

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

**A ESTRUTURA DO MACROZOOBENTOS
EM UMA PRAIA ARENOSA NO EXTREMO
SUL DO BRASIL: A INFLUÊNCIA DA
MORFODINÂMICA, DE FEIÇÕES
GEOMORFOLÓGICAS E DE EVENTOS
METEOROLÓGICOS**

RAPHAEL MATHIAS PINOTTI

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

Orientador: Dr. Carlos Emílio Bemvenuti

**RIO GRANDE
Agosto de 2014**

AGRADECIMENTOS

À minha família, pelo incentivo e compreensão, fundamentais para a conclusão de mais esta etapa em minha vida científica, incluindo aqui minha segunda mãe: Vera Oliveira.

Ao Dr. Carlos Emílio Bemvenuti, pela grande amizade construída ao longo destes anos, por mais uma inestimável orientação, pelos valiosos ensinamentos e pelas discussões, críticas e sugestões relacionadas à Tese e aos mais variados assuntos.

Aos membros da banca examinadora, Dra. Clarisse Odebrecht (IO - FURG), Dr. Lauro Júlio Calliari (IO - FURG), Dr. Paul Gerhard Kinas (IMEF - FURG) e Dr. Carlos Alberto Borzone (CEM - UFPR), por suas críticas e sugestões.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelo financiamento deste estudo na forma de concessão de bolsa (processo 141132/2010-8).

Ao eterno “Niltão” Araújo de Abreu (*in memoriam*), que mesmo à distância contribuiu para a execução deste trabalho.

Aos amigos Dr. Leonir André Colling, Oc. Diogo Marroni Minasi e Fábio Cavalca Bom pela inestimável ajuda em campo e em laboratório, além das discussões, críticas e sugestões acerca desta Tese e assuntos aleatórios.

Aos motoristas da FURG, a todos que participaram das expedições amostrais ao longo do extremo sul do Brasil e aos integrantes do Laboratório de Ecologia de Invertebrados Bentônicos da FURG.

À MSc. Mariele Lopes de Paiva, pela ajuda e variadas consultorias sobre Hidroquímica.

Aos MSc. Fernando Sobral e Carlos Fujita pelas consultorias em MatLab.

Em especial, à Mariane Lopes de Paiva, por todo o carinho, apoio, incentivo, paciência e (principalmente) compreensão ao longo de todas as etapas desta Tese.

ÍNDICE

RESUMO	1
ABSTRACT	3
INTRODUÇÃO GERAL	5
Referências	9
Capítulo 1: A review on macrobenthic trophic relationships along subtropical sandy shores in southernmost Brazil	14
Abstract.....	15
1. Introduction	16
2. Study area overview	17
2.1. Beach morphodynamics	17
2.2. Coastal occupation & sandy shore threats	17
2.3. Wave climate & weather events	18
3. Macrobenthic compartment.....	19
3.1. Zonation patterns	19
3.2. Beach morphodynamics and macrobenthic assemblages	20
4. Across-shore trophic relationships	22
4.1. Supralittoral zone.....	22
4.2. Mesolittoral zone	24
4.3. Infralittoral (inner and outer surf zones).....	26
5. Summary & conclusions.....	29
6. References	31
7. Figures and tables	40
Capítulo 2: Distribuição horizontal do macrozoobentos ao longo de cúspides praias de pequena escala no extremo sul do Brasil	43
Resumo	44
1. Introdução.....	45
2. Material e métodos	46
2.1. Área de estudo	46
2.2. Amostragem	47
2.3. Caracterização morfodinâmica e abiótica do ambiente praias.....	48
2.4. Procedimentos em laboratório	49
2.5. Análises estatísticas	50
3. Resultados.....	50
3.1. Caracterização ambiental e dos sistemas cúspide/baía.....	50
3.2. Distribuição do macrozoobentos nas áreas controle e de cúspides/baixas	51
4. Discussão	53
5. Conclusões.....	57
6. Referências	59
7. Figuras e tabelas	66
Capítulo 3: Distribuição espaço-temporal de sangradouros e sua influência sobre o macrozoobentos no extremo sul do Brasil	69
Resumo	70
1. Introdução.....	71
2. Material e métodos	73
2.1. Área de estudo	73
2.2. Desenho amostral	74
2.2.1. Variáveis ambientais e caracterização morfodinâmica da praia.....	74
2.2.2. Variáveis ambientais nos sangradouros e áreas controle.....	75

2.3. Processamento do macrozoobentos	76
2.4. Análises estatísticas	77
3. Resultados.....	78
3.1. Caracterização ambiental e morfodinâmica	78
3.2. Pluviosidade e distribuição espaço-temporal dos sangradouros.....	78
3.3. Sangradouros e áreas controle	79
3.3.1. Variáveis ambientais.....	79
3.3.2. Macrozoobentos e demais táxons	80
3.4. Correlações ente variáveis ambientais e biológicas nos sangradouros.....	81
4. Discussão	81
5. Conclusões.....	88
6. Referências	89
7. Figuras e tabelas	96
Capítulo 4: There and back again? Macrobenthic strandings along the subtropical sandy shores of southernmost Brazil	101
Abstract.....	102
1. Introduction	103
2. Materials and methods.....	105
2.1. Study area overview	105
2.2. Sampling.....	106
2.3. Beach characterization and morphodynamics	107
2.4. Sea level changes and weather monitoring.....	108
2.5. Laboratory protocols.....	108
2.6. Statistical analyses.....	109
3. Results	110
3.1. Weather and beach morphodynamics.....	110
3.2. Stranding events	111
3.3. Stranded macrobenthic fauna	112
3.4. Temporal variation of the stranded macrobenthic assemblages.....	114
4. Discussion.....	115
5. Conclusions	124
6. References	125
7. Figures and tables	142
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	151

RESUMO

A influência da morfodinâmica, de feições geomorfológicas e eventos meteorológicos na estrutura da comunidade macrozoobentônica foi investigada ao longo de uma praia arenosa exposta no extremo sul do Brasil (~32°S). As principais relações tróficas e os fluxos de matéria nos diferentes compartimentos biológicos foram revisados, sendo comparada a estrutura das comunidades macrozoobentônicas em regiões de praia com distintos estados morfodinâmicos. Expedições de monitoramento/amostragem foram sazonalmente realizadas – durante quatro semanas consecutivas – na primavera 2010 e no verão, outono e inverno 2011. Amostragens biológicas foram executadas em áreas de cúspides praias, sangradouros e áreas de embancamentos sempre que detectados, sendo posteriormente comparados com áreas controle. Variáveis ambientais foram registradas com o objetivo de caracterizar o ambiente praias, as feições geomorfológicas (cúspides e sangradouros) e as áreas de embancamento. Densas concentrações da diatomácea *Asterionellopsis glacialis* sustentam consumidores até o nível terciário, principalmente *Amarilladesma mactroides*, *Donax hanleyanus* e *Emerita brasiliensis*. Caranguejos, gastrópodes, poliquetas carnívoros, aves e peixes podem estar presentes e ocupam níveis tróficos superiores, dependendo da morfodinâmica praias. A presença de sistemas cúspide/baía foi sazonalmente associada às estações quentes, com predomínio de estados morfodinâmicos intermediários. Bivalves *A. mactroides* e *D. hanleyanus* ocorreram em densas concentrações associadas às baías enquanto elevadas densidades de *E. brasiliensis* e *Excrolana armata* foram associadas às cúspides. A presença de sangradouros foi sazonalmente influenciada pelas taxas de precipitação, mais elevadas nas estações frias. Uma maior concentração de sangradouros foi observada em áreas urbanizadas e de lagoas costeiras/banhados. A precipitação influenciou a vazão dos sangradouros e a salinidade na costa, determinando alterações significativas na composição e estrutura do macrozoobentos. Elevadas densidades de *A. mactroides*, *D. hanleyanus* e *Spio gaucha* foram registradas nas áreas afastadas dos sangradouros (*i.e.*, áreas controle), um padrão também observado para a riqueza de espécies. Situações específicas favoreceram a ocorrência de *S. gaucha*, *E. brasiliensis* e *E. armata* próximo aos sangradouros. Ciclones extratropicais foram mais frequentes durante a primavera e o inverno, quando sistemas frontais foram frequentes. Ventos fortes de SW-E influenciaram no empilhamento de água na costa, independentemente da estação. Quinze táxons macrozoobentônicos foram registrados em dez áreas de embancamentos,

principalmente registrados nas estações quentes. A ação de ventos fortes (SW) em períodos de recrutamento aumenta significativamente o risco de embancamentos. Elevadas perdas em densidade e alterações na composição da comunidade podem afetar o equilíbrio ecológico das associações de macroinvertebrados bentônicos, especialmente na relação entre *A. mactroides* e seus principais competidores, *D. hanleyanus* e *E. brasiliensis*. Podemos concluir que as comunidades macrozoobentônicas que habitam o extremo sul do Brasil são controladas por fatores físicos e interações ecológicas. Os estados morfodinâmicos são capazes de influenciar as relações tróficas e a distribuição horizontal da macrofauna pela presença de cúspides praias. Fenômenos estocásticos (ENSO) e os cenários de mudança climática global também podem influenciar negativamente o macrozoobentos, tanto em função das alterações na distribuição espaço-temporal de sangradouros (influenciando sua vazão e a salinidade na costa), como pela maior frequência e intensidade de embancamentos.

Palavras-chave: praias intermediárias, relações tróficas, cúspides praias, sangradouros, embancamentos.

