standard materials, the Vienna Pee Dee Belemnite limestone for carbon and atmospheric N_2 for nitrogen. Precision for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ measured in samples of known isotopic values used as laboratory standards through repeated measures was 0.2‰.

Data analysis

SI values in egg samples from the two breeding seasons were compared by a Student's *t*-test. Prior comparison, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values between adult tissues and yolks were transformed according to diet-tissue discrimination in relation to prey items (Table 1). Prey-consumer values were used to correct values from blood and feathers in relation to prey, as the difference between the diet (fish) and the seabird tissues (whole blood and feathers). Tissue-tissue values are the discrimination factors assuming the adults' tissue as "source" and assuming the yolk as "consumer", as used by Bond and Diamond (2010). For comparison between tissues, we used discrimination factors between feather to lipid-free yolk, and blood to lipid-free yolk, according to Bond and Diamond (2010) (Table 1). Prey-consumer trophic discrimination factors were obtained from mean values of whole blood and feathers from gulls, skuas and penguins, fed with demersal fish (Hobson and Clark 1992b, Bearhop et al. 2002, Cherel et al. 2005). Discrimination factors from adult tissues to yolk were obtained from mean values of yolk in falcons fed by quail muscle, mallards and quails fed by grain-based diets (Hobson 1995). For estimating the endogenous (capital) or exogenous (income) breeders, we compared $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in yolk sample of each individual, to isotope values from feathers, after the correction mentioned above, as a proxy of non-breeding resources; and to whole blood, the proxy of resources obtained during the breeding period. The proportional contribution of adults reserves allocate to yolk was estimated by using the same proxies. We used Bayesian Stable Isotope Mixing Models (SIAR; Parnell et al. 2010), for each season separately. Overall, the double stable isotope mixing model assumes yolk

as the “consumer tissue”, and corrected values in blood and feather of adults as endpoint sources. Sooty terns were classified as capital or income breeders, when the proportion of one or the other source in yolk was > 0.75 (Bond and Diamond 2010).

We performed kernel density estimation analysis with positions obtained through geolocators, to determine the at-sea distribution during the breeding and the wintering periods of sooty terns using the function *KernelUD* of the package *adehabitatHR* (Calenge 2006). Distributions of 50% and 75% of data for GLS were used as proxies of core areas of the habitat used by the species in both periods.

Results

SI were analyzed in blood samples of 43 adults and in 31 eggs ($n = 13$ in 2016–2017, $n = 18$ in 2017–2018). Free lipid-yolk from 2016/2017 and 2017/2018 did not differ for $\delta^{13}\text{C}$ values ($t = 0.237$, $df = 23$, $p > 0.05$, Table 2), but mean from 2017/2018 was 1.33‰ higher for $\delta^{15}\text{N}$ values ($t = -4.14$, $df = 23$, $p < 0.05$). The contribution of exogenous sources, represented by whole blood of adults for yolk sampled in 2016/2017 season varied between 34–97%, while endogenous sources, represented by feathers, varied from 7–66% (Fig. 2). Most yolk samples had isotopic values intermediate between blood and feathers, with $\delta^{13}\text{C}$ more similar to resources obtained during the non-breeding period and $\delta^{15}\text{N}$ more similar to resources during the breeding period (Fig. 3).

Only three GLSs deployed during the 2014/2015 breeding season were recovered, and shown a single wintering area located in tropical waters of the South Atlantic Ocean, northward of Trindade Island (Fig. 4). None of the GLS deployed in sooty terns in 2016/2017 was recovered, neither individuals with devices were visually observed in breeding grounds.

Results of the biweekly counts in the colony, revealed a delay of two weeks in the arrival of adults in 2017/2018 season in comparison to the previous breeding season (Fig. 5). Consequently, egg laying and incubation periods differed between seasons. Biweekly counts at the colony during December and January of both years did not differ in number of adults (mean $\pm$ 1 SD = 1016 $\pm$ 24 individuals).

Discussion

Based on stable isotopes in yolk-eggs and comparison with tissues representing non-breeding and breeding areas, sooty terns showed an intermediary C–I strategy for egg synthesis during 2016/2017 season, with large among-individual variation. Individual variation in isotopic values in yolks during 2017/2018 and different sources allocation to eggs between the years were also observed. The major contribution from sources obtained in breeding areas indicates a slight bias in sooty terns to adopt an income breeder strategy, depending on sources next to colonies. Our analysis of isotopic values in egg tissues demonstrated mixed strategies, with different proportions of endogenous and exogenous components to eggs verified in terns between years and among samples. Mixed strategies

had been demonstrated in other birds, from passerines to penguins (Meijer and Drent 1999). As demonstrated for other animals, mixed strategies are expected in species with large distributions and that are able to perform long foraging trips, as also occur in marine mammals (Stephens et al. 2009).

We noticed a timeline change in reproduction and differences in isotopic values for egg-yolks between the two breeding seasons sampled. Variation in adult arrival in breeding grounds and laying date can be important factors accounting for mixed strategies in long-migrant birds, as evidenced in the pectoral sandpiper *Calidris melanotos* (Yohannes et al. 2010). In this species, females have different foraging areas that regulates timing to reproduction and, consequently, C–I strategies (Yohannes et al. 2010). Although differences in foraging trips and time to reproduction were not measured individually, individual foraging strategies and time of reproduction can account for the differences in isotopic values of yolks between years.

Our results showed variation in isotopic values from yolks, mainly $\delta^{13}\text{C}$, which may indicate distinct foraging areas between individuals prior to egg laying. Most yolk samples of sooty terns had $\delta^{15}\text{N}$ values similar to whole blood, suggesting allocations of exogenous nutrients (, i.e. an income breeder strategy) for egg synthesis. Values demonstrate that individuals have distinct foraging areas prior to egg laying, but with similar food items. Under changes in environmental conditions and consequent distributions or availability of prey, seabirds may show individual variation and phenotypic plasticity (Dehnhard et al. 2015). We expected a phenotypic plasticity in female sooty terns for egg-formation, but differences between females are suspected not to alter food items

between wintering and breeding periods. Other possible explanation for differences in isotopic values between years could be an improbable second-egg sampling in 2016/2017 season, as sooty terns have incubation periods of about 28 days and are able to replaced lost eggs, in case of failure (Feare 1976). Alternatively, we could have sampled eggs of adults that arrived late in the first breeding season sampled, despite it is an improbable scenario.

Comparing isotopic values between blood and feathers demonstrates higher dependence of resources around the colonies during 2016/2017 season. Stable isotopes in blood were less variable in comparison to feathers, which indicate that central-place foraging during breeding plays a key role in limiting access to food items and foraging areas, despite the species had been reported to be wandering over vast areas in search of food resources even during this period (Jaeger et al. 2017, Neumann et al. 2018). When not linked to a specific place, as during the non-breeding season, foraging seems to occur over a much larger area, as demonstrated by SI in feathers, and in areas shown by geolocators.

Our isotopic data show a large variation of the isotopic values for $\delta^{15}\text{N}$ between yolk samples within breeding seasons and markedly between breeding seasons. Sooty terns from the Atlantic islands of Ascension, can utilize a large number of areas in search for food during the non-breeding season (Hughes et al. 2010). Our GLS tracks from the previous year show that during the non-breeding period, the species uses areas under influence of the South Equatorial Current, while during reproduction they use areas under the influence of the Brazilian Current. These foraging areas are affected in years of climatic

anomalies, such as El Niño/Southern Oscillation (ENSO), resulting in quasi-biennial time scale of stress in surface temperature in South Atlantic equatorial (Latif and Grötzner 2000). Seabirds can respond differently to climatic changes in surface temperatures between years, adjusting foraging behavior and distribution on the ocean (Hyrenbach and Veit 2003). Further, the climatic anomalies can result in hormone alterations directly linked to formation of reproductive and egg tissues in seabirds (Wingfield et al. 2018). Such climatic fluctuations had affected individual isotopic values of eggs in the southern rockhopper penguin, *Eudyptes chrysocome* (Dehnhard et al. 2015). As already observed in Seychelles colonies, Indian Ocean, the oceanographic conditions may alter the breeding regime in sooty terns (Jaquemet et al. 2008). For the common tern, *Sterna hirundo*, individual plasticity was detected in the delay for breeding and egg production in European colonies, probably caused by warm sea surface in wintering areas in Africa, used prior to breeding (Dobson et al. 2017). Taking into account all these factors, the possible explanation for the individual variation observed in this study may be due to oceanographic changes in foraging areas between years and individual plasticity among individuals.

We observed a delay in arrival of adults during 2017/2018 season compared to previous season that delayed all subsequent reproductive phases. A long-term survey perceived changes in arrival date for reproduction and delay in subsequent seasons in willow warblers, *Phylloscopus trochilus* and chiffchaffs *P. collybita*, that migrate to North Europe from East and West Africa, attributed to climate factors (Barrett 2017). Evidences of effects in delayed arrival in stable isotopic values in eggs would be clearer if we had recovered data from GLS

deployed in birds in the 2016/2017 season. Using data from recovered rings, Hughes et al. (2010) observed inter-colony movements in sooty terns from Ascension Island, a possible explanation for the unrecovered GLS in the colony in 2017/2018. Other possibilities are logger detachment and lost at sea or adverse effect in birds. Data loggers recovered in 2015/2016 suggest that individuals arrived in the same period of the subsequent year, but different from the 2017/2018 season.

It had been suggested that capital breeding strategies are associated with higher latitudes among birds, where time-window for breeding is limited (Stephens et al. 2014). Although mixed strategies can occur, birds from high latitudes show high levels of capital breeding in the Adélie penguin *Pygoscelis adeliae* and the lesser snow goose *Chen caerulescens* (Meijer and Drent 1999). To our knowledge, this study is the first to verify C–I strategies in a migrant tropical seabird. As a continuum, we assumed that environmental characteristics would trigger, or modulate, the option toward one or other strategy. Alternatively, these marked differences among individuals in adopting C–I strategies could be regulated by phenotypic plasticity during reproductive cycles in sooty terns, a key topic for further studies.

Acknowledgements – The authors are grateful to Brazilian Navy, through PROTRINDADE Program, for the fieldwork and logistical support on Trindade Island. We thank all colleagues from Laboratory of Aquatic Birds and Seaturtles (LAATM-FURG). We specially thank colleagues that supported this study: Gustavo Leal, Nicholas Daudt, Fernando Faria, Gabriel Sampaio, Maurício

Camargo, Alexandre Garcia, Eduardo Secchi, Michelle Silva and Bruno Macena. This study is part of a graduate project in Biological Oceanography. Funds for fieldwork were from the National Research Council (CNPq). DF received a scholarship and LB is research fellow from Brazilian CNPq No. 310550/2015-7. Sampling occurred under SISBIO (*Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade*), license No. 2269-5.

DF and LB built the experimental design; DF collected samples, analysed data and wrote the MS. LB revised and contributed to the final version.

Authors declare that they have no conflicts of interest.

References

- Ackerman, J. T. and Eagles-Smith C. A. 2010. Accuracy of egg flotation throughout incubation to determine embryo age and incubation day in waterbird nests. – *Condor* 112: 438–446.
- Alerstam, T. 2006. Strategies for the transition to breeding in time selected bird migration. – *Ardea* 94: 347–357.
- Ar, A. and Yom-Tov, Y. 1978. The evolution of parental care in birds. – *Evolution* 32: 544–669.
- Barrett, R. T. 2017. The dependence of long-distance migration to North Norway on environmental conditions in the wintering area en route. – *Orn. Nor.* 40: 14–23.

- Bearhop, S., Waldron, S., Votier, S. C. and Furness, R. W. 2002. Factors that influence assimilation rates and fractionation of nitrogen and carbon stable isotopes in avian blood and feathers. – *Physiol. Biochem. Zool.* 75: 451–458.
- Bond, A. L. and Diamond, A. W. 2010. Nutrient allocation for egg production in six Atlantic seabirds. – *Can. J. Zool.* 88: 1095–1102.
- Bond, A. L. and Hobson, K. A. 2012. Reporting stable-isotope ratios in ecology: recommended terminology, guidelines and best practices. – *Waterbirds* 35: 324–331.
- Boyd, I. L. 2000. State-dependent fertility in pinnipeds: contrasting capital and income breeders. – *Funct. Ecol.* 14: 623–630.
- Calenge, C. 2006. The package “adehabitat” for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecol. Model.* 197: 516–519.
- Cherel, Y., Hobson, K. A. and Hassani, S. 2005. Isotopic discrimination between food and blood and feathers of captive penguins: implications for dietary studies in the wild. – *Physiol. Biochem. Zool.* 78: 106–115.
- Dehnhard, N., Eens, M., Demongin, L., Quillfeldt, P., Suri, D. and Poisbleau, M. 2015. Limited individual phenotypic plasticity in the timing of and investment into egg laying in southern rockhopper penguins under climate change. – *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 524: 269–281.
- Dobson, F. S., Becker, P. H., Arnaud, C. M., Bouwhuis, S., Bouwhuis, S. and Charmantier, A. 2017. Plasticity results in delayed breeding in a long-distant migrant seabird. *Ecol. Evol.* 7: 3100–3109.

- Drent, R. H. and Daan, S. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. – *Ardea* 68: 225–252.
- Egevang, C., Stenhouse, I. J., Phillips, R. A., Petersen, A., Fox, J. W. and Silk, J. R. D. 2009. Tracking of Arctic terns *Sterna paradisaea* reveals longest animal migration. – *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 107: 2078–2081.
- Elliott, P. F. 1988. Foraging behavior of a central-place forager: field tests of theoretical predictions. – *Am. Nat.* 131: 159–174.
- Feare, C. J. 1976. The breeding of the sooty tern *Sterna fuscata* in the Seychelles and the effects of experimental removal of its eggs. – *J. Zool. Lond.* 179: 217–360.
- Fry, B. 2006. Stable isotopes ecology. 3rd. – Springer.
- Gladbach, A., McGill, R. A. R. and Quillfeldt, P. 2007. Foraging areas of Wilson's storm-petrel *Oceanites oceanicus* in the breeding and inter-breeding period determined by stable isotope analysis. – *Pol. Biol.* 30: 1005–1012.
- Hahn, S., Hoyer, B. J., Korthals, H. and Klaassen, M. 2012. From food to offspring down: tissue-specific discrimination and turn-over of stable isotopes in herbivorous waterbirds and other avian foraging guilds. – *PLoS One* 7: e30242.
- Hartmann, M., Grobb, C., Tarran, G. A., Martin, A. P., Burkill, P. H., Scanlan, D. J. and Zubkov, M. V. 2012. Mixotrophic basis of Atlantic oligotrophic ecosystems. – *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 109: 5756–5760.
- Hickman, C. P., Roberts, L. S. and Larson, A. 2001. Integrated principles of zoology. 11th ed. – McGraw-Hill.

- Hobson, K. A. 1995. Reconstructing avian diets using stable-carbon and nitrogen isotope analysis of egg components: patterns of isotopic fractionation and turnover. – *Condor* 97: 752–762.
- Hobson, K. A. 2006. Using stable isotopes to quantitatively track endogenous and exogenous nutrient allocations to eggs of birds that travel to breed. – *Ardea* 94: 359–369.
- Hobson, K. A. and Clark, R. G. 1992a. Assessing avian diets using stable isotopes I: turnover of ^{13}C in tissues. – *Condor* 94: 181–188.
- Hobson, K. A. and Clark, R. G. 1992b. Assessing avian diets using stable isotopes II: factors influencing diet–tissue fractionation. – *Condor* 94: 189–197.
- Hobson, K. A., Jaatinen, K. and Öst, M. 2015. Differential contributions of endogenous and exogenous nutrients to egg components in wild Baltic common eiders (*Somateria mollissima*): a test on alternative stable isotope approaches. – *Auk* 132: 624–633.
- Huang, S., Chou, L., Shih, N. and Ni, I. 2011. Implication of life history strategies for prenatal investment in cetaceans. – *Mar. Mamm. Sci.* 27: 182–194.
- Hughes, B. J., Marin, G. R. and Reynolds, S. J. 2010. Sooty terns *Onychoprion fuscatus* on Ascension Island in the south Atlantic are reproductively isolated population. – *Rev. Bras. Ornitol.* 18: 194–198.
- Hyrenbach, K. D. and Veit, R. R. 2003. Ocean warming and seabird communities of the southern California Current System (1987–98): response at multiple temporal scales. – *Deep Sea Res. II* 50: 2537–2565.

- Jaatinen, K., Öst, M. and Hobson, K. A. 2016. State-dependent capital and income breeding: a novel approach to evaluating individual strategies with stable isotopes. – *Front. Zool.* 13: 24.
- Jaeger, A, Feare, C. J., Summers, R. W., Lebabenchon, C., Larose, C. S. and Le Corre, M. 2017. Geolocation reveals year-round-at-sea distribution and activity of a superabundant tropical seabird, the sooty tern *Onychoprion fuscatus*. – *Front. Mar. Sci.* 4: 394.
- Jamieson, B. G. M. 2007. Reproductive biology and phylogeny of birds. – Science Publishers. Vol 6A. 1st Ed. Enfield.
- Jaquemet, S., Le Corre, M. and Quartly, G. D. 2008. Ocean control of the breeding regime of the sooty tern in the southwest Indian Ocean. – *Deep Sea Res. I* 54: 130–142.
- Klaassen, M., Abraham, K. F., Jefferies, R. L., and Mark, V. 2006. Factors affecting the site of investment, and the reliance on savings for Arctic breeders: the capital–income dichotomy revisited. – *Ardea* 94: 371-384.
- Langin, K. M. Norris, D. R., Kyser, T. K., Marra, P. P. and Ratcliffe, L. M. 2006. Capital versus income breeding in a migratory passerine bird: evidence from stable-carbon isotopes. – *Can. J. Zool.* 84: 947–953.
- Latif M. and Grötzner, A. 2000. The equatorial Atlantic oscillation and its response to ENSO. *Clim. Dyn.* 16: 213–218.
- Leal, G. R., Furness, R. W., McGill, R. A. R., Santos, R. A. and Bugoni, L. 2017. Feeding and foraging ecology of Trindade petrels *Pterodroma arminjoniana* during the breeding period in the South Atlantic Ocean. – *Mar. Biol.* 164: 211.

- López-Calderón, C., Hobson, K. A., Marzal, A., Balbontín, J., Reviriego, M., Magallanes S., García-Longoria, L., Lope, F. and Møller, A. P. 2017. Wintering areas predict age-related breeding phenology in a migratory passerine bird. – J. Avian Biol. 48: 631–639.
- Mancini, P. L., Serafini, P. P. and Bugoni, L. 2016. Breeding seabird populations in Brazilian oceanic islands: historical review, update and a call for census standardizations. – Rev. Bras. Ornitol. 24: 94–115.
- Meijer, T. and Drent, R. 1999. Re-examination of the capital and income dichotomy in breeding birds. – Ibis 141: 399–414.
- Moody, A. T. and Hobson, K. A. 2007. Alcid winter diet in the Northwest Atlantic determined by stable isotope analysis. – Mar. Ornithol. 35: 39–46.
- Neumann, J. L., Larose, C. S., Brodin, G. and Feare, C. J. 2018. Foraging ranges of incubating sooty terns *Onychoprion fuscatus* on Bird Island, Seychelles, during a transition from food plenty to scarcity, as revealed by GPS loggers. – Mar. Ornithol. 46: 11–18.
- Olson, S. L. 2017. Species rank for the critically endangered Atlantic lesser frigatebird (*Fregata trinitatis*). – Wilson J. Ornithol. 129: 661–675.
- Parnell, A. C., Inger, R., Bearhop, S. and A. L. Jackson. 2010. Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. – PLoS ONE 5: e9672.
- Peterson, R. G. and Stramma, L. 1991. Upper-level circulation in the South Atlantic Ocean. – Prog Oceanogr. 26:1–73.
- Phillips, R. A, Xavier, J. C. and Croxall, J. P. 2003. Effects of satellite transmitters on albatrosses and petrels. Auk. 120: 1082–1090.

- Piersma, T. and Drent, J. 2003. Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. – *Trends Ecol. Evol.* 10: 228–233.
- Pinheiro, H. T., Bernardi, G., Simon, T., Joyeux, J., Macieira, R. M., Gasparini, J. L., Rocha, C. and Rocha, L. A. 2017. Island biogeography of marine organisms. – *Nature* 549:82–85.
- Pires, G. L. C., Bongiorno, E. M., Geraldies, M. C., Renac, C., Santos, A. C., Jourdan, F. and Neumann, R. 2016. New $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ ages and revised $^{40}\text{K}/^{40}\text{Ar}^*$ data from nephelinitic – phonolitic volcanic successions of the Trindade Island (South Atlantic Ocean). – *J. Volcanol. Geotherm. Res.* 327: 531–538.
- Plot, V., Jenkins, T., Robin, J., Fossette, S. and Georges, J. 2013. Leatherback turtles are capital breeders: morphometric and physiological evidence from longitudinal monitoring. – *Physiol. Biochem. Zool.* 86: 385–397.
- Poisbleau, M., Demongin, L., Trouve, C. and Quillfeldt, P. 2009. Maternal deposition of yolk corticosterone in clutches of southern rockhopper penguins (*Eudyptes chrysocome chrysocome*). – *Horm. Behav.* 55: 500–506.
- Post, D. M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. – *Ecology* 83: 703–718.
- Quillfeldt, P., Bugoni, L., McGill, R. A. R., Masello, J. F. and Furness, R. W. 2008. Differences in stable isotopes in blood and feathers of seabirds are consistent across species, age and latitude: implications for food web studies. – *Mar. Biol.* 155: 593–598.

- Salton, M., Saraux, C., Dann, P. and Chiaradia, A. 2015. Carry-over body mass effect from winter to breeding in a resident seabird, the little penguin. – R. Soc. Open Sci. 2: 140390.
- Schreiber, E. A., Feare, C. J., Harrington, B. A., Murray Jr, B. G., Robertson Jr, W. B., Robertson, M. J. and Woolfenden, G. E. 2002. Sooty tern (*Onychoprion fuscatus*), version 2.0. – In: Poole, A. F. and Gill, F. B. (Eds). The Birds of North America. Cornell Lab of Ornithology.
- Silveira, I. C. A. D., Schmidt, A. C. K., Campos, E. J. D, Godoi, S. S. D. and Ikeda, Y. 2000. A Corrente do Brasil ao largo da costa leste brasileira. – Braz. J. Oceanogr. 48: 171–183.
- Soares, M. O. and Lucas, C. C. 2018. Towards large and remote protected areas in the South Atlantic Ocean: St. Peter and St. Paul's Archipelago and the Vitória-Trindade Seamount Chain. – Mar. Pol. 93: 101–103.
- Stephens P. A., Boyd, I. L., McNamara, J. M. and Houston, A. I. 2009. Capital breeding and income breeding: their meaning, measurement, and worth. – Ecology 90: 2057–2067.
- Stephens, P. A., Houston, A. I., Harding, K. C., Boyd, I. L. and McNamara, J. M. 2014. Capital and income breeding: the role of food supply. – Ecology 95: 882–896.
- Stramma, L., Ikeda, Y. and Peterson, R. G. 1990. Geostrophic transport in the Brazil Current region north of 20°S. – Deep-Sea Res. II 37: 1875–1886.
- Villamarín, F., Magnusson, W. E., Jardine, T. D., Valdez, D., Woods, R. and Bunn, S. E. 2016. Temporal uncoupling between energy acquisition and allocation

to reproduction in a herbivorous-detritivorous fish. – PLoS One 11: e0150082.

Williams, C. T., Klaassen, M., Barnes, B. M., Buck, L., Arnold, W., Girould, S., Vetter, S. G. and Ruf, T. 2017. Seasonal reproductive tactics: annual timing and the capital-to-income breeder continuum. – Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. 372: 20160250.

Wingfield, J. C., Hau, M., Boersma, P. D., Romero, L. M., Hillgarth, N., Ramenofsky, M., Wrege, P., Scheibling, R., Kelley, J. P., Walker, B. and Wikelski, M. 2018. Effects of El Niño and La Niña Southern Oscillation events on the adrenocortical responses to stress in birds of the Galapagos Islands. Gen. Comp. Endocrinol. 259: 20–33.

Yohannes, E., Valcu, M., Lee, R. W. and Kempenaers, B. 2010. Resource use for reproduction depends on spring arrival time and wintering area in an Arctic breeding shorebird. – J. Avian. Biol. 41: 580–590.

Tables

Table 1. Discrimination factors ($\Delta^{13}\text{C}$ and $\Delta^{15}\text{N}$) used to estimate the proportions of exogenous (blood) and endogenous (feather) contributions to yolk formation in sooty tern eggs from Trindade Island, Brazil. Values were taken as means of discrimination factors obtained from marine birds with fish diets (references).

Discrimination	Tissue	$\Delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\Delta^{15}\text{N}$ (‰)	References
Diet-tissue	Feather	0.0	-4.2	Hobson and Clark, 1992b; Bearhop et al. 2002; Cherel et al. 2005
	Whole blood	-0.6	-2.7	Hobson and Clark, 1992b; Bearhop et al. 2002; Cherel et al. 2005
Tissue-tissue	Feather-yolk	0.0	+0.7	Bond and Diamond, 2010
	Blood-yolk	+0.6	-0.8	Bond and Diamond, 2010

Table 2. Isotopic values of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ (mean $\pm$ SD, in ‰) of adults (wing-flight feathers and whole blood) of sooty terns, *Onychoprion fuscatus*, during breeding season of 2016/2017, and eggs (lipid-free yolk), during breeding season of 2016/2017 and 2017/2018. Number of samples (n) and amplitude of values (maximum - minimum values) of each tissue are also represented.

Tissue	N	Mean $\pm$ SD		Amplitude	
		$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Wing flight feathers (R2)	43	-16.54 $\pm$ 0.36	11.77 $\pm$ 0.81	1.79	4.20
Whole blood	43	-18.19 $\pm$ 3.25	7.84 $\pm$ 0.44	0.67	1.80
Lipid-free yolk total	32	-17.47 $\pm$ 0.39	9.60 $\pm$ 1.15	1.56	4.63
Lipid-free yolk 2016/17	14	-17.36 $\pm$ 0.45	8.86 $\pm$ 0.544	1.56	2.35
Lipid-free yolk 2017/18	18	-17.54 $\pm$ 0.33	10.20 $\pm$ 1.18	1.23	3.53

Figure 1. Map of Trindade Island, with circle indicating location of the colony of sooty terns, *Onychoprion fuscatus*, sampled for this study at Trindade Island is located 1140 km off the Brazilian coast, in the South Atlantic Ocean.

Figure 2. Bayesian stable isotope mixing models results for the contribution of non-breeding (NBr) and breeding (Br) resources for synthesis of yolk-tissues in sooty terns, *Onychoprion fuscatus*, during the breeding seasons of 2016/2017 and 2017/2018. Centered, intermediary and external boxes represent intervals of credibility of 95, 75 and 25%, respectively.

Figure 3. Individual isotopic values for yolk from resources obtained in non-breeding (NBr) and breeding (Br) periods during 2016/2017 season. Isotopic values were obtained from wing flight feathers for NBr and whole blood for Br, corrected according to tissue-specific discrimination factors.

Figure 4. Kernel density areas based on locations recovered from three Global Location Sensors attached to sooty terns, *Onychoprion fuscatus*, during 2014/2015 season and recovered in 2015/2016. GLS 001 data includes data from February 2015 to January 2016. Individuals arrived on Trindade Island between 20 and 25 August 2015. The X represents Trindade Island. Kernel density is represented by 50% of data loggers in inner line and 75% in the outer line.

Figure 5. Reproductive schedule of sooty terns, *Onychoprion fuscatus*, in 2016/2017 and 2017/2018 breeding seasons at Trindade Island, Brazil, based in

biweekly observations from December to February in both seasons, and from September to October 2017.