ABSTRACT

The influence of beach morphodynamics, geomorphological features and extreme weather events upon the structure of the macrobenthic community was investigated along the southernmost Brazilian sandy shores (~32°S). The main trophic relationships and flows of matter through different biological compartments were reviewed and the structure of macrobenthic communities along beaches with distinct morphodynamic states was compared. Monitoring/sampling expeditions were seasonally executed – along four consecutive weeks – in spring 2010, summer, autumn and winter 2011. Biological samplings were performed along beach cusps, washouts and stranding areas whenever detected, being therefore compared with control areas. Environmental variables were registered in order to characterize the beach environment, the geomorphological features (beach cusps and washouts) and the stranding areas. Dense concentrations of the diatom *Asterionellopsis glacialis* sustain consumers up to the tertiary level, mainly *Amarilladesma mactroides*, *Donax hanleyanus* and *Emerita brasiliensis*. Crabs, whelks, carnivorous polychaetes, seabirds and fishes may be present and occupy superior trophic levels based on the beach morphodynamics. The presence of cusp/bay systems was seasonally associated with the warm seasons along intermediate morphodynamic states. Clams *A. mactroides* and *D. hanleyanus* were found in dense concentrations along cusp bays while high densities of *E. brasiliensis* and *Excirolana armata* were associated with cusp horns. The presence of washouts was seasonally influenced by the precipitation rates, which were higher during the cold seasons. A higher concentration of washouts was related to urbanized areas and to coastal lagoons/wetlands. Rainfall rates influenced the washout flows and the salinity values along the coast, causing significant changes in both macrobenthic composition and structure. High densities of *A. mactroides*, *D. hanleyanus* and *S. gaucha* were found in those areas far from the washouts (*i.e.*, the control areas), a pattern also observed for the species richness. Particular circumstances further favored the occurrence of *S. gaucha*, *E. brasiliensis* and *E. armata* near the washouts. Extratropical cyclones were commonly registered during the spring and winter, when frontal systems were also frequent. Strong winds from SW-E influenced a piling-up of water towards the shore regardless of the season. Fifteen macrobenthic *taxa* were recorded in ten different stranding areas mainly related to the warm seasons. The action of strong SW winds during recruitment periods significantly increases the risk of strandings. High density

losses and changes in the community composition affect the ecological equilibrium of the macrobenthic assemblages, especially the relationship between *A. mactroides* and its main competitors *D. hanleyanus* and *E. brasiliensis*. We conclude that macrobenthic communities inhabiting the southernmost Brazilian shores are controlled by physical factors and ecological interactions. Beach morphodynamics influence those trophic relationships and also the horizontal distribution of the macrobenthic fauna by the presence of beach cusps. Stochastic phenomena (ENSO) and the global climate change scenarios may negatively affect the macrobenthic fauna due to alterations in the spatial-temporal distribution of washouts (influencing its flow and salinity along the coast), and due to the increasing frequency and intensity of stranding events.

Key-words: intermediate beach states, trophic relationships, beach cusps, washouts, stranding events.

INTRODUÇÃO GERAL

As linhas de costa ao redor do mundo são dominadas por praias arenosas (McLachlan & Brown, 2006) que podem ser divididas basicamente em reflectivas e dissipativas, embora a maioria seja caracterizada como intermediária e variável entre estes extremos (Wright & Short, 1984; Short, 1996): praias dissipativas (refletivas) têm substratos com sedimento fino (grosso), menor (maior) declividade, maior (menor) período de ondas, elevados (reduzidos) teores de matéria orgânica no substrato e maior (menor) retenção de água no sedimento. Estes ambientes são habitados por associações macrozoobentônicas controladas por fatores físicos (Defeo & McLachlan, 2005), ainda que fatores biológicos também possam influenciar sua dinâmica, principalmente em condições dissipativas (Defeo *et al.*, 2003; McLachlan & Dorvlo, 2005).

Atividades antrópicas operando em distintas escalas espaço-temporais (Defeo *et al.*, 2009) podem alterar os atributos das populações/comunidades macrozoobentônicas (*e.g.*, riqueza, densidade), afetando conseqüentemente as complexas teias alimentares presentes em praias arenosas (McLachlan *et al.*, 1981; Lercari *et al.*, 2010) devido ao papel crítico do macrozoobentos na transferência de energia e na regeneração de nutrientes (Soares *et al.*, 1997; Cisneiros *et al.*, 2011). Estudos recentes têm evidenciado que o número de vias tróficas e a complexidade das cadeias alimentares estão ligados à morfodinâmica, aumentando de ambientes reflectivos para dissipativos (Lercari *et al.*, 2010; Bergamino *et al.*, 2011, 2013). Estudos prévios indicam que as praias arenosas do sul do Brasil estão entre os mais ricos e produtivos ambientes praias do mundo (Gianuca, 1997), mas dados de produção secundária ainda são incipientes, impedindo a construção de modelos de teias alimentares robustas como aqueles observados em outras praias arenosas (McLachlan *et al.*, 1981; Lercari *et al.*, 2010).

As populações macrozoobentônicas que habitam praias arenosas exibem padrões dinâmicos de organização, em distintas escalas espaciais (Defeo & McLachlan, 2005), que resultam de gradientes físicos e modificações no ambiente praias (McLachlan & Hesp, 1984; McLachlan, 1996; Dugan & McLachlan, 1999; Brazeiro, 1999; Veloso & Cardoso, 2001; Lastra *et al.*, 2006; Lercari & Defeo, 2006). Temporalmente, a distribuição do macrozoobentos é influenciada pela variação sazonal do ambiente praias (McLachlan & Jaramillo, 1995; Brazeiro & Defeo, 1996), além da combinação entre fatores bióticos (*e.g.*, interações intra-/interespecíficas) e abióticos (Defeo & de Alava, 1995; Schoeman & Richardson, 2002).

As praias arenosas do extremo sul do Brasil – 220 km que se estendem desde a desembocadura da Lagoa dos Patos até a divisa Brasil/Uruguai – são caracterizadas como expostas (*sensu* McLachlan, 1980) e apresentam trechos com distintos estados morfodinâmicos: (i) características dissipativas imediatamente a sul de 32°S – Praia do Cassino; (ii) características intermediárias-reflectivas ao longo de aproximadamente 40 km de costa (33°20'–33°35'S) – Praia dos Concheiros; e (iii) o litoral restante, com características intermediárias (Calliari & Klein, 1993; Calliari *et al.*, 1996; Pereira *et al.*, 2010). Influenciados pela marcada sazonalidade ambiental (Neves *et al.*, 2008), os padrões verticais (*i.e.*, *across-shore*) de distribuição do macrozoobentos neste litoral já foram evidenciados (Borzzone & Gianuca, 1990; Gianuca, 1997; Neves *et al.*, 2007), mas estudos sobre os padrões horizontais (*i.e.*, *along-shore*) de sua distribuição ainda são incipientes (Neves *et al.*, 2012).

Cúspides praias são feições geomorfológicas de meso-escala (<1–70 m), geralmente associadas a perfis de acresção que ocorrem em uma grande variedade de estados morfodinâmicos, embora sejam mais comuns em regiões com baixa energia de ondas e de substratos com granulometria grossa (Masselink *et al.*, 1997) *i.e.*, ambientes com tendências morfodinâmicas reflectivas (*sensu* Wright & Short, 1984). Densas concentrações de bivalves (filtradores) e crustáceos (suspensívoros/necrófagos) têm sido reportadas nas diferentes áreas que compõem um sistema cúspide/baía (Cubit, 1969; Dillery & Knapp, 1969; Perry 1980, McLachlan & Hesp, 1984; Bowman & Dolan, 1985; Donn *et al.*, 1986; James, 1999; Giménez & Yannicelli, 2000). Neste sentido, cúspides praias podem se configurar como uma importante fonte de variação espacial de pequena escala (*i.e.*, dezenas de metros) na distribuição horizontal do macrozoobentos, além dos gradientes morfodinâmicos (McLachlan & Dorvlo, 2005; Defeo & McLachlan, 2011).

A linha de costa no extremo sul do Brasil se estende continuamente ao longo de 220 km entre a desembocadura da Lagoa dos Patos (32°10'S) e o arroio Chuí (33°45'S, divisa Brasil/Uruguai), as únicas aberturas lagunares e fluviais verificadas neste litoral (Pereira da Silva *et al.*, 2003). Uma significativa fonte de água doce neste ambiente praias ocorre devido à formação e ao desenvolvimento de sangradouros, feições geomorfológicas que promovem um expressivo escoamento de água pluvial para a zona de arrebatção (Pereira da Silva *et al.*, 2003; Figueiredo & Calliari, 2006). De acordo com seu tempo de duração na praia, podem ser classificados como: (i) permanentes, de grande fluxo e registrados ao longo do ano; (ii) intermitentes, presentes sazonalmente; e

(iii) efêmeros, de reduzido fluxo e originados depois de elevados eventos locais de precipitação (Pereira da Silva, 1998). Efluentes de água doce podem impactar negativamente a ecologia de praias arenosas por reduzir as taxas de sobrevivência, crescimento e fecundidade de indivíduos e populações de bivalves (Defeo *et al.*, 1986; Defeo & de Alava, 1995), hipídeos (Lercari & Defeo, 1999), isópodes (Lozoya & Defeo, 2006; Lozoya *et al.*, 2010) e poliquetas (Bergamino *et al.*, 2009), e/ou alterar a diversidade e a estrutura de toda a comunidade macrozoobentônica (Lercari *et al.*, 2002; Lercari & Defeo, 2003, 2006).