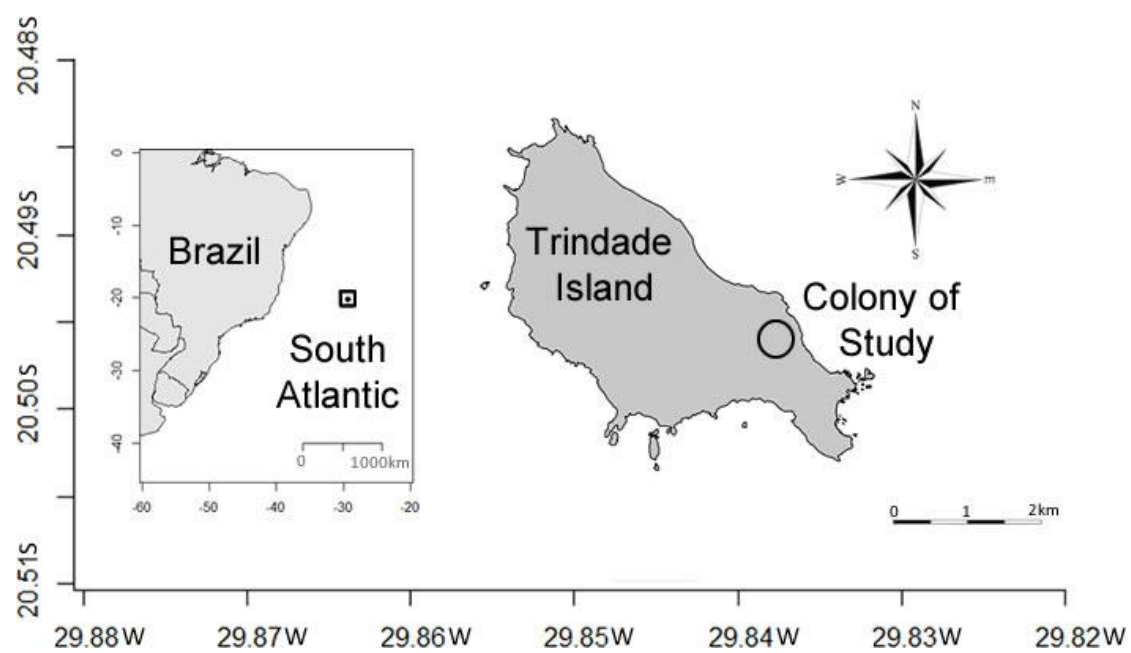


Figure 1.

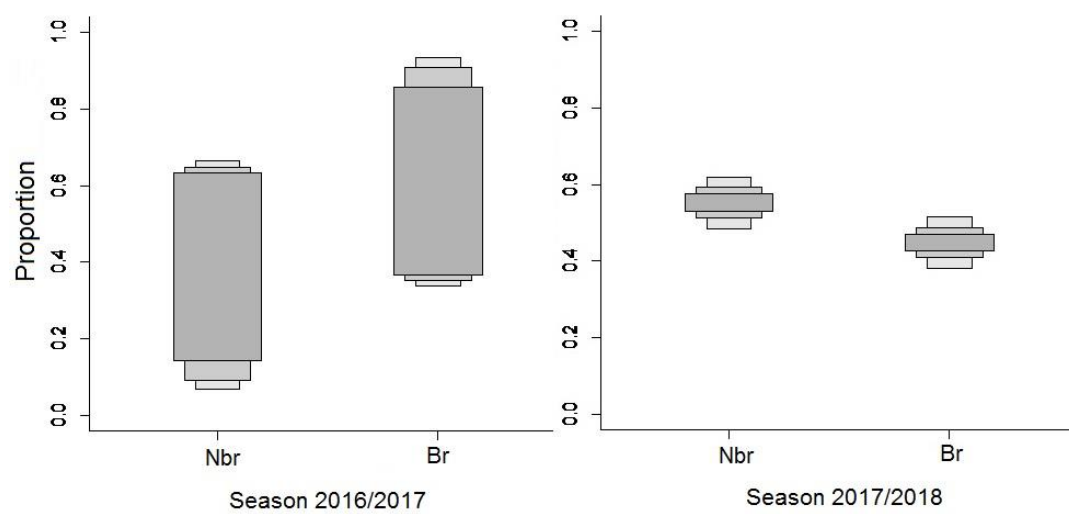


Figure 2.

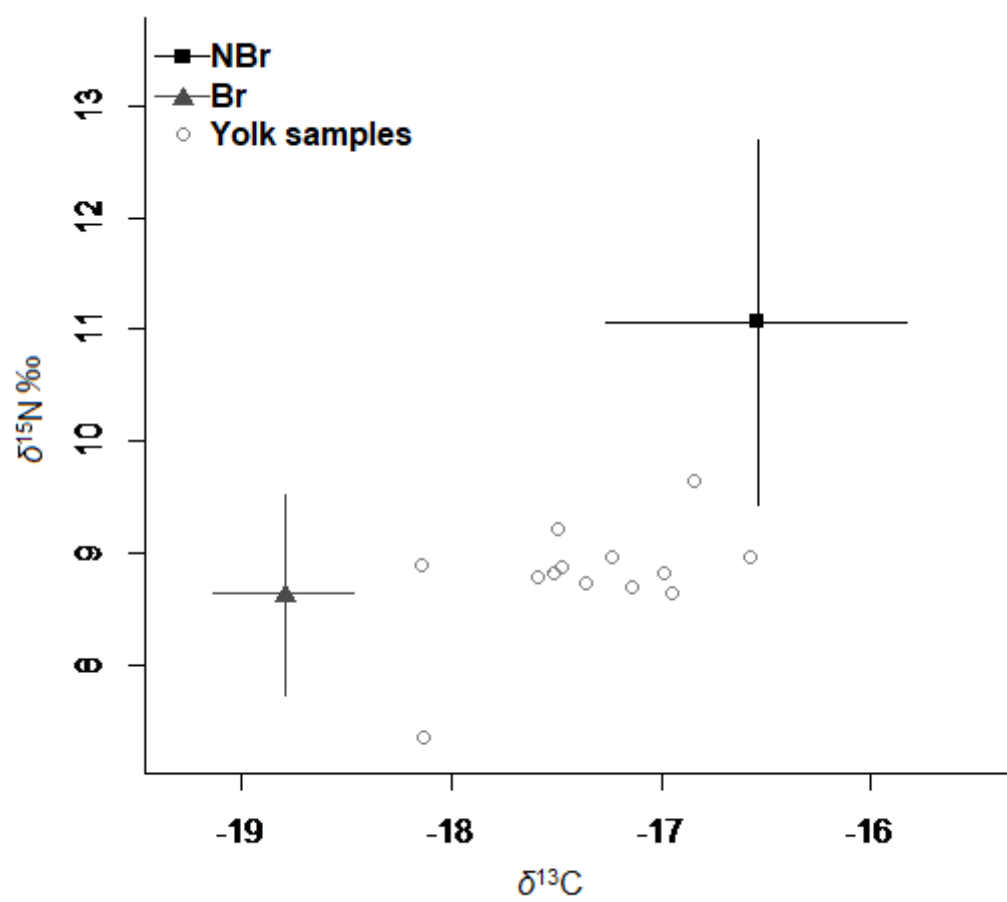


Figure 3.

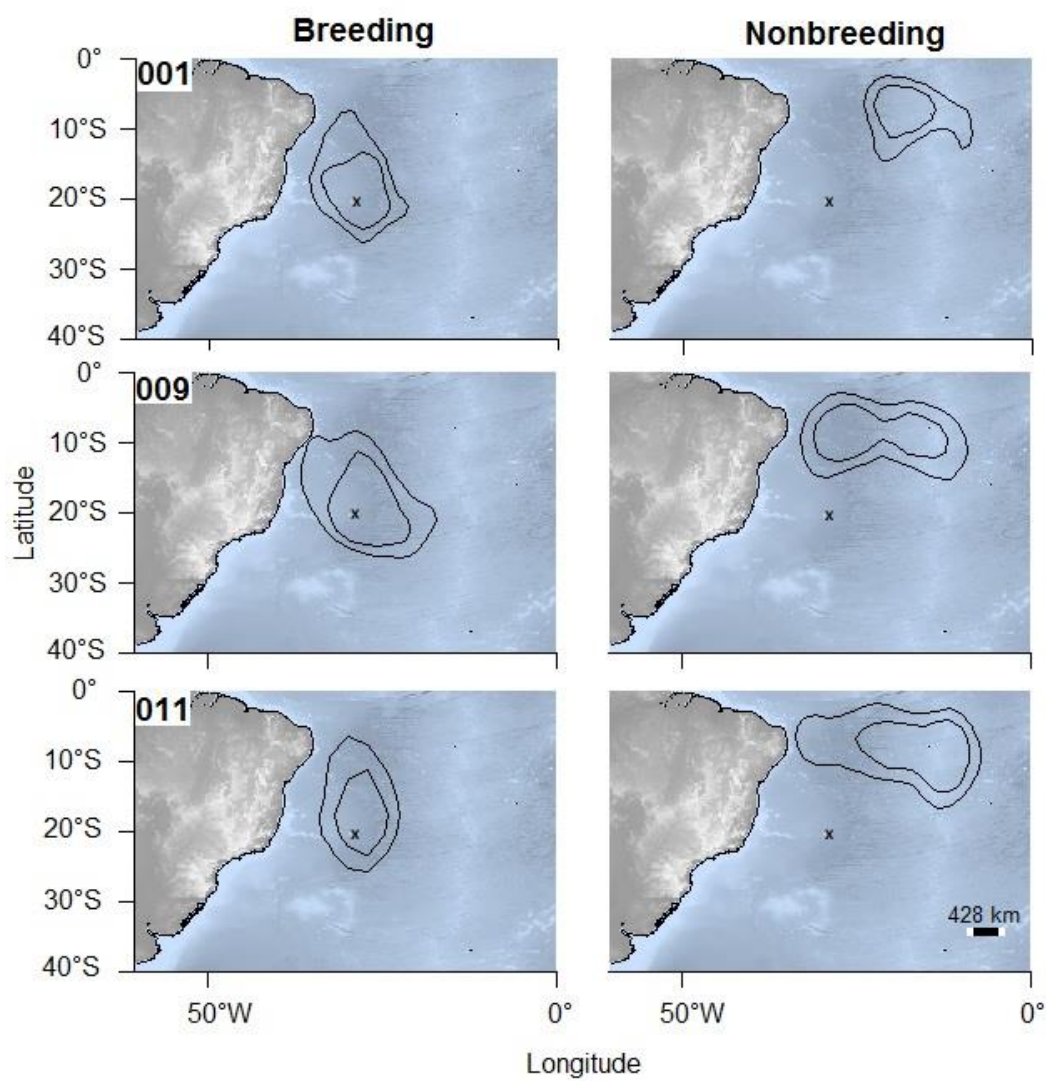


Figure 4.

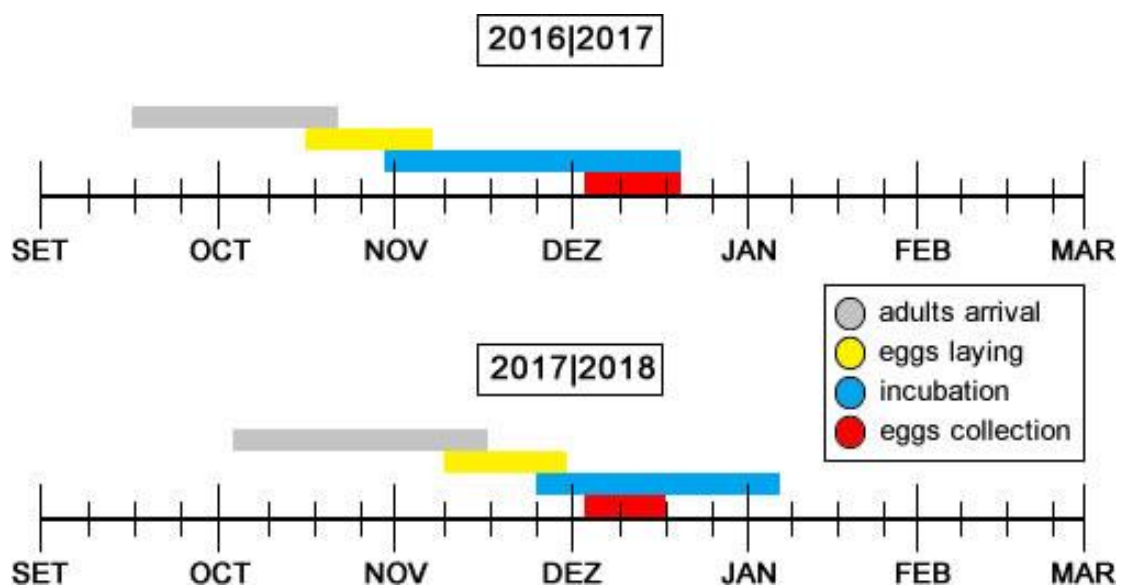


Figure 5.

ANEXO II

**Importance of allochthonous marine inputs for a tropical island ecosystem,
mediated by breeding seabirds**

Danilo Filipkowski and Leandro Bugoni

(Artigo redigido de acordo com as normas do periódico *Marine Ecology Progress Series*)

Importance of allochthonous marine inputs for a tropical island ecosystem, mediated by breeding seabirds

Danilo Filipkowski^{1,*}

Laboratório de Aves Aquáticas e Tartarugas Marinhas

Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Rio Grande – FURG, Campus Carreiros, ZIP Code 96203-900, Rio Grande, RS, Brazil

Leandro Bugoni¹

Laboratório de Aves Aquáticas e Tartarugas Marinhas

Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Rio Grande – FURG, Campus Carreiros, ZIP Code 96203-900, Rio Grande, RS, Brazil

*Corresponding author: danfilipbiopr@gmail.com

ABSTRACT

During wintering and reproduction periods, some marine vertebrates can form intricate flows of matter between oceanic waters and breeding grounds on land. The material transported through these movements during these periods can subsidize communities in islands by spatiotemporal pulses of resources for communities leading to a dependence of small islands on marine resources. On this scenario, the sooty terns is the most abundant species nesting in Brazilian tropical oceanic islands in the South Atlantic Ocean, transporting marine matter to these environments. This study investigated the fluxes of marine matter mediated by sooty terns and the distribution of marine sources to different components of the terrestrial ecosystem of the Trindade Island. We specially investigated the yellow-crab as a carrier of marine inputs on land. We used stable isotope analysis ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) in C3 and C4 plants, ants, spiders and yellow-crabs during breeding and non-breeding periods of seabirds at different distances from the colony. We found that marine matter can affect indirectly terrestrial animals, and provide nutrients for plants. C3 plants are the main source for invertebrates along the year, a source that persists after the pulsed of seabird breeding. Stable isotope values in Yellow-crab tissues did not differ at distances from colony, and between breeding and non-breeding seasons. Ants, spiders and crabs are probably opportunistic consumers, and rely on a range of marine sources during both periods. Our study shows that terrestrial communities have intricate trophic relationships, and terrestrial plants can be benefited from marine sources along the year.

Keywords: Biological subsidies · Marine-terrestrial connectivity · Matter cycling · Ecosystem enrichment · *Onychoprion fuscatus* · Circumtropical migrant · *Johngarthia lagostoma*

INTRODUCTION

The transfer of marine matter between ecosystems had gained visibility in the last decades (Moss et al. 2017). Early studies quantified the energetic inputs from salmon-derived nutrients in coniferous forests in North Atlantic (Helfield & Naiman 2001, Gende et al. 2002). These studies also demonstrated that salmon carcasses (*Oncorhynchus* spp.) can affect forest growth and enrichment of terrestrial ecosystems after dying. Other fishes, such as the Norwegian herrings (*Clupea harengus*), also play a fundamental role in terrestrial environments, caused by spawning movements and leftover of reproductive outputs. The biomass of herrings transported from the ocean and deposited in the coast is estimated in 1.3×10^6 tonnes, one of the greatest fluxes of energy caused by a single population (Varpe et al. 2005). As a result, energy from allochthonous marine streams can produce multiple effects on many groups on the receiver ecosystem, like spiders (Polis & Hurd 1995), coyotes (Rose & Polis 1998), and lizards (Spiller et al. 2010).

Besides marine-terrestrial direction of allochthonous matter, fluxes are also detected in other directions, i.e. from freshwater to marine inputs (Garcia et al. 2017), or exclusively in freshwater systems in continental environments (Subaluský et al. 2017). As example of terrestrial-marine environments, the hydrologic dynamic between wetland to estuaries can release organic matter and fish to marine environments, promoting a pulse subsidence (Garcia et al. 2017). In continental ecosystems, allochthonous enrichment caused by massive animal movements can supply resident species. Carcasses of wildebeest (*Connochaetes taurinus*) are important for nutrient cycling and for supporting multiple trophic levels, from fish to crocodiles, in river environments of east Africa (Subaluský et al. 2017). Therefore, mapping connectivity by means of transference of matter between ecosystems allows us to understand the balances of energy, nutrients productivity, trophic relationship and the degree of dependence of ecosystems on external inputs (Conway-Cranos et al. 2016, Garcia et al. 2017). The case of carcasses of salmons in rivers of North America shows us that inputs can alter the metabolism of ecosystems, switching it from autotrophic to heterotrophic state post-spawning (Holtgrieve & Schindler 2011).

Trophic connectivity by matter can be classified at least in three ways: potential, actual and realized (Conway-Cranos et al. 2016). Potential connectivity is determined solely by inputs and transport between ecosystems, while actual connectivity represents the actual mixing between local and allochthonous transported material. Finally, the realized connectivity considers the relative importance of allochthonous and autochthonous sources to the diet of consumers of the receiving ecosystem (Conway-Cranos et al. 2016). In the south of Brazil, the role of waterbirds was verified among freshwater and coastal environments (Silva-Costa & Bugoni. 2013, Faria et al. 2016). The direction, orientation, and the spatiotemporal magnitude of trophic transfer depend on multiple physical, chemical and biological factors, but usually, the direction of the flow occurs from a higher to a less productive ecosystem (Fang et al. 2018). When the receiver ecosystem is surrounded by oligotrophic waters, the influence of allochthonous inputs of marine matter can be more pronounced (McAndrew et al. 2007).

During the reproductive peak of animals with marked seasonality, or through the arrival of migratory marine animals in terrestrial environments under marine influence, cycling of nutrients can alter substantially (McLoughlin et al. 2016). In this way, marine organisms can operate as vectors of matter and nutrients toward terrestrial ecosystems, such as marine turtles on rookeries (Vander-Zanden et al. 2011, Le Gouvello et al. 2017), seabirds on colonies (Adame et al. 2015), cetacean stranded carcasses on beaches (Colombini & Chelazzi 2003), and pinnipeds in breeding sites (McLoughlin et al. 2016). The effects of marine subsidies mediated by vectors over primary producers and upper trophic levels also depend on the responses of terrestrial environments, in consequence of enrichment and the dynamic after the allochthonous input occur (Young et al. 2011). Depending on which organisms are benefited by inputs, the effects can be positive or negative (Bauer & Hoyer 2014). Among negative effects reported, invasive species can utilize resources more effectively than local consumers (e.g. introduced Arctic foxes (*Calopex lagopus*) in Aleutian Archipelago (Croll et al. 2005). Moreover, depending on inputs benefiting predators or prey, the structure of an ecosystem alters, making environments switch from bottom-up to top-down control, or vice versa (Polis & Hurd 1995, Stapp & Polis 2003).

Mainly under the form of guano, feces and other components from seabirds can be distributed among several functional components of the terrestrial ecosystem, from

plants to animals (Polis & Hurd 1995, Havik et al. 2014). For example, by altering the soil nutrient and pH, plants generally are positively affected by local seabird inputs, under equal precipitation along the year and moderate temperatures (Ellis 2005). Similarly, mapping the carrying of marine matter through terrestrial consumers reveals patches and how the marine matter is distributed after inputs along the community (Ostfeld & Keesing 2000). The type of consumers and vectors transporting marine material to inland environments after input are different even among close species or functional groups (Mellbrand et al. 2011). Therefore, by understanding the patches of assimilation of marine matter among the components of terrestrial insular ecosystems and the importance of marine matter, it is necessary to investigate the realized connectivity. To provide a complete framework of the inputs dynamics, it is crucial to consider spatial (i.e. distances from the source), temporal (i.e. duration after input) and trophic level of recipient consumers.

In island environments, population dynamics and the dispersion of resources, together with the plasticity of foraging behavior between generalists and specialists can be particularly important (Stapp & Polis 2003). The inputs in small portions of land can generate even more pronounced effects on the receiver community (Keatley et al. 2009). These effects can spatially alter the density of some organisms in short-term, or generate consequences in medium to long-term, making beneficiary organisms distinct from elsewhere (Gravel et al. 2011). Consequences depend on behavioral plasticity and generalist/specialist distinctions between components of ecosystems, but community consequences can be increase or decrease in endemism or biodiversity, spatial reorganization or species extinction (Gravel et al. 2011).

Among potential receptors of allochthonous marine matter, are semi-terrestrial crabs, spiders and insects, which can be suitable indicators due to opportunistic behavior in face of resource pulses (Polis & Hurd 1995, Sale & Arnould 2012, Landry & Parrott 2016). Crabs, which inhabit the marine-terrestrial boundary, are generally omnivorous, and able to occupy trophic positions higher than predators in tropical islands (Lancaster et al. 2008). Thus, due to feeding behavior and high mobility, land crabs can be the main beneficiaries of marine matter to insular environments (Freire et al. 2010). The yellow-crab (*Johngarthia lagostoma*) is an abundant crustacean in Brazilian archipelagos such as Trindade Island and Fernando de Noronha, which is considered by explore inputs from

marine turtles (Santos et al. 2016) and seabirds (Luigi et al. 2009). The yellow-crab is listed as “Endangered” in the Brazilian red list of threatened species due to its restrict distribution, restrict to the archipelago of Atol das Rocas, Trindade & Martin Vaz and Fernando de Noronha (MMA 2004). The population of yellow-crabs from Trindade is considered the most genetically isolated when compared with other Brazilian islands (Rodríguez-Rey et al. 2015).

Seabird activities can result in important sources of enrichment in tropical insular environments, instantly subsidizing the local community or generating subsidies, on the form of guano from nearby colonies (Havik et al. 2014). In islands of the southwestern Atlantic Ocean, groups of Suliformes, Procellariiformes and Charadriiformes form heterospecific aggregations during the breeding season. These aggregations can reach up to 150,000 individuals in an area of 6.56 km², such as at Atol das Rocas archipelago (Schulz-Neto 1998). Sooty tern (*Onychoprion fuscatus*) is the most abundant of these seabird nesting aggregations on Brazilian oceanic islands of Trindade, Fernando de Noronha and Atol das Rocas (Mancini et al. 2016). Sooty Terns can promote a potential nutrient enrichment in the island environment, acting as a vector of marine matter from foraging areas to their colonies. During the breeding season, As terns become central-place foragers, their effect on environments around colonies can be notable, both at sea as a predator, but mainly on land, by providing feces, eggs, regurgitates or bird carcasses (Moss 2017).

The two main goals of this study are: *i.* to investigate the spatiotemporal fluxes of marine matter to an insular environment derived from breeding Sooty Terns as the main sources, and *ii.* verify the role of Yellow-crabs as dispersers in the terrestrial environment. We hypothesized that the effect of marine inputs by Sooty Terns is temporally limited, and there is a spatial gradient, inversely proportional to the distance from the colony. In addition, the Yellow-crab is expected to be the main vector of matter in comparison with other potential biotic transporters in the terrestrial environment.

MATERIAL AND METHODS

Study area

Trindade Island (20°20'S, 29°20'W) is an isolated tropical island located at the easternmost tip of the volcanic ridge Vitória-Trindade Seamount Chain, 1140 km from the Brazilian coast, in South Atlantic Ocean (Pinheiro et al. 2017). The island is formed by volcanic activity during the Lower Pliocene to Lower Pleistocene, between 3.9 and 2.5 m.y.a. (Pires et al. 2016). With an area of 13 km², the terrain is mountainous, dominated by cliffs sculpted by sea levels into rocks and peaks of high declivity formed by erosion, and plains formed by Aeolian deposits (Angulo et al. 2018). From 1963 to 1997, the mean annual rainfall on island was determined as 915 mm, with the rainiest period between April and June (mean monthly 110.5 mm), and the driest period between January and February (mean monthly 54.5 mm) (Marinha do Brasil 2011). The annual mean temperature is 26.3°C, with maximum of 30.2°C in February and minimum of 23.0°C in July (Marinha do Brasil 2011). At sea, Brazil Current move through the Vitoria-Trindade Chain, which promotes the formation of edges (Memery et al. 2000, Stramma et al. 1990). Trindade Island is also inside the South Atlantic Subtropical Gyre (Peterson & Stramma 1991). Both Brazil Current and Atlantic Subtropical Gyre are considered oligotrophic water masses (Cordeiro et al. 2013).

Resident and migratory seabird species uses local vegetation, predominantly formed by tall grasses and shrubs, as well as rock crevices, as nest sites (Fonseca-Neto 2004). Around 6000 Sooty Terns nest on Trindade Island each year, on the ground on beaches or high plateaus, mainly near herbaceous vegetation. The reproductive season for Sooty Terns on Islands is between September and March (Fonseca-Neto 2004). Besides Sooty Terns, other seven species nest on the Island: White Tern (*Gygis alba*), Brown Noddy (*Anous stolidus*), Black Noddy (*Anous minutus*), Masked Booby (*Sula dactylatra*), Lesser Frigatebird (*Fregata trinitatis*), Great Frigatebird (*Fregata minor*) and Trindade Petrel (*Pterodroma arminjoniana*) (Mancini et al. 2016, Olson 2017).

Sample collection

Sampling was carried out around a colony of Sooty Terns with about 280 adults, between December 2016 and March 2017, during the breeding season of the species, and again in August 2017, in the wintering period of terns, i.e., when they are not nearby the island and thus no input of marine derived nutrients from breeding birds occurs. Sampling was performed at different distances from the colony: 0 m (inside the colony), 10 m, 50 m and 100 m (See Figs. 2 and 4 “*Introdução geral*”). At each distance, we manually collected buds and recently grown leaves of C3 and C4 plants, between 3 cm and 6 cm above the primary root of *Cyperus atlanticus* (Ca) and *Bulbostylis nesiotis* (Bn), and leaves from first node of *Guilandina bonducella* (Gb), ants, spiders and pereopods of land crabs. As far as possible, we tried to collect equal number of samples at each distance. Samples of crabs were also divided in sectors according to the declivity of the area: I: above colony, II: in the same level of colony and III: below colony. The seabirds were captured with a dip net and each individual was manipulated at most for ten minutes to avoid stress. To obtain a marine matter proxy, we manually plucked feathers and collected ~0.1 mL of blood from the tarsal vein of adult Sooty Terns, with needles and syringe, and also collected eggs manually. Sooty terns are capable to replace eggs in the case of failure the first laying (Feare 1976).

Sample preparation

All samples were initially frozen until preparation. Plants, ants and spiders were identified until the lowest taxonomic level possible, washed three times in distilled water, and then dried in an oven at 60°C for 48 h. Muscles of crab pereopods were removed from carapace and also washed three times in distilled water. Lipids from muscle samples were also removed with a Soxhlet apparatus with petroleum ether for 8 h and dried in an oven (60°C/48 h). Ants were pooled within each distance (~10 individuals by sample) and lyophilized to obtain an unique sample due with mass necessary for isotope analysis. The same procedure were made for spiders (~4 individuals by sample). Feathers were washed once in hydrogen peroxide solution, then three times in distilled water, and finally dried in oven. Bird blood was lyophilized, yolk was removed from eggs, placed in soxhlet apparatus with chloroform:methanol solution (2:1) for 3 periods of 8 h for lipids removal. All samples were grounded, homogenized, weighed (~ 0.7 mg for animal samples, and

5.0 to 7.0 g for plant samples), and placed into tin capsules (5×9 mm). Isotopic values were determined in isotope ratio mass spectrometer at the Center of Isotopic Analyses of New Mexico University.