A distribuição do macrozoobentos ao longo do perfil praiial, bem como sua variação temporal em relação à linha de água, também podem ser aperiodicamente influenciadas por marés meteorológicas, tempestades e *tsunamis* (McLachlan & Jaramillo, 1995; Brazeiro & Defeo, 1996; Jaramillo *et al.*, 2012). Os regimes sazonais de vento no extremo sul do Brasil (Krusche *et al.*, 2003) são responsáveis por significativas oscilações de curto prazo no nível do mar (Calliari *et al.*, 1998; Tozzi & Calliari, 2000), além da influência de tempestades e ciclones extratropicais (Saraiva *et al.*, 2003; Parise *et al.*, 2009). Drásticas reduções na abundância do macrozoobentos foram atribuídas, neste litoral, a eventos de mortalidade causados pelo aprisionamento de organismos do infralitoral/intermareal em áreas superiores da praia (denominados de “embancamentos”) que geralmente ocorrem por influência de marés meteorológicas associadas a tempestades (Neves *et al.*, 2008). A ocorrência de eventos extremos e a elevação do nível do mar em cenários de mudança climática global (von Storch & Woth, 2008; IPCC, 2012), podem provocar a mortalidade massiva de organismos macrozoobentônicos durante estes eventos de embancamento.

As comunidades macrozoobentônicas que ocorrem no litoral do extremo sul do Brasil encontram-se submetidas às condições ambientais particulares em que se destacam: (i) a presença de uma extensa linha de praia retilínea, influenciada por uma marcada sazonalidade e diferentes estados morfodinâmicos; (ii) a ocorrência de cúspides praiiais, feições geomorfológicas de pequena escala espacial; (iii) a presença de sangradouros, corpos de água doce que diferem em persistência e volume de vazão; e (iv) a ocorrência sazonal de eventos meteorológicos, com diferentes frequências de ocorrência e intensidades.

A presente Tese foi dividida em capítulos, cada qual com sua hipótese e objetivos específicos. O primeiro capítulo teve por objetivo evidenciar as principais relações tróficas e traçar (com base em dados publicados e não publicados) os fluxos de matéria

nos diferentes compartimentos biológicos registrados nas praias arenosas do extremo sul do Brasil.

O capítulo 2 foi orientado pela hipótese de que a presença de cúspides praias determina alterações no padrão de distribuição horizontal do macrozoobentos. Teve por objetivo verificar a ocorrência sazonal de sistemas cúspide/baía, comparando a distribuição espacial da fauna em função da presença destas feições geomorfológicas.

O capítulo 3 foi orientado pela hipótese de que a presença de sangradouros na praia impõe ao macrozoobentos, sazonalmente, uma diminuição de seus atributos (*e.g.*, riqueza, densidade). Teve por objetivo verificar a distribuição espaço-temporal de sangradouros no extremo sul do Brasil e evidenciar os efeitos da descarga de água doce sobre a composição e a estrutura da comunidade macrozoobentônica.

O capítulo 4 foi orientado pela hipótese de que variações sazonais na frequência e intensidade de fenômenos meteorológicos determinam uma significativa mortalidade de diferentes espécies macrozoobentônicas, em suas distintas classes de tamanho. Teve por objetivo caracterizar a ocorrência de embancamentos e quantificar as perdas em riqueza e densidade do macrozoobentos associados a eventos de maré meteorológica, ciclones extratropicais e ventos fortes no extremo sul do Brasil.

Referências

- Bergamino, L.; Muniz, P. & Defeo, O. 2009. Effects of a freshwater canal discharge on polychaete assemblages inhabiting an exposed sandy beach in Uruguay. *Ecol. Indic.* 9: 584-587.
- Bergamino, L.; Lercari, D. & Defeo, O. 2011. Food web structure of sandy beaches: temporal and spatial variation using stable isotope analysis. *Est. Coast. Shelf Sci.* 91(4): 536-543.
- Bergamino, L.; Gómez, J. Barboza, F.R. & Lercari, D. 2013. Major food web properties of two sandy beaches with contrasting morphodynamics, and effects on the stability. *Aquat. Ecol.* 47(3): 253-261.
- Brazeiro, A. 1999. Community patterns in sandy beaches of Chile: richness, composition, distribution and abundance of species. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 72: 93-105.
- Brazeiro, A. & Defeo, O. 1996. Macroinfauna zonation in microtidal sandy beaches: is it possible to identify patterns in such variable environments? *Est. Coast. Shelf Sci.* 42: 523-536.
- Borzone, C.A. & Gianuca, N.M. 1990. A zonação infralitoral em praias arenosas expostas. *Publicações ACIESP.* 71(3): 280-293.
- Bowman, M.L. & Dolan, R. 1985. The relationship of *Emerita talpoida* to beach characteristics. *J. Coast. Res.* 1(2): 151-163.
- Calliari, L.J. & Klein, A.H.F. 1993. Características morfodinâmicas e sedimentológicas das praias oceânicas entre Rio Grande e Chuí, RS. *Pesq. Geocienc.* 20(1): 48-56.
- Calliari, L.J., Klein, A.H.F. & Barros, F.C.R. 1996. Beach differentiation along the Rio Grande do Sul coastline (Southern Brazil). *Rev. Chil. Hist. Nat.* 69: 485-493.
- Calliari, L.J.; Tozzi, H.A.M. & Klein, A.H.F. 1998. Beach morphology and coastline erosion associated with storm surge in Southern Brazil - Rio Grande to Chuí, RS. *An. Acad. Bras. Cienc.* 70(2): 231-247.
- Cisneros, K.O.; Smit, A.J.; Laudien, J. & Schoeman, D.S. 2011. Complex, dynamic combination of physical, chemical and nutritional variables controls spatio-temporal variation of sandy beach community structure. *PloS ONE.* 6(8): e23724.
- Cubit, J. 1969. Behavior and physical factors causing migration and aggregation of the sand crab *Emerita analoga* (Stimpson). *Ecology.* 50(1): 118-123.

- Defeo, O. & de Alava, A. 1995. Effects of human activities on long-term trends in sandy beach populations: the wedge clam *Donax hanleyanus* in Uruguay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 123: 73-82.
- Defeo, O. & McLachlan, A. 2005. Patterns, processes and regulatory mechanisms in sandy beach macrofauna: a multi-scale analysis. *Marine Ecology Progress Series.* 295: 1-20.
- Defeo, O. & McLachlan, A. 2011. Coupling between macrofauna community structure and beach type: a deconstructive meta-analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 433: 29-41.
- Defeo, O.; Layerle, C. & Masello, A. 1986. Spatial and temporal structure of the yellow clam *Mesodesma mactroides* (Deshayes, 1854) in Uruguay. *Med. Amb. (Chile).* 8: 48-57.
- Defeo, O.; Lercari, D. & Gomez, J. 2003. The role of morphodynamics in structuring sandy beach populations and communities: what should be expected? *J. Coast. Res.* 35(SI): 352-362.
- Defeo, O.; McLachlan, A.; Schoeman, D.S.; Schlacher, T.A.; Dugan, J.; Jones, A.; Lastra, M. & Scapini, F. 2009. Threats to sandy beach ecosystems: A review. *Est. Coast. Shelf Sci.* 81: 1-12.
- Dillery, D.G., Knapp, L.V. 1970. Longshore movements of the sand crab, *Emerita analoga* (Decapoda, Hippidae). *Crustaceana.* 18(3): 233-240.
- Donn, J.E.; Clark, D.J.; McLachlan, A. & du Toit, P. 1986. Distribution and abundance of *Donax serra* Röding (Bivalvia: Donacidae) as related to beach morphology. I. Semilunar migrations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 102: 121-131.
- Dugan, J.E. & McLachlan, A. 1999. An assessment of longshore movement in *Donax serra* Röding (Bivalvia: Donacidae) on an exposed sandy beach. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 234: 111-124.
- Figueiredo, S.A. & Calliari, L.J. 2006. Washouts in the central and northern littoral of Rio Grande do Sul state, Brazil: distribution and implications. *J. Coast. Res.* 39(SI): 366-370.
- Gianuca, N.M. 1997. Benthic Beach Invertebrates. In: Seeliger, U., Odebrecht, C. & Castello, J.P. (Eds.). *Subtropical Convergence Environments: the coast and sea in the Southwestern Atlantic.* Berlin: Springer-Verlag. pp. 114-117.
- Giménez, L. & Yannicelli, B. 2000. Longshore patterns of distribution of macroinfauna on a Uruguayan sandy beach: an analysis at different spatial scales and of their potential causes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 199: 111-125.