Stable isotope analysis

Stable isotope values are expressed in standards δ notation, with the deviation from standards in parts per thousand (‰), as the following equation:

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

where R_{sample} is the ratio between the heavy and the light isotope in the samples, and R_{standard} is the ratio between heavy and light isotope of international standards for each isotope, i.e. Pee Dee Belemnite limestone for carbon and atmospheric N_2 for nitrogen. At each twelve unknown samples, internal reference materials with known SI values were interspersed, consisting of a set of proteins with an accuracy of 0.05‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and 0.21‰ for $\delta^{15}\text{N}$.

Stable Isotope Mixing models

We estimate the use of marine and terrestrial resources for the Yellow-Crab using Bayesian Stable Isotope Mixing Models (SIAR; Parnell et al. 2010). We compare the diet of the crabs for the two seasons, assuming three sources as potential resources: a pool of isotopic values of “marine birds” (blood, feathers and eggs), “invertebrates” (ants + spiders) and “plants”(Ca, Bn and Gb). We used tissue discrimination factors (TDF, i.e. changes in isotope ratios between prey and consumer) based on studies with captive animals under four different diets. For Yellow-crabs, we used TDFs from means of diet of three items in Blue crabs *Callinectes sapidus* (Dittel et al. 1997, Fantle et al. 1999) and TDF of three diets of lycosid spider *Pardosa lugubris* for Crab-spiders (Oelbermann & Scheu 2002) (Table 1).

The models were made to compare the isotopic values among samples collected in the different sectors in each season. Mixed model for ants was carried out assuming as

terrestrial sources C3 and C4 plants, and marine sources blood and eggs of seabirds. Mixing model for spiders was carried using seabird tissues as marine proxy, and ants, C3 and C4 plants as a terrestrial source. While plants had not been a natural source for spiders, we included it as source in the mixing model, considering plants as a proxy for terrestrial resources. For Yellow-Crabs, we used C3, C4, spiders, ants, and blood and egg tissues as marine sources. For ants, we used values ($0.54 \pm 1.23\text{‰}$ for $\delta^{13}\text{C}$, $2.54 \pm 0.11\text{‰}$ for $\delta^{15}\text{N}$, Vanderklift & Ponsard 2003) to in mixed models ant samples had low volume for lipid extraction, and C:N ratio after determination was > 4.0 , considered the limit for lipid content in samples for terrestrial animals (Post et al. 2007). Because lipids are rich in light carbon, for ant samples we used the following correction for $\delta^{13}\text{C}$: $\delta^{13}\text{C}_{\text{normalized}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{untreated}} - 3.32 + 0.99 \times 0.99 \times \text{C:N}$ (Post et al. 2007). All the proportions are presented with 95% of confidence interval.

Descriptive data analysis

For ants, spiders and crabs, we compared $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values among distances and seasons, while only $\delta^{15}\text{N}$ values for C3 and C4 plants were used. Values of $\delta^{13}\text{C}$ of plants were used only when plants were sources in mixed models, because $\delta^{13}\text{C}$ for plants came from the atmosphere. To verify the influence of marine matter on tissues of possible biotic vectors, we used isotopic values (minimum and maximum) of three tissues (blood, feathers and eggs) from seabirds, as endpoints of marine matter for graphical analysis. Descriptive comparisons were carried after correct TDF values and lipid corrections for ants in raw data. We used the same TDF values for crabs and spiders in raw data, and lipid and correction of Vanderklift & Ponsard, 2003 prior to compare distances in descriptive model. All analyses were carried out in R environment (R Core Team 2016), including graphs using package *sciplot* (Morales 2012).

RESULTS

Total number of isotopic samples among groups was 76 for $\delta^{13}\text{C}$ and 66 for $\delta^{15}\text{N}$ during the breeding season, and 79 for both isotopes samples during the non-breeding season (Table 2). For terrestrial taxa, mean values were $-15.06 \pm 4.39\text{‰}$ for $\delta^{13}\text{C}$ and $12.11 \pm$

4.49‰ for $\delta^{15}\text{N}$ during breeding season. During non-breeding season, the isotopic values were -15.55 ± 4.90 ‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and 13.00 ± 3.95 ‰ for $\delta^{15}\text{N}$. Both $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ did not have significant differences between breeding and non-breeding seasons among components of island ecosystem (Student's t-test, $t = 0.64$, $df = 152$, $p = 0.52$ for $\delta^{13}\text{C}$ and $t = -1.24$, $df = 130$, $p = 0.21$ for $\delta^{15}\text{N}$).

Descriptive analysis for C3 and C4 plants showed a decreasing pattern of $\delta^{15}\text{N}$ values with increasing distance from the colony during the non-breeding season (Fig. 1). Among invertebrates, ants showed the same pattern of isotopic values between seasons (Fig. 2). High mean values for $\delta^{13}\text{C}$ were found for spider samples during both seasons, and $\delta^{13}\text{C}$ values increased with distances during breeding season until the distance of 50 m (Fig. 3). Minimum mean values of $\delta^{13}\text{C}$ in both seasons for ants, whereas were higher during breeding season for this group (Table 2). For $\delta^{15}\text{N}$, high values were found in ants during breeding season and spiders during the non-breeding season (Table 2). Yellow-crabs did not show apparent differences between seasons (Fig. 4). The isotopic values of Yellow-crabs did not differ among sectors, except for $\delta^{13}\text{C}$ during breeding season in 100 m (Fig. 5).

Invertebrate groups not showed a specific source use between periods and distances from colony, and marine sources from seabirds did not stand out as a marine source compared to terrestrial sources (Fig. 6, 7 and 8). Ants showed major homogeneity of sources use during seasons (Fig. 6). Model for spiders showed that terrestrial source of other invertebrates, represented by ants in model, are the main source for this group in both seasons (Fig. 7). Yellow-crabs have high dependence on C3 plants as source along the year (Fig. 8). Analyzing the proportions of sources, ants were the same components that showed a shift in proportion of sources between seasons, with major contribution of C4 plants during breeding period (13–79%) and C3 plants during non-breeding period (16–69%) (Fig. 9). A C4 plant were the major sources for ants (13–79%) and crabs (33–53%), while C3 plants had high proportion to ants and invertebrates (ants + spiders) had high proportion to crabs during non-breeding period of seabirds (Fig. 9). For spiders, ants had high proportions as source for spiders (Fig. 9).

DISCUSSION

Our results demonstrated time-restricted responses in face of marine inputs transported by marine birds during birds directly for the ecosystem invertebrates. However, values of $\delta^{15}\text{N}$ in C3 and C4 plants, during the non-breeding season, decreased with distances from the colony. Analysing the influence of marine matter for the subsequent levels, we perceive two directions: an direct input, with lower but relatively constant to invertebrates, and indirect inputs by plant assimilation of marine matter during winter. This effect of assimilation of plants produce a bottom-up effect from the allochthonous inputs (McLoughlin et al. 2016). Temperate ecosystems demonstrated plant responses after the marine inputs by salmon-derived nutrients (Hilderbrand et al. 1999, Helfield & Naiman 2001, Field and Reynolds 2011). Bottom-up effects could benefite ecosystems along gradient formed by allochthonous inputs (Havik et al. 2014). These subsidies could be difficult to verify in generalist consumers, but could produce effects density effects of species on inslands (Barret et al. 2005).

Plants obtain marine nutrients from soils, and the matter was probably remobilized after the breeding period, and made available for plants for longer periods. Therefore, the influence of marine matter can influence the island ecosystem after bird breeding, when rainfall rates are higher and the matter sunk in soils, becoming available for plant roots. After the breeding season of sooty terns, between September and March, Trindade island has the rainiest period, between April and June (Marinha do Brasil 2011). The rains after breeding season could explain the delay in $\delta^{15}\text{N}$ signatures, supposed to be from marine origin, verified in plants. The use of marine subsidies by plants verified nearby colonies could generate bottom-up effect in the ecosystem. These indirect effect of nutrient enrichment subsidize plants, and then become available for other ecosystem components, as verified with grey seals and their effects on grass (McLoughlin et al. 2016), or in seabird colonies that forms guano deposits (Sánchez-Piñero & Polis 2000).

Further, the marine matter can be spread during rains, retained only by plant roots, that explain why these results were not found in vertebrates. In the limit of sampled area (100 m), there are many ripple marks and erosion caused by water activity during rains. Water drainage, as river flows, can spread matter and influence isotopic values from allochthonous inputs (Moss 2017). High fluxes of water during rainfall, therefore, are able to wash marine nutrients far from the fonts and, thus blur the marine signature. Water rain flows to sea or sink into the volcanic soil of Trindade Island, taking part in cycling

of marine materials, and its rapid dissipation in terrestrial environments. Differences between wet and dry periods in isotopic values were found in classical studies of marine subsidies on islands (Anderson & Polis 1999). These authors affirm that rain increases the absolute contribution of terrestrial productivity and reduces the relative importance of marine inputs for terrestrial invertebrate communities. Our results were different to obtained by temperate areas, there related higher subsidy for $\delta^{13}\text{C}$ values in terrestrial vertebrates (Korobushkin 2014). These differences could be reinforced that rainfall regime could change the influence of marine subsidy.

Bayesian isotopic mixing models showed that animals on the island utilized C4 plants as a key resource. C4 plants sampled are abundant and a regular source for the terrestrial community. C3 plants have not been an important item in animal tissues, except for ants during the non-breeding season. We do not expect this result, as *Guilandina bonducella*, the C3 plant sampled for this study, has compounds with insecticidal properties (Bhattacharyya et al. 2007).

Differences among sectors in crab tissues demonstrated differences among sources in $\delta^{15}\text{N}$ in an isolated sectors and distance (sector III, 100 m from the colony). This discrepant isotopic value probably differed from others probably due to rainwater flow, which washes daily the area. These distributions probably shows that an unknown marine source was not sampled for crabs, as well as for other species in mixed models. Marine turtles (*Chelonia mydas*) nesting on beaches about 200 m from the colony could be a potential unsampled source of marine inputs for highly mobile crabs (Santos et al. 2016).

Our isotopic analysis demonstrated that animals sampled subsist on marine matter transported by Sooty Terns along the year related with other preferential sources. As ants, spiders and crabs $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values are in the upper limit of isotopic ranges for Sooty Terns, probably the community has seabird components in diet, but less important than expected. For opportunistic and generalist species, such as ants and crabs, the marine matter can be switched by the other sources. As far as demonstrated by marine subsidies from spiders on islands, our results not showed a clearly utilization of marine matter by this group, as showed elsewhere (Polis & Hurd 1995, Sale & Arnould 2012). The absence of potential prey sources and the unaware of food items for the spiders on island result in mixing models with limited power of inference, precluding conclusions on this group.

We do not discard that isotopic analysis of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ may be a biased in terms of trophic changes between breeding and non-breeding periods in ecosystem components. Thereby, isotopes of sulfur could be useful in tracing subtle changes in pathways of organic matter among consumers (McCutchan-Jr et al. 2003). Thus, in future studies we must consider add $\delta^{34}\text{S}$, which can provide more refined sources that relates with use of marine matter by terrestrial consumers. Eventually, using specific compounds in tissues, rather than total tissue, as aminoacids, could provide answers about the pathways of marine matter from seabirds to ecosystem consumers as yellow-crabs (Fantle et al. 1999). In addition, aiming to improve methodological approaches, prior information could be used in Bayesian models, based in the diet of consumers, providing more robust information about trophic interactions on tropical islands. For future studies, we also recommend that mixed models are built with additional sources, as well as a sampling design that takes into account diet specialists, which would make resources more traceable.

This study addressed the importance of marine matter transported by seabirds to a terrestrial ecosystem, and demonstrated that it can be ephemeral, restricted in time for some components but with potential role of abiotic factors such as rain, in the long term availability to plants on the tropical ecosystem of Trindade Island. While marine sources can be classified as a pulsed source, this subsidy can persist long after the seabird nesting season, or be used in together with other sources by the community.

Acknowledgments. We are grateful to M. Silva, N. W. Daudt, B. Macena and members of Brazilian Navy for help on fieldwork. We would like thank to Cmde Costa-Abrantes (*Comissão Interministerial para Recursos do Mar*), Eduardo Secchi (EcoMega-FURG), Brazilian Navy and Brazilian Research Council (CNPq) for supporting the fieldwork. Thanks to D Dame for help us with ant identification. We are grateful for L Furlanetto, C Lima, T D'Amore, C Negrine, F Marques, V Muraro, L Soares and L Alma for help with sample preparation. Thanks to G Leal, F Faria, G Sampaio, M Camargo, A Garcia, S. Botta, M.A. Efe and members of the Waterbirds and Sea Turtles Lab. (LAATM-FURG) for suggestions during development of this study. This research is part of a Master thesis written by DF, under guidance of LB. DF receive a graduate scholarship and LB is a

research fellow from CNPq. All the experiments were carried out under license number 2269-5 of SISBIO (*Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade*).

REFERENCES

- Adame MF, Fry B, Gamboa JN, Herrera-Silveira JA (2015) Nutrient subsidies delivered by seabirds to mangrove islands. *Mar Ecol Prog Ser* 525:15–24
- Anderson WB, Polis GA (1998) Marine subsidies of island communities in the Gulf of California: evidence from stable carbon and nitrogen isotopes. *Oikos* 81:75–80
- Angulo RJ, Souza MC, Barboza EG, Rosa MLCC, Fernandes LA, Guedes CCF, Oliveira LHS, Manzolli RP, Disaró ST, Ferreira AG, Martin CM (2018) Quaternary sealevel changes and coastal evolution of the Island of Trindade, Brazil. *J S Am Earth Sci* 84:208–222
- Barrett K, Anderson WB, Wait DA, Grismer LL, Polis GA, Rose MD (2005) Marine subsidies alter the diet and abundance of insular and coastal lizard populations. *Oikos* 109:145–153
- Bauer S, Hoyer BJ (2014) Migratory animals couple biodiversity and ecosystem functioning worldwide. *Science* 344:1242552
- Bhattacharyya A, Rai S, Babu CR (2007) A trypsin and chymotrypsin inhibitor from *Caesalpinia bonduc* seeds: isolation, partial characterization and insecticidal properties. *Plant Physiol Biochem* 45:169–177
- Colombini I, Chelazzi, L (2003) Influence of marine allochthonous input on sandy beach communities. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 41:115–159
- Conway-Cranos L, Kiffney P, Banas N, Plummer M, Naman S, MacCready P, Bucci J, Ruckelshaus M (2016) Stable isotopes and oceanographic modeling reveal spatial and trophic connectivity among terrestrial, estuarine, and marine environments. *Mar Ecol Prog Ser* 533:15–28
- Cordeiro TA, Brandini FP, Rosa RS, Sassi R (2013) Deep chlorophyll maximum in western Equatorial Atlantic – How does it interact with islands slopes and seamounts? *Mar Sci* 3:30–37
- Croll DA, Maron JL, Estes JA, Danner EM, Byrd GV (2005) Introduced predators transform subArctic islands from grassland to tundra. *Science* 307:1959–1961

- Dittel AI, Epifanio CE, Cifuentes LA, Kirchman DL (1997) Carbon and nitrogen spurces for Shrimp postlarvae fed natural diets from a tropical mangrove system. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 45:629–637
- Ellis JC (2005) Marine birds on land: a review of plant biomass, species richness, and community composition in seabird colonies. *Plant Ecol* 181:227–241
- Fang X, Hou X, Li X, Hou W, Nakaoka M, Yu X (2018) Ecological connectivity between land and sea: a review. *Ecol Res* 33:51–61
- Fantle MS, Dittel AI, Schwalm SM, Epifanio CE, Fogel ML (1999) A food web analysis of the juvenile blue crab, *Callinectes sapidus*, using stable isotopes in whole animals and individual amino acids. *Oecologia* 120:416–426
- Faria FA, Silva-Costa A, Gianuca D, Bugoni L (2016) Cocoi heron (*Ardea cocoi*) connects estuarine, coastal, limnetic and terrestrial environments: an assessment based on conventional dietary and stable isotope analysis. *Estuar Coasts* 39:1271–1281
- Feare CJ (1976) The exploitation of sooty tern eggs in the Seychelles. *Biol Conserv* 10:169–182
- Field RD, Reynolds JD (2011) Sea to sky: impacts if residual salmon-derived nutrients on estuarine breeding bird communities. *Proc R Soc B* 278: 3081–3088
- Fonseca-Neto FP (2004) Aves marinhas da ilha Trindade. In: Branco JO. (ed) *Aves marinhas e insulares brasileiras: bioecologia e conservação*. UNIVALI Editora, Itajaí, p 119–146
- Freire AS, Pinheiro MAA, Karam-Silva H, Teschima MM (2010) Biology of *Grapsus grapsus* (Linnaeus, 1758) (Brachyura, Grapsidae) in the Saint Peter and Saint Paul Archipelago, Equatorial Atlantic Ocean. *Helgoland Mar Res* 65:263–273
- Garcia AM, Winemiller KO, Hoetinghaus DJ, Claudino MC, Bastos R, Correa F, Huckembeck S, Vieira J, Loebmann D, Abreu P, Ducatti C (2017) Hydrologic pulsing promotes spatial connectivity and food web subsidies in a subtropical coastal ecosystem. *Mar Ecol Prog Ser* 567:17–28
- Gende SM, Edwards RT, Willson MF, Wipfli MS (2002) Pacific salmon in aquatic and terrestrial ecosystems. *BioScience* 52:917–928
- Gravel D, Massol F, Canard E, Moullot D, Mouquet N (2011) Trophic theory of island biogeography. *Ecol Lett* 14:1010–1016

- Havik G, Catenazzi A, Holmgren M (2014) Seabird nutrient subsidies benefit non-nitrogen fixing trees and alter species composition in South American coastal dry forests. PLoS ONE 9: e86381
- Helfield JH and Naiman RJ (2001) Effects of salmon-derived nitrogen on riparian forest growth and implications for stream productivity. Ecology 82:2403–2409
- Helfield JM, Naiman RJ (2001) Effects of salmon-derived nitrogen on riparian forest growth and implications for stream productivity. Ecology 82:2403–2409
- Hilderbrand GV, Hanley TA, Robbins CT, Schwartz CC (1999) Role of brown bears (*Ursis arctos*) in the flow of marine nitrogen into a terrestrial ecosystem. Oecologia 121:546–550
- Holtgrieve GW, Schindler DE (2011) Marine-derived nutrients and ecosystem metabolism: reconsidering the role of salmon in streams. Ecology 92:373–385
- Keatley BE, Douglas MSV, Blais JM, Mallory ML, Smol JP (2009) Impacts of seabird-derived nutrients on water quality and diatom assemblages from Cape Vera Devon Island, Canadian High Arctic. Hydrobiologia 621:191–205
- Korobushkin K (2014) Role of allochthonous carbon in the energy of terrestrial invertebrate communities at different distances from the black sea and a freshwater lake (isotopic evidence). Russ J Ecol 45: 221–229
- Lancaster J, Dobson M, Magana AM, Arnold A, Mathooko JM (2008) An unusual trophic subsidy and species dominance in a tropical stream. Ecology 89:2325–2334
- Landry J, Parrott L (2016) Could lateral transfer of nutrients by outbreaking insects lead to consequential landscape-scale effects? Ecosphere 7: e01265
- Le Gouvello DZM, Nel R, Harris LR, Bezudenhout SW (2017) Identifying potential pathways for turtle derived nutrients cycling through beach ecosystems. Mar Ecol Prog Ser 583:49–62
- Luigi G, Bugoni L, Fonseca-Neto FP, Teixeira DM (2009) Biologia e conservação do petrel-de-trindade, *Pterodroma arminjoniana*, na ilha da Trindade, Atlântico sul. In: Ilhas oceânicas brasileiras, da pesquisa ao manejo. Brasília: MMA/Secretaria de Biodiversidade e Florestas, v 2, p 223–263
- Mancini PL, Serafini PP, Bugoni L (2016) Breeding seabird populations in Brazilian oceanic islands: historical review, update and a call for census standardizations. Rev Bras Ornitol 24: 94–115

- Marinha do Brasil (2011) Boletim Climatológico N° 14. Centro de Hidrografia da Marinha, relatório interno, p 15
- McAndrew PM, Björkman KM, Church MJ, Morris PJ, Jachowski N, Williams PJB, Karl DM (2007) Metabolic response of oligotrophic plankton communities to deep water nutrient enrichment. *Mar Ecol Prog Ser* 332:63–75
- McCutchan-Jr. JH, Lewis-Jr. WM, Kendall C, McGrath CC (2003) Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* 102: 378–390
- McLoughlin PD, Lysak K, Debeffe L, Perry T, Hobson K (2016) Density-dependent resource selection by a terrestrial herbivore in response to sea-to-land nutrient transfer by seals. *Ecology* 97:1929–1937
- Mellbrand K, Lavery PS, Hyndes G, Hamback PA (2011) Linking land and sea: different pathways for marine subsidies. *Ecosystems* 14:732–744
- Memery L, Arhan M, Alvarez-Salgado XA, Messias MJ, Mercier H, Castro CG, Rios AF (2000) The water masses along the western boundary of the south and equatorial Atlantic. *Prog Oceanogr* 47:69–98
- MMA – Ministério do Meio Ambiente (2004) Lista nacional das espécies de invertebrados aquáticos e peixes ameaçadas de extinção. Instrução normativa nº005, de 21 de maio de 2004
- Morales M (2012) Sciplot: scientific graphing functions for factorial designs. R Core Team
- Moss B (2017) Marine reptiles, birds and mammals and nutrient transfers among the seas and the land: an appraisal of current knowledge. *J Exp Mar Biol Ecol* 492: 63–80
- Oelbermann K, Scheu S (2002) Stable isotope enrichment ($\delta N-15$ and $\delta C-13$) in a generalist predator (*Pardosa lugubris*, Araneae: Lycosidae): effects of prey quality. *Oecologia* 130: 337–344
- Olson SL (2017) Species rank for the critically endangered Atlantic Lesser Frigatebird (*Fregata trinitatis*) Wilson J Ornithol 129: 661–675
- Ostfeld RS, Keesing F (2000) Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems. *Trends Ecol Evol* 15:232–237
- Parnell AC, Inger R, Bearhop S, AL Jackson (2010) Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLoS ONE* 5:e9672

- Peterson RG, Stramma L (1991) Upper-level circulation in the South Atlantic Ocean. *Prog Oceanogr* 26:1–73
- Pinheiro HT, Bernardi G, Simon T, Joyeux J, Macieira RM, Gasparini JL, Rocha C, Rocha LA (2017) Island biogeography of marine organisms *Nature* 549: 82–85
- Pires GLC, Bongioio EM, Geraldés MC, Renac C, Santos AC, Jourdan F, Neumann R (2016) New $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ ages and revised $^{40}\text{K}/^{40}\text{Ar}^*$ data from nephelinitic – phonolitic volcanic successions of the Trindade Island (South Atlantic Ocean). *J Volcanol Geotherm Res* 327: 531–538
- Polis GA, Hurd SD (1995) Extraordinarily high spider densities on islands: flow of energy from the marine to terrestrial food webs and the absence of predation. *Proc Natl Acad Sci USA* 92: 4382–4386
- Post DM, Layman CA, Arrington DA, Takimoto G, Quattrochi J, Montaña CG (2007) Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia* 152:179–189
- R Core Team (2016) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Rodríguez-Rey G, Hartnoll RG, Solé-Cava AM (2015) Genetic structure and diversity of the island-restricted endangered land crab, *Johngarthia lagostoma* (H. Milne Edwards, 1837), *J Exp Mar Biol Ecol* 474:204–209
- Rose MD, Polis GA (1998) The distribution and abundance of coyotes: the effects of allochthonous food subsidies from the sea. *Ecology* 79: 998–1007
- Sale MG, Arnould PY (2012) Inflated population density of island antechinus: a case of allochthonous marine inputs leading to increased food availability? *Aust J Zool* 60:343–351
- Sánchez-Piñero F, Polis GA (2000) Bottom-up dynamics of allochthonous input: direct and indirect effects of seabirds on islands. *Ecology* 81:3117–3132
- Santos RG, Pinheiro HT, Martins AS, Riul P, Bruno SC, Janzen FJ, Ioannou CC (2016) The anti-predator role of within-nest emergence synchrony in sea turtle hatchlings. *Proc R Soc B, Biol Sci* 283:20160697
- Schulz-Neto A (1998) Aspectos biológicos da avifauna marinha na Reserva Biológica do Atol das Rocas, Rio Grande do Norte, Brasil. *Hornero* 15:17–28

- Silva-Costa A, Bugoni L (2013) Feeding ecology of Kelp Gulls (*Larus dominicanus*) in marine and limnetic environments. *Aquat Ecol* 47:211–224
- Spiller DA, Piovia-Scott J, Wright AN, Yang LH, Takimoto G, Schoener TW, Iwata T (2010) Marine subsidies have multiple effects on coastal food webs. *Ecology* 91:1424–1434
- Stapp P, Polis GA (2003) Marine resources subsidize insular rodent populations in the Gulf of California, Mexico. *Oecologia* 134:496–504
- Stramma L, Ikeda Y, Peterson RG (1990) Geostrophic transport in the Brazil Current region north of 20°S. *Deep-Sea Res I* 37:1875–1886
- Subalusky AL, Dutton CL, Rosi EJ, Post DM (2017) Annual mass drownings of the Serengeti wildebeest migration influence nutrient cycling and storage in the Mara River. *Proc Natl Acad Sci USA* 114:7647–7652
- Vanderklift MA, Ponsard S (2003) Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: a meta-analysis. *Oecologia* 136:169–182
- Vander-Zanden HB, Bjorndal KA, Iglett PW, Bolten AB (2011) Marine-derived nutrients from green turtle nests subsidize terrestrial beach ecosystems. *Biotropica* 44:294–301
- Varpe Ø, Fiksen Ø, Slotte A (2005) Meta-ecosystems and biological energy transport from ocean to coast: the ecological importance of herring migration. *Oecologia* 146:443–451
- Young HS, McCauley DJ, Dirzo R (2011) Differential responses to guano fertilization among tropical tree species with varying functional traits. *Am J Bot* 98:207–214

Table 1. Trophic discrimination factors (TDF) utilized for Yellow-crabs and spiders. Values used in models were the mean values of TDFs for each group. For ants, we used a correction proposed by Vanderklift & Ponsard (2003) of 0.54 ± 1.23 for $\delta^{13}\text{C}$, $2.54 \pm 0.11\%$ for $\delta^{15}\text{N}$.