- Intergovernmental Panel on Climate Change. 2012. Managing the risk of extreme events and disasters to advance climate change adaptation. New York: Cambridge University Press. 582p.
- James, R.J. & Fairweather, P.G. 1996. Spatial variation of intertidal macrofauna on a sandy ocean beach in Australia. *Est. Coast. Shelf Sci.* 43: 81-107.
- Jaramillo, E.; Dugan, J.E.; Hubbard, D.M.; Melnick, D.; Manzano, M.; Duarte, C.; Campos, C. & Sanchez, R. 2012. Ecological implications of extreme events: footprints of the 2010 earthquake along the Chilean Coast. *PLoS ONE*. 7(5): e35348.
- Krusche, N.; Saraiva, J.M.B. & Reboita, M.S. 2003. Normais Climatológicas Provisórias de 1991 a 2000 para Rio Grande, RS. Rio Grande: Editora FURG. 84p.
- Lastra, M.; de La Huz, R.; Sánchez-Mata, A.G.; Rodil, I.F.; Aerts, K.; Beloso, S. & López, J. 2006. Ecology of exposed sandy beaches in northern Spain: environmental factors controlling macrofauna communities. *J. Sea Res.* 55: 128-140.
- Lercari, D. & Defeo, O. 1999. Effects of freshwater discharge in sandy beach populations: the mole crab *Emerita brasiliensis* in Uruguay. *Est. Coast. Shelf Sci.* 49: 457-468.
- Lercari, D. & Defeo, O. 2003. Variation of a sandy beach macrobenthic community along a human-induced environmental gradient. *Est. Coast. Shelf Sci.* 58S: 17-24.
- Lercari, D. & Defeo, O. 2006. Large-scale diversity and abundance trends in sandy beach macrofauna along full gradients of salinity and morphodynamics. *Est. Coast. Shelf Sci.* 68: 27-35.
- Lercari, D. & Defeo, O. 2006. Large-scale diversity and abundance trends in sandy beach macrofauna along full gradients of salinity and morphodynamics. *Est. Coast. Shelf Sci.* 68: 27-35.
- Lercari, D.; Defeo, O. & Celentano, E. 2002. Consequences of a freshwater canal discharge on the benthic community and its habitat on an exposed sandy beach. *Mar. Poll. Bull.* 44: 1397-1404.
- Lercari, D.; Bergamino, L. & Defeo, O. 2010. Trophic models in sandy beaches with contrasting morphodynamics: comparing ecosystem structure and biomass flow. *Ecol. Model.* 221: 2751-2759.
- Lozoya, J.P. & Defeo, O. 2006. Effects of a freshwater canal discharge on an ovoviviparous isopod inhabiting an exposed sandy beach. *Mar. Freshwater Res.* 57: 421-428.

- Lozoya, J.P.; Gómez, J. & Defeo, O. 2010. Modelling large-scale effects of estuarine and morphodynamic gradients on distribution and abundance of the sandy beach isopod *Excirrolana armata*. *Est. Coast. Shelf Sci.* 87: 472-478.
- Masselink, G.; Hegge, B.J. & Pattiaratchi, C.B. 1997. Beach cusp morphodynamics. *Earth Surf. Process. Landf.* 22: 1139-1155.
- McLachlan, A. 1980. The definition of sandy beaches in relation to exposure: a simple rating system. *S. Afric. J. Sci.* 76: 137-138.
- McLachlan, A. 1996. Physical factors in benthic ecology: effects of changing sand particle size on beach fauna. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 131: 205-217.
- McLachlan, A. & Brown, A.C. 2006. *The ecology of sandy shores*. New York: Academic Press. 392p.
- McLachlan, A. & Hesp, D. 1984. Faunal response to morphology and water circulation of a sandy beach with cusp. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 19: 133-144.
- McLachlan, A. & Jaramillo, E. 1995. Zonation on sandy beaches. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 33: 305-335.
- McLachlan, A. & Dorvlo, A. 2005. Global patterns in sandy beach macrobenthic communities. *J. Coast. Res.* 21(4): 674-687.
- McLachlan, A.; Erasmus, T.; Dye, A.H.; Wooldridge, T.; Van der Horst, G.; Rossouw, G.; Lasiak, T.A. & McGwynne, L. 1981. Sand beach energetics: an ecosystem approach towards a high energy interface. *Est. Coast. Shelf Sci.* 13: 11-25.
- Neves, L.P.; Silva, P.S.R. & Bemvenuti, C.E. 2007. Zonation of benthic macrofauna on Cassino beach, southernmost Brazil. *Braz. J. Oceanogr.* 55(4): 293-307.
- Neves, L. P., Silva, P. S. R. & Bemvenuti, C. E. 2008. Temporal variability of benthic macrofauna on Cassino Beach, southernmost Brazil. *Iheringia Zool.* 98: 36-44.
- Neves, L.P.; Silva, P.S.R. & Bemvenuti, C.E. 2012. Distribuição horizontal da macrofauna bentônica na praia do Cassino, extremo sul do Brasil. *Iheringia Zool.* 102(3): 245-253.
- Parise, C.K.; Calliari, L.J. & Krusche, N. 2009. Extreme storm surges in the south of Brazil: atmospheric conditions and shore erosion. *Braz. J. Oceanogr.* 57(3): 175-188.
- Pereira, P.S.; Calliari, L.J. & Barletta, R.C. 2010. Heterogeneity and homogeneity of Southern Brazilian beaches: A morphodynamic and statistical approach. *Cont. Shelf Res.* 30: 270-280.

- Pereira da Silva, R. 1998. Ocorrência, distribuição e características morfodinâmicas dos sangradouros na zona costeira do Rio Grande do Sul: trecho Rio Grande-Chuí, RS. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 146p.
- Pereira da Silva, R.; Calliari, L.J. & Tozzi, H.A.M. 2003. The influence of washouts on the erosive susceptibility of Rio Grande do Sul between Cassino and Chuí beaches, southern Brazil. *J. Coast. Res.* 35(SI): 332-338.
- Perry, D.M. 1980. Factors influencing aggregation patterns in the sand crab *Emerita analoga* (Crustacea: Hippidae). *Oecologia.* 45: 379-384.
- Saraiva, J.M.B.; Bedran, C. & Carneiro, C. 2003. Monitoring of storm surges on Cassino Beach, RS, Brazil. *J. Coast. Res.* 35(SI): 323-331.
- Short, A.D. 1996. The role of wave height, period, slope, tide range and embaymentisation in beach classifications: as review. *Revista Chilena de Historia Natural.* 69: 589-604.
- Schoeman, D.S. & Richardson, A.J. 2002. Investigating biotic and abiotic factors affecting recruitment of an intertidal clam on an exposed sandy beach using a generalized additive model. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 276: 67-81.
- Soares, A.G.; Schlacher, T.A. & McLachlan, A. 1997. Carbon and nitrogen exchange between sandy beach clams (*Donax serra*) and kelp beds in the Benguela coastal upwelling region. *Mar. Biol.* 127: 657-664.
- Tozzi, H.A.M. & Calliari, L.J. 2000. Morfodinâmica da Praia do Cassino, RS. *Pesq. Geociênc.* 27(1): 29-42.
- Veloso, V.G. & Cardoso, R.S. 2001. Effects of morphodynamics on the spatial and temporal variation of macrofauna on three sandy beaches, Rio de Janeiro State, Brazil. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* 81: 369-375.
- von Storch, H. & Woth, K. 2008. Storm surges: perspectives and options. *Sustain. Sci.* 3: 33-43.
- Wright, L.D. & Short, A.D. 1984. Morphodynamic variability of surf zones and beaches: a synthesis. *Mar. Geol.* 56: 93-118.

CAPÍTULO 1

(Manuscrito publicado no periódico *Biota Neotropica*)

A review on macrobenthic trophic relationships along subtropical sandy shores in southernmost Brazil

Raphael Mathias Pinotti^{ab}; Diogo Marroni Minasi^a, Leonir André Colling^a &
Carlos Emílio Bemvenuti^a

a *Macrobenthic Ecology Lab., Institute of Oceanography, Federal University of
Rio Grande - FURG, Rio Grande, Brazil*

b *Postgraduate Program of Biological Oceanography / CNPq Financial Aid*

Abstract

Main trophic relationships that occur along the exposed sandy shores in southernmost Brazil (~33°S) are established taking into account several biological compartments operating at morphodynamically distinct environments. Beaches are predominantly of the intermediate type but some stretches of coastline are truly dissipative (*Cassino Beach*) and tending-to-reflective (*Concheiros Beach*), presenting thus diverse biological compartments and inhabitant macrobenthic assemblages. Dense concentrations of the surf-zone diatom *Asterionellopsis glacialis* are responsible – at least for the intermediate shorelines – for the most year-round primary production, sustaining several consumers up to tertiary level. Among them, bivalves *Amarilladesma mactroides*, *Donax hanleyanus* and the hippid crab *Emerita brasiliensis* can account for more than 95% of all the surf-zone secondary production, in addition to the elevated biomass of the suspension-feeder polychaete *Spio gaucha* and the scavenger isopod *Excirolana armata*. Crabs, whelks, carnivorous polychaetes, seabirds and surf-zone fishes may also be present and occupy superior trophic levels depending on the beach morphodynamics. Based on the high species richness, abundance and the role of macrobenthic fauna in transferring matter and energy to seabirds and the surf-zone fish assemblages, we address this important issue on the Southwestern Atlantic ecology and conclude that conservation efforts should be implemented for the southernmost Brazilian sandy shores, at least for those non urbanized areas.

Keywords: intermediate beach, primary production, secondary consumers.

1. Introduction

Coastlines around the globe are dominated by sandy shores, dynamic environments largely controlled by physical factors like waves, tides, sand grain size and slope (McLachlan & Brown, 2006). Processes and interactions of such factors can result in a wide range of morphodynamic states - from reflective to dissipative - although most beaches are intermediate between these extremes (Short, 1996): reflective beaches are coarse-grained, steep and narrow environments whereas dissipative beaches present fine sediments, flat slopes, large wave periods and extensive surf zones.

Species richness, total abundance and biomass of the macrobenthic fauna along sandy shores tend to increase from reflective to dissipative states (Defeo & McLachlan, 2005, 2011; McLachlan & Dorvlo, 2005). Both *Swash Exclusion Hypothesis* (SEH: McLachlan *et al.*, 1993) and latter the *Habitat Harshness Hypothesis* (HHH: Defeo *et al.*, 2001, 2003) have already predicted such variations in population dynamics and life history traits. The *Habitat Favorability Hypothesis* (HFH) further suggests that benign (*i.e.*, dissipative) environments or sites undisturbed by human activities may significantly favor intraspecific interactions and density-dependent processes (Caddy & Defeo, 2003) being therefore considered more suitable to the inhabiting macrofauna (McLachlan *et al.*, 1995).