Species	Commom name	Diet	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	Tissue	Time (d)	TDF		Reference	Mean TDF values	
							$\Delta^{13}\text{C}$	$\Delta^{15}\text{N}$		$\Delta^{13}\text{C}$	$\Delta^{15}\text{N}$
<i>Callinectes sapidus</i>	Blue crab	<i>Spartina detritus</i>	-15.70	5.80	Whole body	19	-3.20	2.20	Fantle et al. 1999	-0.85	0.81
<i>Callinectes sapidus</i>	Blue crab	<i>Uca pugnax</i>	-15.70	7.40	Whole body	19	0.00	0.85	Fantle et al. 1999		
<i>Callinectes sapidus</i>	Blue crab	Zooplankton	-17.40	10.70	Whole body	19	-0.10	0.10	Fantle et al. 1999		
<i>Callinectes sapidus</i>	Blue crab	Zooplankton	-16.60	10.80	Whole body	21	-0.10	0.10	Dittel et al. 2000	-1	2.41
<i>Pardosa lugubris</i>	Lycosid spider	<i>Heteromurus nitidus</i>	-22.40	6.80	Whole body	77	0.02	2.53	Oelbermann & Scheu 2002		
<i>Pardosa lugubris</i>	Lycosid spider	<i>Rhopalosiphum padi</i>	-26.60	2.30	Whole body	77	1.38	1.50	Oelbermann & Scheu 2002		
<i>Pardosa lugubris</i>	Lycosid spider	<i>Folsomia candida</i>	-20.70	5.50	Whole body	77	-4.40	-3.22	Oelbermann & Scheu 2002		

Table 2. Values from the maximum minus minimum (Δ) and number of samples (n) and values of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ represented by means $\pm$ SD (in ‰), and for each group during breeding and non-breeding seasons

	Breeding season				Non-breeding season			
	$\delta^{13}\text{C}$ $\Delta(n)$	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ $\Delta(n)$	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ $\Delta(n)$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$ $\Delta(n)$	$\delta^{15}\text{N}$
Seabirds	2.84 (99)	-17.36 ± 0.82	7.02 (99)	9.67 ± 1.97				
C3 plants	5.33 (9)	-25.84 ± 1.73	10.28 (9)	13.48 ± 3.21	14.93 (12)	-24.72 ± 4.17	9.12 (12)	13.86 ± 2.84
C4 plants	1.14 (22)	-12.00 ± 0.33	14.5 (12)	5.38 ± 4.61	16.94 (23)	-12.89 ± 3.64	29.24 (23)	11.27 ± 6.14
Ants	8.17 (5)	-14.94 ± 3.25	5.66 (5)	17.96 ± 2.22	5.27 (4)	-18.13 ± 2.40	3.46 (4)	16.75 ± 1.46
Spiders	4.93 (4)	-12.23 ± 2.11	2.18 (4)	16.96 ± 0.92	0.92 (4)	-11.84 ± 0.38	3.70 (4)	17.99 ± 1.73
Crabs	7.46 (36)	-14.57 ± 1.44	10.84 (36)	12.67 ± 1.99	6.97 (36)	-14.30 ± 1.34	5.93 (36)	12.84 ± 1.17

Table 3. Range of proportion (in %, confidence interval = 95%) of sources by each group in mixed model. Rows represent each consumer and left row represents sources

	Breeding season			Non-breeding season		
	Ants	Spiders	Crabs	Ants	Spiders	Crabs
Seabirds	1 – 61	1 – 41	12 – 30	1 – 60	1 – 41	12 – 42
C3 plants	2 – 61	1 – 47	0 – 5	16 – 69	1 – 46	0 – 3
C4 plants	13 – 79	1 – 58	33 – 53	6 – 57	1 – 64	18 – 47
Ants		8 – 76			5 – 79	
Ants+spiders			26 – 44			32 – 47

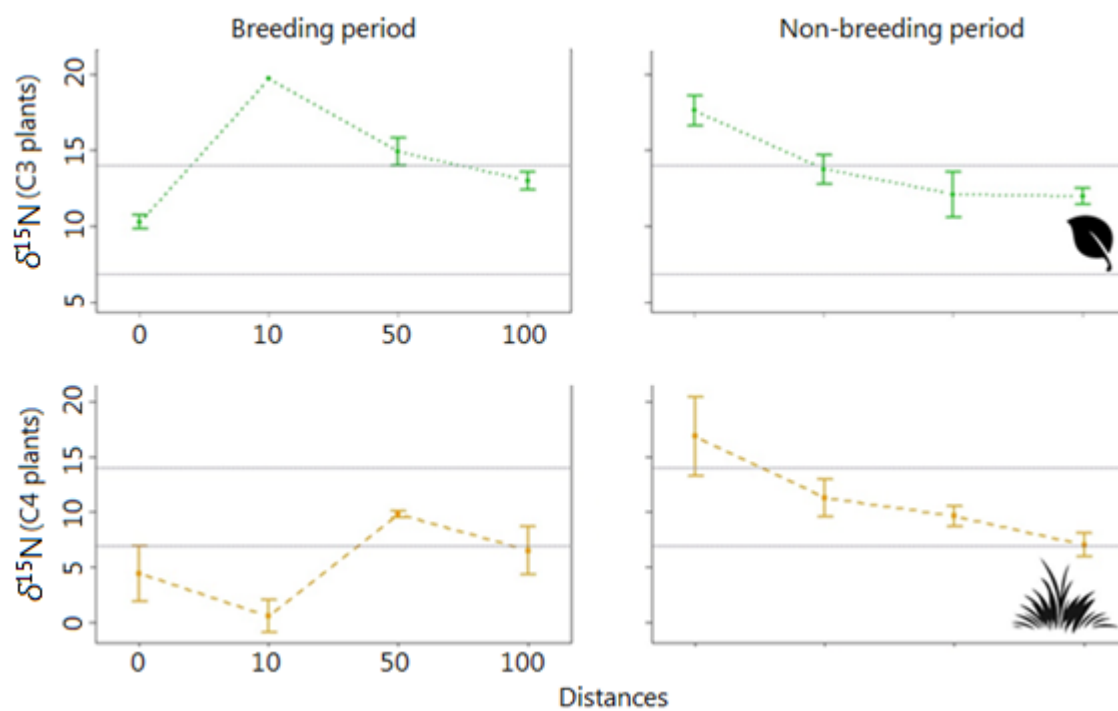


Fig. 1. Isotopic values of $\delta^{15}\text{N}$ for C3 (upper) and C4 plants (lower) during breeding and non-breeding period in different distances from the colony. Above are the isotopic plots from C3 plants and below C4 plants. Continuous and parallel lines represent the maximum and minimum isotopic values of tissues from seabirds used as proxy for marine sources

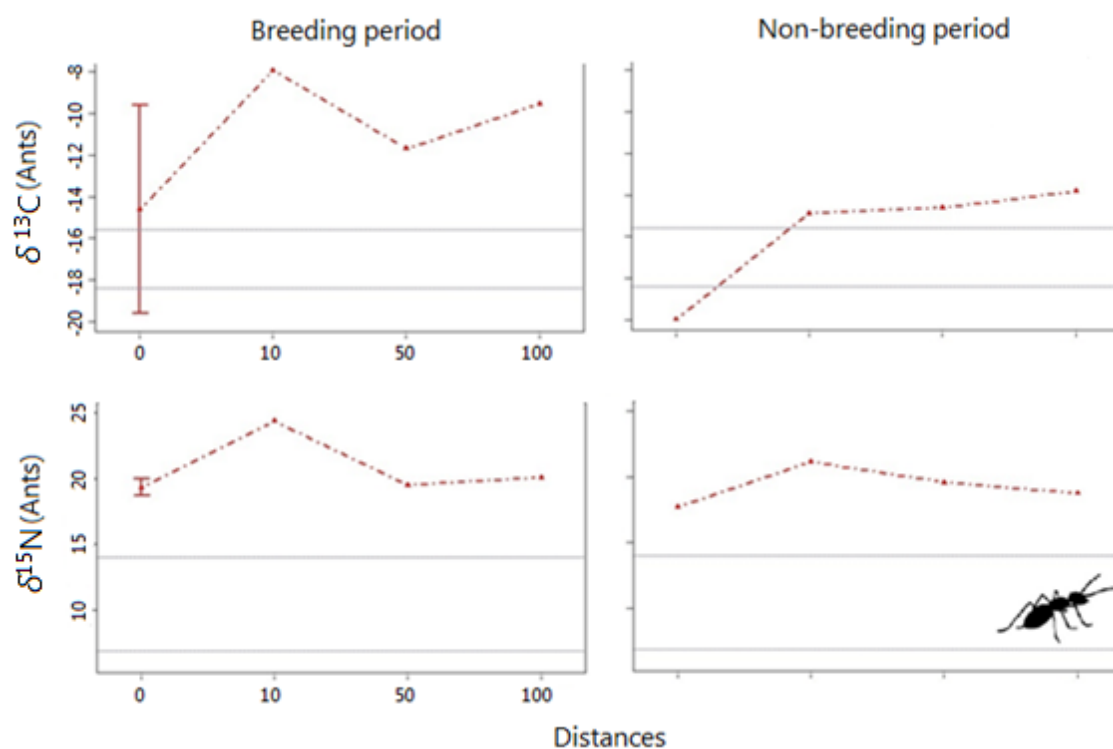


Fig. 2. Isotopic values of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ for ants during breeding and non-breeding period in different distances from the colony. Continuous and parallel lines represent the maximum and minimum isotopic values of tissues from seabirds used as proxy for marine sources

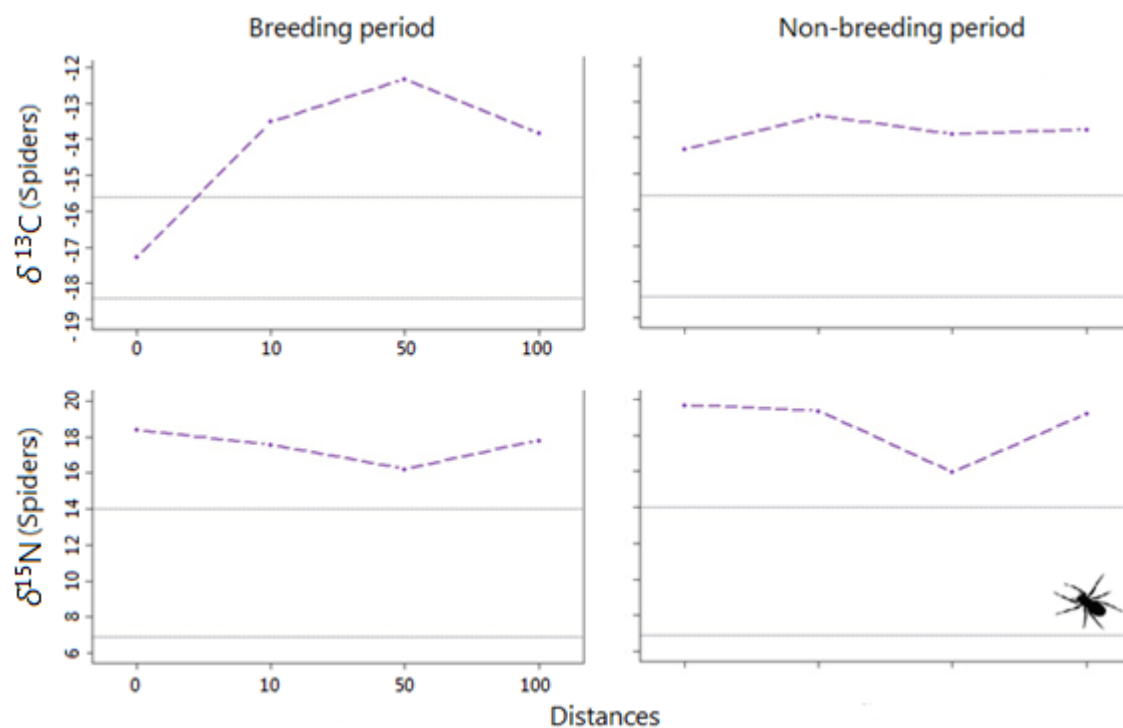


Fig. 3. Isotopic values of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ for spiders during breeding and non-breeding period in different distances from the colony. Continuous and parallel lines represents the maximum and minimum isotopic values of tissues from seabirds used as proxy for marine sources

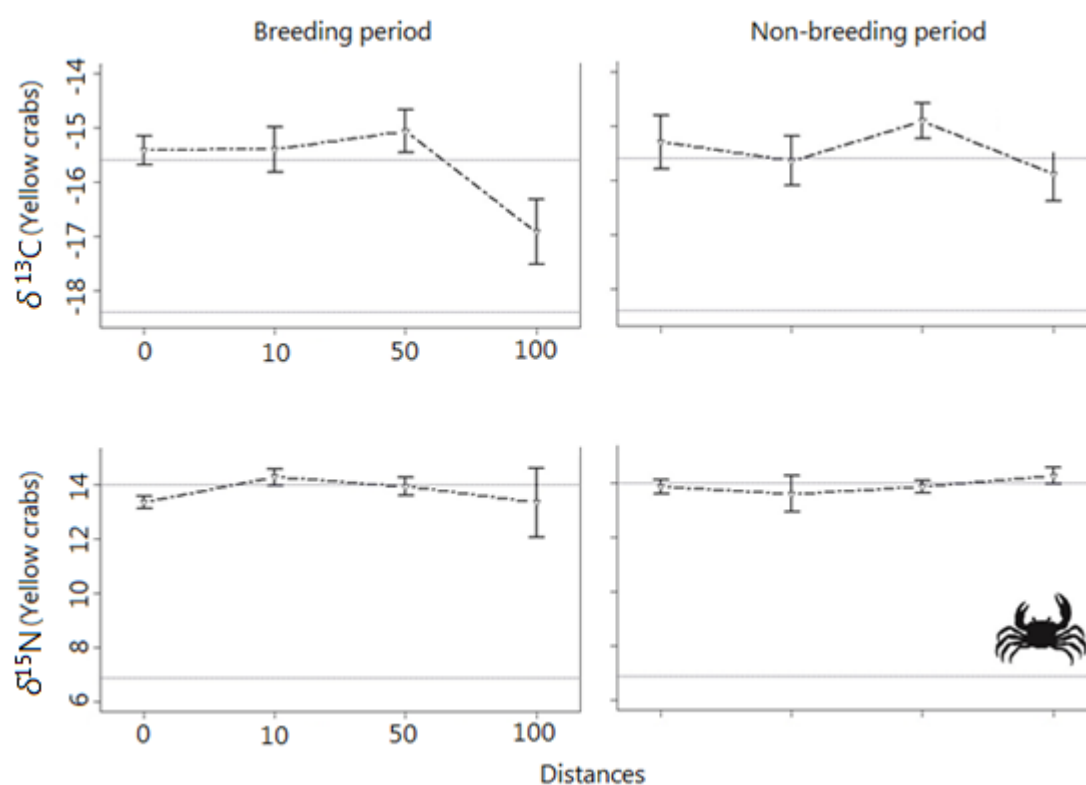


Fig. 4. Isotopic values of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ for crabs during breeding and non-breeding period in different distances from the colony. Continuous and parallel lines represent the maximum and minimum isotopic values of tissues from seabirds used as proxy for marine sources