Threats to sandy beach ecosystems are amplified by human over-exploitation of resources and population shifts towards the coast (Roberts & Hawkins, 1999), inducing a wide source of stressors ranging from local (*e.g.*, trampling, sewer discharge) to global impacts (*e.g.*, sea-level rise, global warming) acting at multiple spatial-temporal scales (Defeo *et al.*, 2009). Such human-induced threats can significantly endanger the sandy beach macrobenthic fauna and subsequently affect their complex food webs (McLachlan *et al.*, 1981; Lercari *et al.*, 2010) given their critical role in transferring energy and regenerating nutrients (Soares *et al.*, 1997; Cisneiros *et al.*, 2011).

Food webs at sandy environments are mainly based on marine sources like wrack, carrion (Colombini & Chelazzi, 2003; Dugan *et al.*, 2003), microphytobenthos (Delgado, 1989) and surf-zone diatoms (Odebrecht *et al.*, 2013) which support (i) an independent interstitial food web; (ii) a surf-zone microbial loop; and (iii) a macroscopic food web (McLachlan *et al.*, 1981; Heymans & McLachlan, 1996). The knowledge about the food web structure and trophic relationships on sandy shores has

growing with the implementation of stable isotopes (SI) techniques (Colombini *et al.*, 2011) and recent studies have evidenced that the number of trophic pathways and food web complexity are strongly linked to morphodynamics, increasing significantly from reflective to dissipative environments (Lercari *et al.*, 2010; Bergamino *et al.*, 2011, 2013).

Early quali-quantitative studies on both intertidal and surf zones indicated that the sandy beaches from southernmost Brazil are among the richest and highly productive sandy environments (Gianuca, 1997a) but secondary production data are still lacking to build trophic pathways similar to those reported nearby *e.g.*, the Uruguayan coastline (Lercari *et al.*, 2010). This comprehensive review includes both published and unpublished data aiming to evidence the major trophic relationships and empirically trace the flows of matter through the food web compartments along the southern Brazilian sandy shores, serving as background information for further SI research or management of stakeholders.

2. Study area overview

2.1. Beach morphodynamics

Subtropical exposed sandy shores in southernmost Brazil extend along 220 km of a continuous NE-SW coastline between Rio Grande (32°10'S) and Chuí (33°45'S) and present distinct morphodynamic patterns (Calliari *et al.*, 1996; Pereira *et al.*, 2010): (i) immediately south of 32°S, *Cassino Beach* presents fine sandy substrates and dissipative characteristics; (ii) along ~40 km of coastline between 33°20'–33°35'S, *Concheiros Beach* presents bimodal substrates (shell fragments and medium/fine sands) and tending-to-reflective beach states; and (iii) the remaining coastline, presenting extensive beach widths (40–120 m), large swash zones (10–50 m), gentle slopes (1/15–1/100), fine quartz sands (~3.0 phi) and intermediate morphodynamic states with intermediate/moderate low mobility (Fig. 1).

2.2. Coastal occupation & sandy shore threats

The Brazilian southern state of Rio Grande de Sul (RS) has one of the least developed shores in the country and less than 10% of the state population (~11 10⁶

habitants) living along 620 km of an almost continuous coastline: most of developed coastal cities are concentrated in its northern region while just a few balnearios-like-towns are found southwards separated by long and “wild” shore segments (Esteves *et al.*, 2000). The southern urbanized beaches of *Cassino*, *Hermenegildo* and *Barra do Chuí* are moderately used by local habitants and fishermen the year-round but heavily frequented by tourists between late austral spring and early autumn (December-April) (Fig. 2).

Despite the relatively low human occupation, several human-induced threats have exponentially endanger the macrobenthic fauna along this coastal area: artisanal overfishing, mainly over the ghost shrimp *Sergio mirim* and the yellow clam *Amarilladesma* (= *Mesodesma*) *mactroides*; grooming and tourist trampling during the summer months; heavy traffic of vehicles including regular cars, ORVs and heavy trucks; inland freshwater discharge from agricultural and ranching activities; silviculture of exotic trees like *Pinus* sp.; intense harbor activities and dredge operations within the nearby Patos Lagoon estuary, increasing respectively the risk of biological invasions and mud depositions on *Cassino Beach*; and offshore oil-drilling operations to be implemented in the near future.

In addition, the sea-level rise due to global warming and the risk of macrobenthic strandings due to extreme weather events can potentially increase the list of local threats. Exotic macrobenthic species were not reported yet in the Southwestern Atlantic sandy shores but this may reflect a poor sampling coverage rather than lack of biological invasions (Orensanz *et al.*, 2002; Defeo *et al.*, 2009).

2.3. Wave climate & weather events

The southern Brazilian beaches are exposed to moderate/strong wave action (H_b : 0.5–5.5 m; T : 6–18 s) under the influence of mixed-diurnal microtides (<1 m; annual average ~ 0.5 m) and thus classified as wave-dominated ($RTR < 3$; *sensu* Masselink & Short, 1993).

Wave climate can be divided into three major groups (Tomazelli & Villwock, 1992; Figueiredo, 2013): (i) swell waves of high amplitude and long period (mainly from S–SE); (ii) sea waves of short period (mainly from NE–E); and (iii) rare storm waves of high energy generally associated to extratropical cyclones and storm surges. A bi-seasonal behavior is found superimposed on those overall morphodynamic patterns

owing to the wave climate (Calliari & Klein, 1993): spring/summer accretion profiles (low swell) versus autumn/winter erosive profiles (storm waves).

Extreme weather events such as storm surges and waves associated or not to cyclogenesis (Parise *et al.*, 2009) are responsible for significant beach erosion rates ($40\text{--}63\text{ m}^3\text{ m}^{-1}$) and dune field retractions (up to $\sim 5\text{ m}$), raising temporally the sea-level to the base of dunes ($>2.0\text{ m}$) especially when associated to spring tides (Calliari *et al.*, 1998; Barletta & Calliari, 2003; Tabajara *et al.*, 2004). The wind regime over the region (Krusche *et al.*, 2003) presents predominance of NE winds during the spring/summer seasons (October–March) and strong southerly winds during the autumn/winter seasons (April–September). The rainfall regime is highly influenced by frontal systems and cyclogenesis (Rao & Hada, 1990; Diaz *et al.*, 1998) and positively improved by ENSO-*El Niño* phenomena (Grimm *et al.*, 1998).

3. Macrobenthic compartment

3.1. Zonation patterns

The vertical distribution of the macrobenthic fauna along the southern Brazilian coast follows a typical zonation pattern (Borzzone & Gianuca, 1990; Gianuca, 1997a): foredunes, as the terrestrial/marine interface; supralittoral zone (or supratidal), dry-sand areas only inundated during extreme weather events (*e.g.*, storm surge/waves); mesolittoral zone (or intertidal) including here the swash zone, frequently inundated by regular tides; and the infralittoral (or surf zone), divided into the inner surf zone (from the lower swash towards the 2 m isobath) and the outer surf zone (2–10 m isobaths).

Macrobenthic zonation may change according to the type of beach as the number of zones increase from reflective to dissipative states (Defeo *et al.*, 1992; Jaramillo *et al.*, 1993). Nevertheless, temporal fluctuations may difficult the recognition of such zonation schemes – especially along microtidal shores – given the unpredictable tidal movements and the seasonal distribution of species across the beach profile (Brazeiro & Defeo, 1996).

Along the intermediate sandy shores of southernmost Brazil, macrobenthic zonation was characterized as very dynamic through seasons despite the general 3-zone pattern (Neves *et al.*, 2007): (i) supralittoral, occupied by burrows of the ghost crab *Ocypode quadrata*; (ii) upper mesolittoral, inhabited by the polychaete *Thoracophelia*

furcifera (= *Euzonus furciferus*) and the isopod *Exciorolana armata*; and (iii) a large lower zone including the lower mesolittoral and the inner surf zone, which was characterized by the intertidal migrants *Amarilladesma mactroides* and *Donax hanleyanus* in addition to several infralittoral species.

3.2. Beach morphodynamics and macrobenthic assemblages

The beach and surf zone of intermediate and dissipative coastlines may be characterized as a single semi-closed and self-sustaining ecosystem (*sensu* McLachlan, 1980) in which the relative importance of each food web component may differ significantly between the extremes of a morphodynamic continuum (McLachlan & Brown, 2006): whereas beaches with little or no surf zone (*i.e.*, reflectives) are nutrient sinking environments with low *in situ* primary production, beaches with extensive surf zones (*i.e.*, intermediate/dissipatives) are highly productive environments driven by an intense phytoplanktonic primary production. As a consequence, components of nekton, benthos, plankton and microbial communities tend to increase diversity and biomass along these latter habitats (McLachlan & Brown, 2006).

The extensive southern Brazilian coast is predominantly of the intermediate type and presents high microalgae biomass mainly granted by accumulations of the surf-zone diatom *Asterionellopsis glacialis* (Castracane) Round throughout the year (Odebrecht *et al.*, 2010, 2013). During high *A. glacialis* concentrations (10^7 – 10^9 cells L⁻¹), high primary production rates (6.4 mg C L⁻¹ h⁻¹) and chlorophyll *a* values (up to 4.7 mg L⁻¹) can be registered (Odebrecht *et al.*, 1995, Rörig & Garcia, 2003). A decoupling mechanism between this surf-zone diatom and bacteria communities was also observed at *Cassino Beach* but, at least for this southern shore, the microbial loop is neither recycling nutrients nor serving as food source for other organisms in the food web (Abreu *et al.*, 2003).

The primary producers within the surf zone constitute an important food source for intertidal species such as bivalves *Amarilladesma mactroides* and *Donax hanleyanus* (both filter-feeders), hippid crabs *Emerita brasiliensis* (suspension-feeder) and even other filter-feeding bivalves like *Amiantis purpurata*, *Tivela* spp. and *Mactra isabelleana* in the outer surf zone (Garcia & Gianuca, 1997). Across the beach profile, accumulated annual production (ash-free dry weight; AFDW) of *A. mactroides* (3,251 g m⁻¹), *E. brasiliensis* (499 g m⁻¹) and *D. hanleyanus* (55 g m⁻¹) accounted for more than

95% of all the surf-zone secondary production (Gianuca, 1983, 1997a), in addition to the biomass of the suspension-feeder polychaete *Spio* (= *Scolecopsis*) *gaucha* (35 g m⁻²) and the scavenger isopod *Excirrolana armata* (8 g m⁻²) (Gianuca, 1997a; Santos, 1994). Ultimately, such species may transfer substantial portions of organic matter to secondary consumers, which are finally preyed by intermediate/top predators such as resident and migratory birds (Vooren & Chiaradia, 1990; Vooren, 1997), supralittoral and infralittoral crabs (Wolcott, 1978; Leber, 1982) and also fish assemblages (Du Preez *et al.*, 1990; Capítoli *et al.* 1994).

Besides the large predominance of intermediate beach states and the inhabiting macrobenthic assemblages, a singular stretch of dissipative coast is found northwards the *Cassino Beach*, near the Rio Grande western jetty (Calliari & Klein, 1993), presenting “almost endemic” macrobenthic species like *Sergio mirim*, the only ghost shrimp (Thalassinidea: Callianassidae) reported for these sandy shores (Pezzuto, 1998). Burrows of *S. mirim* can be found in relative high density across the dissipative lower intertidal/shallow infralittoral zones – especially during low tides – providing shelter and resources to crabs *Austinixa* (= *Pinnixa*) *patagoniensis* and several other symbiotic species (Gianuca, 1997a; Alves & Pezzuto, 1998). Exhibiting a (direct) deposit-feeding behavior, *S. mirim* storages organic matter within its burrow for later consumption on this enriched substrate (Coelho & Rodrigues, 2001). Local fishermen have conducted an increasing catch of ghost shrimps as bait especially during the summer and thus should be managed to avoid overfishing (Pezzuto, 1998). Other macrobenthic species inhabiting this dissipative shoreline have already experiencing declines in terms of density and biomass due to human-induced threats, given the proximity to the *Cassino* urbanized area (Queiroz, 2008; Viana, 2008; Girão, 2009).

Lowest diversity, density and biomass of macrobenthic fauna are associated to that intermediate-to-reflective portion of the southern Brazilian coast – the *Concheiros Beach*, near the *Balneário Hermenegildo* – a pattern also found southwards for intermediate and truly reflective beaches in the Uruguayan coast *e.g.*, Arachania and Manantiales (Defeo *et al.*, 1992; Lercari *et al.*, 2010). A snapshot survey conducted at *Concheiros Beach* reported that macrobenthic zonation was not clear and that macrobenthic richness (five species only) and biomass were both low when compared to the surrounding shores, given the high concentration of shell debris within the substrate: bivalves *Donax hanleyanus* (up to 43 g m⁻²), hippid crabs *Emerita brasiliensis* (11 g m⁻²), carnivorous polychaetes *Hemipodia californiensis* (= *Hemipodus olivieri*)

(0.2 g m⁻²) and isopods *Excirolana braziliensis* (0.5 g m⁻²) and *E. armata* (0.08 g m⁻²) (Barros *et al.*, 1994). Recent seasonal and interannual surveys have significantly increased this short list of species: more than 21 macrobenthic *taxa* were so far identified for *Concheiros Beach* including polychaetes, flatworms, molluscs, nemerteans and crustaceans across the swash zone (Minasi, 2013) whereas 28–75 burrows of ghost crabs *Ocypode quadrata* (1–4 mm to 13–16 mm) were seasonally registered within the upper mesolittoral/supralittoral zones (Brauer, 2013).

Comparing the ecosystem structure and trophic networks of two sandy beaches with contrasting morphodynamics, significant differences were reported concerning the number of biological compartments operating at dissipative (20) and reflective beaches (9), with the former presenting a higher number of top predators and superior trophic levels (Lercari *et al.*, 2010). In southernmost Brazil such dissimilarities between intermediate and reflective sandy environments become evident, based on qualitative records, stomach content analyzes, field samplings and laboratory experiments (Tab. 1). Higher species richness at intermediate shores coincided with distinct composition and number of biological compartments when compared to reflective shores; nevertheless, such difference may be biased by the fewer studies conducted along these latter environments.

4. Across-shore trophic relationships

Based on this comprehensive compilation of data (Tab. 1), major trophic relationships are highlighted and across-shore described taking into account the biological compartments of producers, macrobenthic fauna, seabirds and surf-zone fishes present at the intermediate shores in southernmost Brazil (Fig. 3), as follows:

4.1. Supralittoral zone

By the action of strong SW winds, due to storm events or after the passage of frontal systems, vegetal detritus and high phytoplankton concentrations are both carried to the upper-shore forming extensive deposits of organic matter along the beach. Dense accumulations of the surf-zone diatom *Asterionellopsis glacialis* generally form dark-brown patches at the meso/supralittoral (Odebrecht *et al.*, 2013), representing an important food source for terrestrial coleopterans (*Bledius* spp.) and the talitrid

amphipod *Atlantorchestoidea brasiliensis*, a scavenger/detritivorous species (Gianuca, 1983). The abundant presence of the rove beetle *Bledius bonariensis* (2,350 ind. m⁻²) and the tiger beetle *Cicindela conspersa* may attract coleopteran predators like the ground beetle *Tetragonoderus variegatus*, being all ultimately preyed by resident birds like the collared plover *Charadrius collaris* and the pipit *Anthus correndera* (Garcia & Gianuca, 1997).

The supralittoral zone of exposed sandy beaches are typically inhabited by several species of insects, amphipods, isopods and crabs of the genus *Ocypode*, this latter worldwide distributed in tropical and subtropical sandy shores (McLachlan & Brown, 2006). The ghost crab *Ocypode quadrata* presents a generalist feeding behavior and actively moves from the supralittoral down to the upper swash zone during low tides to prey on live intertidal migrants (*e.g.*, *Donax* and *Emerita* species), flesh of large dead animals (*e.g.*, fish) or even deposited phytoplankton from the substrate (Wolcott, 1978; Leber, 1982; Robertson & Pfeiffer, 1982; Trott, 1999).

Ocypode quadrata excavates burrows across the mesolittoral (juveniles) and supralittoral zones (adults) of southern Brazil (Alberto & Fontoura, 1999; Girão, 2009) and scavenges macrobenthic strandings after storm surge events, when *Amarilladesma mactroides* and *Donax hanleyanus* empty shells and *Emerita brasiliensis* debris are registered around large burrows of the ghost crab (*pers. obs.*). Macrobenthic strandings result from the passive transport of several intertidal/infralittoral species to the upper parts of the beach due to strong hydrodynamics and SW winds, determining massive mortality due to their trapping in the dry sand and dying by desiccation, starvation, predation or human-induced factors (Neves *et al.*, 2008; Pinheiro, 2013; Pinotti & Bemvenuti *in prep.*).

Nocturnal activities of *Ocypode quadrata* are commonly reported for populations inhabiting the southern coast of Rio Grande do Sul state, even under favorable daytime temperatures *e.g.*, 25 °C (Alberto & Fontoura, 1999). Along Moçambique Beach (Florianópolis, SC, Brazil) such night-time behavior was considered an important strategy to keep away from diurnal predators like seagulls and falconid species (Blankensteyn, 2006). Avoid daylight exposure may decrease predation rates over *O. quadrata* if taken into account the high diversity and abundance of predatory birds foraging alone or in flocks during the day along the southern Brazilian shores (Vooren & Chiaradia, 1990). On the other hand, such behavior does not prevent the nocturnal predation of other animals like the burrowing owl *Athene cunicularia* and

the skunk *Conepathus chinga*, both inland predators alternatively feeding on this crab (Gianuca, 1997b).

Other inland top predators found over the entire beach all year round are seagulls (*Larus dominicanus* and *Chroicocephalus maculipennis*) and hawks (*Milvago chimango* and *Caracara plancus*) which also feed on stranded debris, wind-blown insects and discards of coastal fishery (Vooren, 1997).

4.2. Mesolittoral zone

The shore exposure to strong winds from S–SW quadrants (mainly through the cold seasons) determine an abundant availability of food sources (suspended/deposited) to the inhabiting intertidal macrofauna, mostly granted by high concentrations of the surf-zone diatom *Asterionellopsis glacialis* (Garcia & Gianuca, 1997).

The infaunal polychaete *Thoracophelia furcifera* is commonly registered along the upper/mid-intertidal zones from sandy beaches of southern Brazil and northern Uruguay, from the surface up to 20 cm deep (Neves *et al.*, 2007; Defeo *et al.*, 1992, Brazeiro & Defeo, 1996). This small Opheliidae (<2 cm long; ~3 mm wide), usually classified as a deposit-feeder (Fauchald & Jumars, 1979), may utilize that organic matter derived from *A. glacialis* deposits within the substrate whilst exploiting bacteria and other microbes as carbon source (Kemp, 1986). Under severe insolation and consequent drying of the sand surface, elevated concentrations of *T. furcifera* are found deeper in the substrate; conversely, when the water table is high and the sand is wet, higher polychaete densities are found near the surface (Viana, 2008), occasion in which *T. furcifera* and abundant intertidal migrants may constitute significant food sources for the northern migrant sandpipers *Calidris* spp. (Vooren & Chiaradia, 1990; Vooren, 1997).