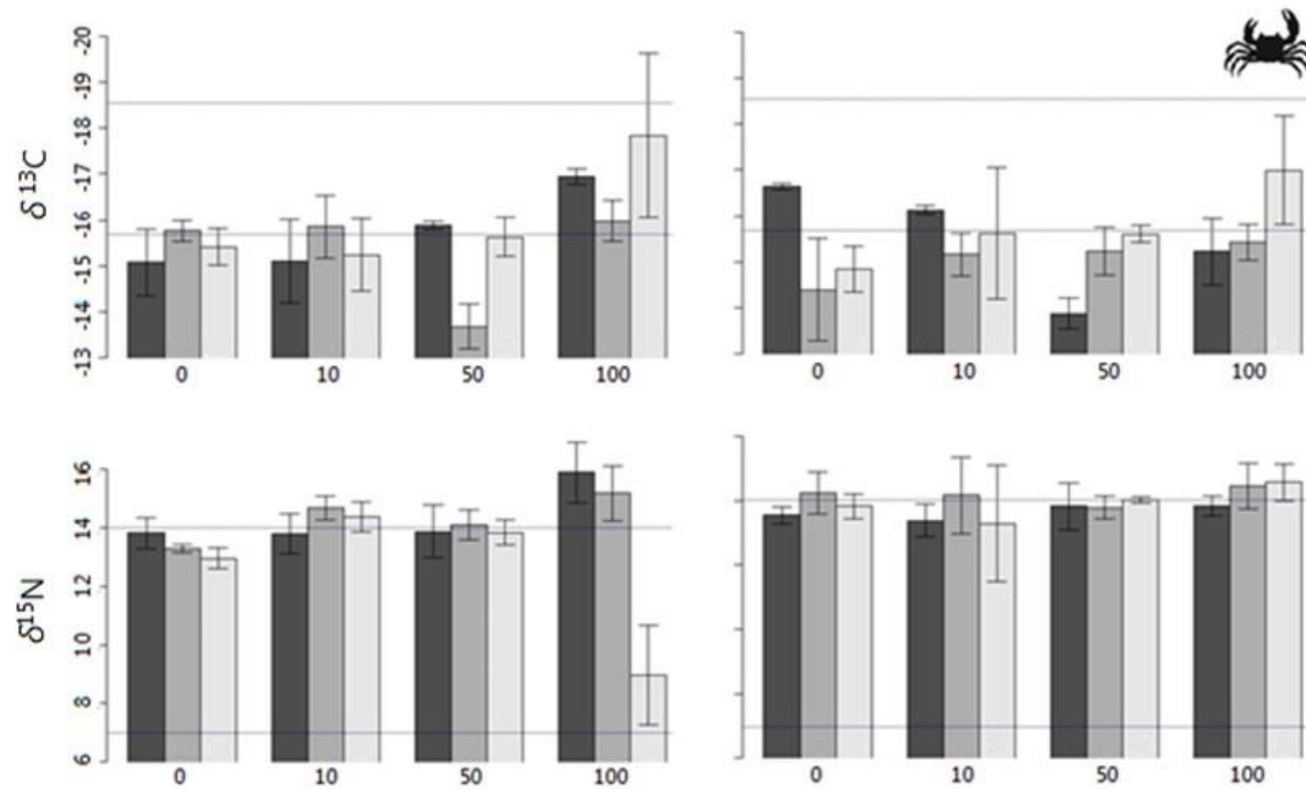


Fig. 5. Isotopic values between different levels of colony represented by topographic sectors on island for the isotopic samples of yellow-crabs. Grey scales, from the darkest to lightest represent sectors above the colony, in the level of colony and below the colony, respectively, with distances from the colony (m).

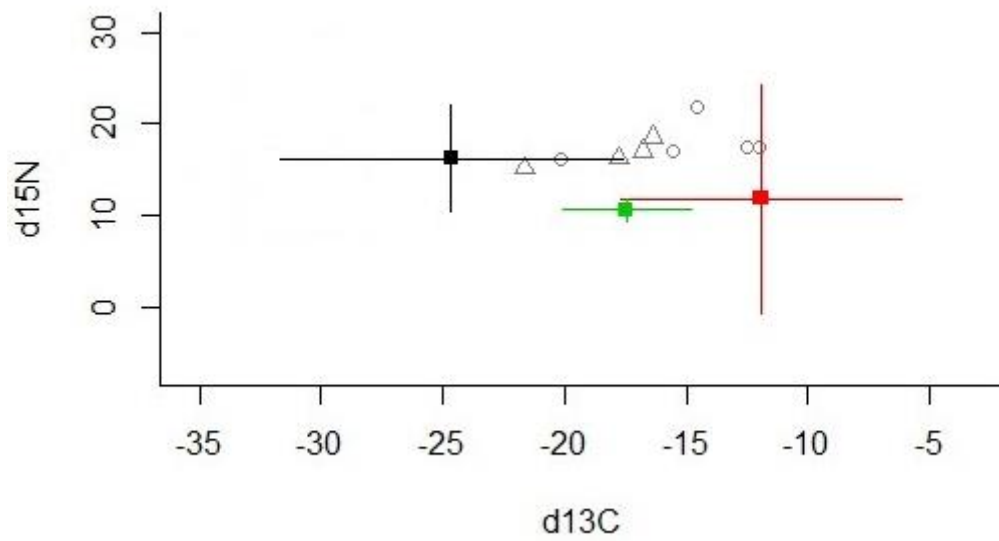


Fig. 6. Bayesian isotope mixing model for ant samples. Circles represent samples during the breeding season, triangles represent samples during non-breeding season. Squares are sources utilized for model (Mean $\pm$ SD). Black square represents C3 plants, red square represents C4 plants and green square represents seabird tissues (bloods and eggs)

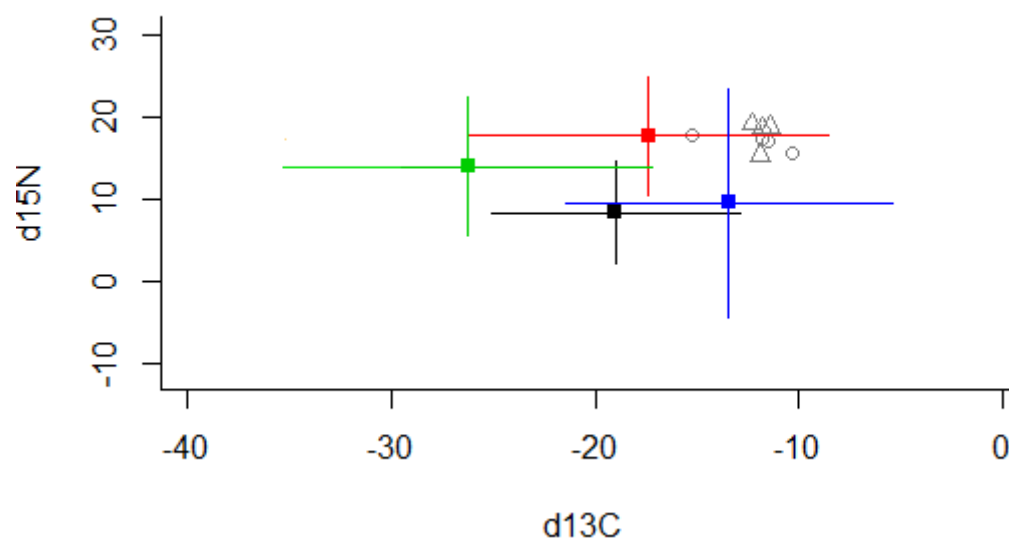


Fig. 7. Bayesian isotope mixing model for spiders. Circles represent samples during breeding season, triangles represent samples during non-breeding season. Squares are sources utilized for model (Mean $\pm$ SD). Black square represents tissues from seabirds. Red square represents ants. Green square represents C3 plants and dark blue represent C4 plants and light blue represents C4 plants

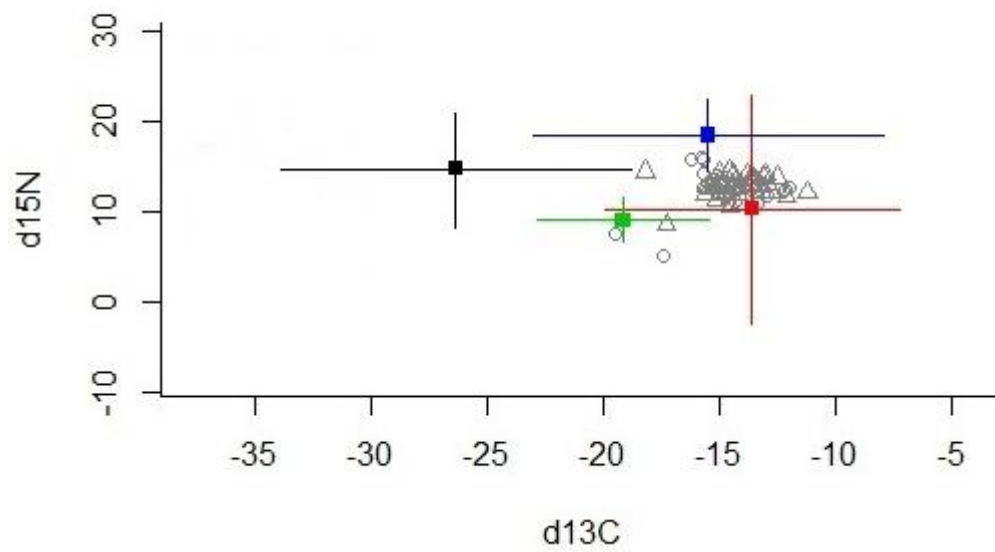


Fig. 8. Bayesian isotope mixing model yellow-crabs. Circles represent samples during breeding season and triangles during non-breeding season. Square represent sources utilized in the model (Mean $\pm$ SD). Black square represent C3 plants, red squares represent C4 plants, green square represent seabird (blood and eggs) and blue square represent invertebrates (ants and spiders)

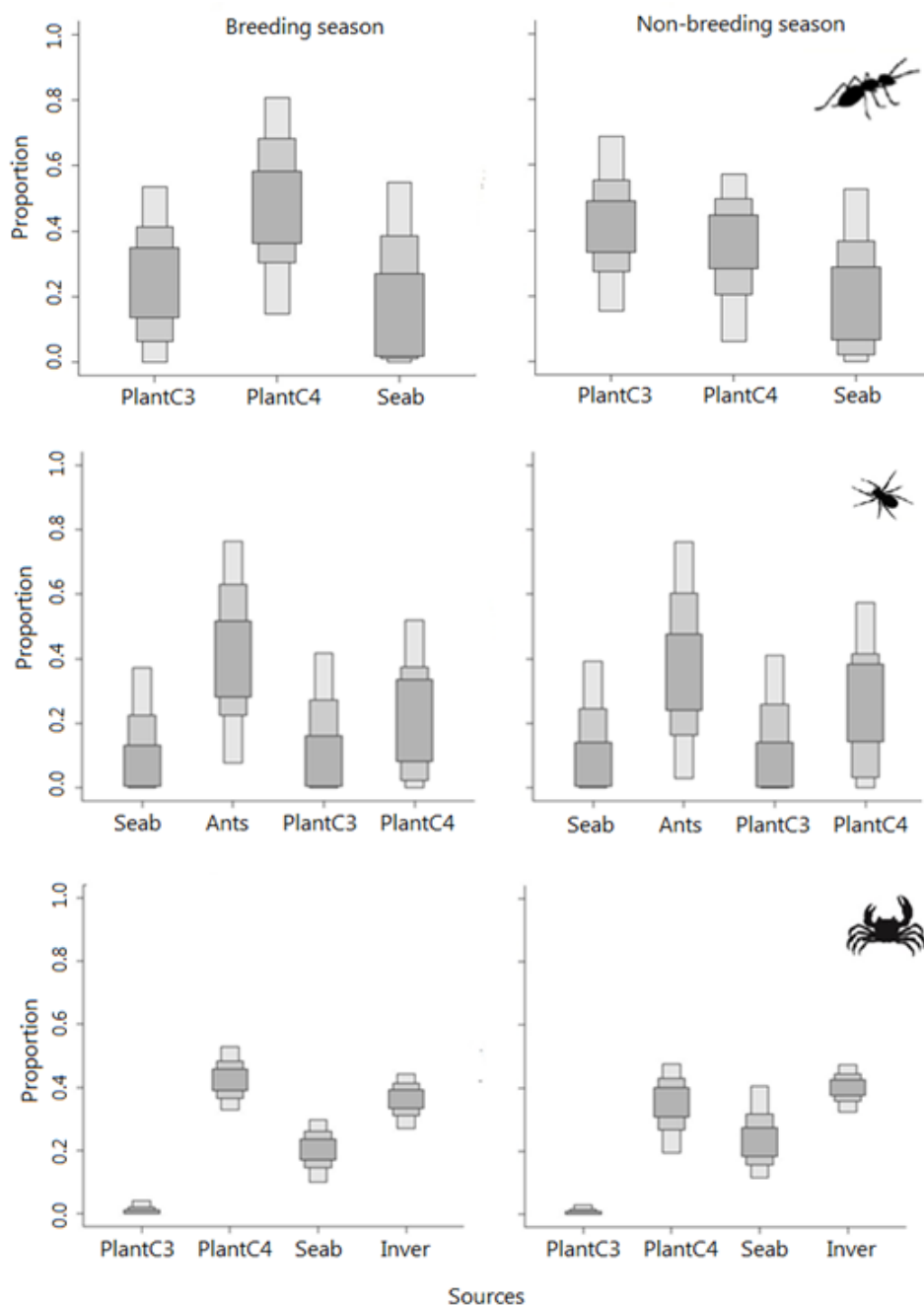


Fig. 9. Proportion of sources for invertebrate tissues (ants, spiders and crabs) on Trindade Island during breeding and non-breeding seasons. Upper graph represent ants (sources: C3 and C4 plants and seabirds (blood + egg), Intermediary graph represent spider mixed model (sources: seabirds (blood + eggs), ants, C3 and C4 plants). Lower graph represent Yellow-crab model (sources: C3 and C4 plants, seabird (blood + eggs) and invertebrates (ants + spiders)