The scavenger isopod *Excirolana armata* is generally characterized as a primary consumer exposed to high predation pressure (Lercari *et al.*, 2010). Inhabiting the intermediate to lower intertidal, *E. armata* swims and burrows faster than other Cirolanid found in upper levels – *Excirolana braziliensis* – but both are capable of actively pursuit prey and search for carrion under a wide range of swash currents (Yannicelli *et al.*, 2002). Several macrobenthic species and even large dead organisms (*e.g.*, fishes, birds) are voraciously consumed by hundreds of *Excirolana* isopods which literally swarm the carcasses while feeding (*pers. obs.*), thus accelerating the recycling

of organic matter (McLachlan & Brown, 2006). During the summer months, dense flocks of sandpipers *Calidris canutus*, *C. fuscicollis* and *C. alba* can be found foraging on *E. armata* isopods within the upper swash zone, on slightly submerged substrates or even on dry sand (Vooren, 1997).

Probing the substrate with their fine bills and localizing the prey through touch and taste (an even visually), *Calidris* sandpipers also adopt this forage strategy to efficiently prey on *Amarilladesma mactroides* (recruits to juveniles), *Donax hanleyanus* and *Emerita brasiliensis* (Vooren & Chiaradia, 1990; Vooren, 1997). Such intertidal migrants may achieve high densities across the beach profile especially during recruitment peaks, between late spring and early autumn (Neves *et al.*, 2007). The above species and *E. armata* are also significantly preyed in a solitary manner by charadriid plovers *Charadrius falklandicus* (southern migrant), *C. collaris* (resident species), *Pluvialis dominica* and *P. squatarola* (both northern migrants), which search their prey exclusively by visual means at the upper swash zone and to a lesser extent on slightly submerged sands (Vooren, 1997). As a result, intertidal migrants can account for 90% of the stomach content of sandpipers and plovers by the end of summer (Garcia & Gianuca, 1997).

Omnivorous-detritivorous amphipods like *Bathyporeiapus bisetosus* and *B. ruffoi* (Exoedicerotidae), *Phoxocephalopsis zimmeri* and *Puelche orensanzi* (Phoxocephalopsidae) and also Platyschnopidae species utilize part of primary (or even secondary) production for nourishment along the swash zone, where suspended/deposited diatoms and detritus are important food sources (Escofet, 1973; Lercari *et al.*, 2010). Linking the primary production to higher trophic levels, such amphipod species may be characterized as potential food items in the diet of those migrant/resident sandpipers and plovers, given the macrobenthic distribution across the beach profile and the shorebird feeding strategies (Vooren, 1997; Neves *et al.*, 2007).

Endemic in southern Brazil, Uruguay and northern Argentina exposed sandy beaches, the polychaete *Spio gaucha* is commonly found across the entire mesolittoral zone, reaching elevated mean annual biomass (up to 31 g AFDW m⁻¹) and production (up to 113 g AFDW m⁻¹ year⁻¹) due to extremely high densities (up to 100,000 ind. m⁻²), especially during spring and early summer (Santos, 1991, 1994). Such infaunal species constructs a weak cohesive tube within the first 20 cm of sand, exhibiting a suspension-feeding behavior near the substrate surface (Santos, 1991). Indeed, *Scolecopsis* sp. feed predominantly on suspended particles within the intertidal zone but may

opportunistically change to a deposit-feeding strategy under still environmental conditions (Pardo & Amaral, 2004). Regardless the feeding behavior, *S. gaucha* may utilize that abundant offer of suspended and/or deposited diatoms (mainly *Asterionellopsis glacialis*) for nourishment, linking such primary production to higher trophic levels and thus playing an important role in sandy beach ecosystem functioning (Speybroeck *et al.*, 2007).

Sandpipers and plovers are shorebirds with short bills well adapted to prey on small macrobenthic fauna living shallowly nearby the substrate surface (Santos, 1991; Vooren, 1997). On the other hand, the shape and size of the bill and the specialized searching behavior of the American oystercatcher *Haematopus palliatus* allow the species to feed preferentially on large yellow clams *Amarilladesma mactroides* (Vooren & Chiaradia, 1990). This intertidal migrant exhibits a shallow behavior within the first cm layers during early stages of development, but reaches 15–40 cm deep in the sediment when adult (>50 mm) using the strong foot to dig and anchor (Narchi, 1981; Penchaszadeh, 2004). Buried across the swash zone at depths around 5 cm, large clams are available neither to other birds (*e.g.*, sandpipers, plovers) nor to marine predators (*e.g.*, fish assemblages) except when emerging to migrate with tides; then, they are also preyed by the resident seagulls *Larus dominicanus* (Vooren, 1997). Dense beds of *A. mactroides* (2–6 10^3 ind. m^{-2}) are broadly found across the swash zone especially between late spring and early autumn (Neves *et al.*, 2007) when they are heavily preyed, reinforcing that import link of trophic transference between macrobenthic species and bird compartments (Garcia & Gianuca, 1997).

4.3. Infralittoral (inner and outer surf zones)

Under the influence of regular wave action and strong currents, the inner surf zone of southernmost Brazil is characterized as a turbulent environment, in which the frequent winter storms further increase such stressful hydrodynamics (Gianuca, 1997). During extremely low tides, sandpipers and plovers may alternatively feed on *Donax gemmula* (highly abundant), isopods *Chiriscus giambiagiae* and *Macrochiridothea liliana*, and also on polychaetes *Sigalion cirrifer*, *Hemipodia californiensis* and *Nephtys simoni*, given their frequency and abundance within the interface lower swash zone/inner surf zone (Gianuca, 1997). The infaunal polychaetes do not reach those high densities of the intertidal *Spio gaucha* but attain a much larger body size and

consequently higher biomass per individual (*pers. obs.*), preying actively on the meiofauna (*e.g.*, nemerteans, ostracods, harpacticoid copepods) or ingesting post-settled recruits of the macrofauna (*e.g.*, bivalves, polychaetes, crustaceans) specially during recruitment peaks (Neves *et al.*, 2007).

Several marine decapods, whelks and juvenile fishes from the surf zone are generally reported moving into the lower mesolittoral during high tides, promoting significant predation excursions (Garcia & Gianuca, 1997). The speckled swimming crab *Arenaeus cribrarius* is a voracious predator, being frequently registered across the swash zone searching for living prey (*e.g.*, bivalves, gastropods and other invertebrates) or meat in decomposition. Both juveniles and adults of *A. cribrarius* display a generalist carnivorous behavior in which prey are selected according to the capture capacity and swimming ability of different size classes (Warner, 1977). Intertidal migrant species like *Amarilladesma mactroides* (recruits to juveniles), *Donax hanleyanus* and *Emerita brasiliensis* are recognized as important food sources for *A. cribrarius* given their abundance near the substrate surface as shallow filter-/suspension-feeders, a predation-prey relationship also reported elsewhere (Leber, 1982). Furthermore, we can not disregard the inner surf zone polychaetes *Sigalion cirrifer*, *Hemipodia californiensis* and *Nephtys simoni* as recurrent food sources in the swimming crab diet given the high burrowing capacity of portunid crabs (Warner, 1977).

Surf zone whelks like *Buccinanops duartei* and *Olivancillaria auricularia* (0–5 m depth), *B. monilifer* and *O. urceus* (5–8 m) are either predators or scavengers frequently registered in predatory excursions across the swash zone/inner surf zone (Borzone & Gianuca, 1990, Garcia & Gianuca, 1997), expanding their large foot muscle to burrow the sand (anchoring) or efficiently ride the swash waves (surfing) up and down the beach (Penchaszadeh, 2004). Employing an accurate chemical perception to detect debris of dead animals or living prey, *Buccinanops* species take advantage of their strong foot to capture food sources, including young/small *Donax hanleyanus* and *Emerita brasiliensis* (Rios, 2009). Similar displacement and hunt strategies are also exhibited by *Olivancillaria* species when preying over small clams, especially *D. hanleyanus* and juveniles of *Amarilladesma mactroides* (Penchaszadeh, 2004).

The ichthyofauna is usually dominated by benthic feeders moving into shallow waters to feed on benthos and alternatively on zooplankton, being therefore characterized as higher predators (Lasiak & McLachlan, 1987; Du Preez *et al.*, 1990). The zooplankton community in southernmost Brazil is broadly dominated by mysids

(highly abundant) and copepods (more diverse) in addition to several meroplanktonic larvae, accounting for a high biomass within the surf zone (up to $8 \times 10^3 \text{ mg C m}^{-3}$; Bersano, 1994). Such elevated zooplankton biomass is likely to exert a significant grazing pressure over the phytoplankton community.

The shallow depth in the inner surf zone generally limits the access of large fishes whilst may provide an important nursery area for juveniles (Lasiak, 1981). Along the southern Brazilian coast, Monteiro-Neto *et al.* (2003) reported 43 fish species across this shallow zone (0–1.2 m), with juveniles ranging between 15–150 mm of total length. A more recent study within this zone also revealed a significant differentiation between resident and seasonal species (Lima & Vieira, 2009). Among some of those surf zone inhabitants, juveniles of pampo *Trachinotus marginatus* do not feed on macrobenthic fauna whilst the silverside *Odonthestes argentinensis* alters the main food source from diatoms to zooplankton during its development (Bemvenuti, 1990). The mullets *Mugil platanus* and *M. gaimardianus* ingest zooplankton and deposited material over the substrate while offshore, including the surf-zone diatom *Asterionellopsis glacialis* (Vieira, 1991; Garcia & Gianuca, 1997).

The vertical distribution of the macrobenthic fauna across the southern Brazilian surf zone is a function of depth, where 126 species form three distinct assemblages (Borzzone & Gianuca, 1990): a shallow assemblage (2–5 m of depth), characterized by whelks *Olivancillaria auricularia* and *Buccinanops duartei*, bivalves *Corbula* sp. and *Donax gemmula*, polychaetes *Sigalion cirrifer* and *Diopatra viridis*, the isopod *Macrochiridothea lilianae* and the sand dollar *Mellita quinquiesperforata*; an intermediate assemblage (5–8 m) with shared composition and thus higher diversity; and a deeper assemblage (8–10 m) dominated by abundant polychaetes *Kinbergonuphis difficilis* and *Paraprionospio pinnata*, bivalves *Mactra isabelleana* and *Tellina* spp., the gastropod *Duplicaria gemmulata* and the polychaetes *Pherusa capitata*, *Glycinde multicens* and *Glycera americana*. Several other species like the cumacean *Diastylis sympterygiae*, isopods *Synidotea marplatensis* and *Ancinus gaucho*, molluscs *Abra lioica* and *Anachis isabellei* and the polychaete *Parandalia* sp. present a wider distribution and also higher density throughout the outer surf zone (Borzzone & Gianuca, 1990).

This high macrobenthic richness/density and the high abundance of juvenile fishes in deeper waters of the outer surf zone (2–10 m depth) distinguishes this zone as an important feeding ground to fishes, comprising secondary or even higher consumers:

adults of *T. marginatus*; kingcroakers *Menticirrhus americanus* and *M. littoralis*; banded croaker *Paralichthys brasiliensis*; flatfishes *Oncopterus darwini* and *Paralichthys orbignyanus*; whitemouth croaker *Micropogonias furnieri*; and catfishes *Genidens barba* and *G. planifrons* (Monteiro-Neto & Cunha, 1990; Capítoli *et al.*, 1994; Rodrigues & Vieira, 2010). Large individuals of *Pogonias cromis* (black drum) may feed abundantly on the filter-feeding bivalves *A. purpurata*, *Tivela* spp. and *M. isabelleana* (Garcia & Gianuca, 1997).

From the inner shelf to the upper slope, even more diverse and abundant macrobenthic assemblages are found in the southwestern Atlantic (Absalão, 1990, 1991; Capítoli & Bemvenuti, 2004, 2006) supporting demersal and benthic teleost fish assemblages, many of them commercially valuable (Haimovici, 1997); nevertheless, such trophic relationships within/between deeper marine zones are beyond the scope of the present revision.

5. Summary & conclusions

The southernmost Brazilian coast is characterized as primarily intermediate, despite those stretches of dissipative (near *Cassino Beach*) and tending-to-reflective (*Concheiros Beach*) sandy shores (Calliari *et al.*, 1996). Along this coastline, the surf-zone diatom *Asterionellopsis glacialis* is the most important primary producer, sustaining intermediate (secondary to tertiary) macrobenthic consumers like filter-feeding bivalves, hippid crabs and scavenger isopods, forming short trophic chains (Heymans & McLachlan, 1996; Lercari *et al.*, 2010; Colombini *et al.*, 2011).

During short-term high tides, the elevated abundance and consequent high biomass of intertidal species along the southern Brazilian shores may attract several top-predators like swimming crabs, whelks and fishes (upshore) whilst the predation threats are mainly exerted by ghost crabs and seabirds (downshore) at low tides (Gianuca, 1983). Only ghost crabs, some carnivorous gastropods and polychaetes (mainly *Hemipodia californiensis*) may conversely integrate the superior trophic levels on *Concheiros Beach*, given the virtual absence of bird and fish assemblages along reflective shorelines due to limited swash/surf zone widths (Lercari *et al.*, 2010). Dissipative beaches have higher number of species occupying higher trophic levels whilst reflective environments exhibit higher levels of connectance and omnivory,

increasing the trophic network robustness to secondary extinctions (due to primary species loss *e.g.*, by biological invasions and/or habitat loss) and therefore enhancing the ecosystem stability (Bergamino *et al.*, 2013).

Given its role as nursery and growth area to juvenile/adult fish assemblages and as strategic feeding area for resident/migrant seabirds, conservation efforts should be heavily implemented for the southernmost Brazilian intermediate shores, at least for those non urbanized segments. Such strategies could be focused on preserve the dune field and its natural vegetation, prohibiting the traffic of vehicles along the beach, limiting the access of tourists and regulate the invertebrate fisheries over *Amarilladesma mactroides* and *Sergio mirim*.

6. References

- Abreu, P.C.; Rörig, L.R.; Garcia, V.M.; Odebrecht, C. & Biddanda, B. 2003. Decoupling between bacteria and the surf-zone diatom *Asterionellopsis glacialis* at Cassino Beach, Brazil. *Aquat. Microb. Ecol.* 32: 219-228.
- Absalão, R.S. 1990. Ophiuroid assemblages off the Lagoa dos Patos outlet, Southern Brazil. *Ophelia*. 31(2): 133-143.
- Absalão, R.S. 1991. Environmental discrimination among soft-bottom mollusk associations off Lagoa dos Patos, south Brazil. *Est. Coast. Shelf Sci.* 32: 71-85.
- Alberto, R.M.F. & Fontoura, N.F. 1999. Distribuição e estrutura etária de *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) em uma praia arenosa do litoral sul do Brasil. *Rev. Bras. Biol.* 59(1): 95-108.
- Alves, E.S. & Pezzuto, P.R. 1998. Population dynamics of *Pinnixa patagoniensis* Rathbun, 1918 (Brachyura, Pinnotheridae) a symbiotic crab of *Sergio mirim* (Thalassinidea: Callianassidae) in Cassino Beach, southern Brazil. *Mar. Ecol.* 19(1): 37-51.
- Barletta, R.C. & Calliari, L.J. 2003. An assessment of the atmospheric and wave aspects determining beach morphodynamic characteristics along the central coast of RS state, Southern Brazil. *J. Coast. Res.* 35(SI): 300-308.
- Barros, F.C.R.; Calliari, L.J. & Gianuca, N.M. 1994. Estudo preliminar da macrofauna bentônica da Praia dos Concheiros, RS. *Not. Téc. UFRGS.* 7: 33-37.
- Bemvenuti, M.A. 1990. Hábitos alimentares de peixes-rei (Atherinidae) na região estuarina da Lagoa dos Patos, RS, Brasil. *Atlântica.* 12(1): 79-102.
- Bergamino, L.; Lercari, D. & Defeo, O. 2011. Food web structure of sandy beaches: temporal and spatial variation using stable isotope analysis. *Est. Coast. Shelf Sci.* 91(4): 536-543.
- Bergamino, L.; Gómez, J.; Barboza, F.R. & Lercari, D. 2013. Major food web properties of two sandy beaches with contrasting morphodynamics, and effects on the stability. *Aquat. Ecol.* 47(3): 253-261.
- Bersano, J.G. 1994. Zooplâncton da zona de arrebentação, de praias arenosas situadas ao sul de Rio Grande, RS. Primavera de 1990 / Verão de 1991. MSc. Dissertation in Biological Oceanography. Federal University of Rio Grande - FURG - Brazil. 163p. Available at argo.furg.br/?RG000652485.

- Blankensteyn, A. 2006. O uso do caranguejo maria-farinha *Ocypode quadrata* (Fabricius) (Crustacea, Ocypodidae) como indicador de impactos antropogênicos em praias arenosas da Ilha de Santa Catarina, Santa Catarina, Brasil. *Rev. Bras. Zool.* 23(3): 870-876.
- Borzone, C.A. & Gianuca, N.M. 1990. A zonação infralitoral em praias arenosas expostas. *Public. ACIESP*, 71(3): 280-293.
- Brauer, B. 2013. Distribuição e abundância do caranguejo *Ocypode quadrata* nas praias arenosas do extremo sul do Brasil. Monograph in Oceanography. Federal University of Rio Grande - FURG - Brazil. 37p. Available at argo.furg.br/?RG001263444.
- Brazeiro, A. & Defeo, O. 1996. Macroinfauna zonation in microtidal sandy beaches: is it possible to identify patterns in such variable environments? *Est. Coast. Shelf Sci.* 42: 523-536.
- Caddy, J.F. & Defeo, O. 2003. Enhancing or restoring the productivity of natural populations of shellfish and other marine invertebrate resources. FAO Fisheries Technical Paper 448. FAO, Rome. 159p.
- Calliari, L.J. & Klein, A.H.F. 1993. Características morfodinâmicas e sedimentológicas das praias oceânicas entre Rio Grande e Chuí, RS. *Pesq. Geoc.* 20(1): 48-56.
- Calliari, L.J.; Klein, A.H.F. & Barros, F.C.R. 1996. Beach differentiation along the Rio Grande do Sul coastline (Southern Brazil). *Rev. Chil. Hist. Nat.* 69: 485-493.
- Calliari, L.J.; Tozzi, H.A.M. & Klein, A.H.F. 1998. Beach morphology and coastline erosion associated with storm surge in Southern Brazil - Rio Grande to Chuí, RS. *An. Acad. Bras. Cienc.* 70(2): 231-247.
- Capítoli, R.R. & Bemvenuti, C.E. 2004. Distribuição batimétrica e variações de diversidade dos macroinvertebrados bentônicos da plataforma continental e talude superior no extremo sul do Brasil. *Atlântica.* 26(1): 27-43.
- Capítoli, R.R. & Bemvenuti, C.E. 2006. Associações de macroinvertebrados bentônicos de fundos inconsolidados da plataforma continental e talude superior no extremo sul do Brasil. *Atlântica.* 28(1): 47-59.
- Capítoli, R.R.; Bager, A. & Ruffino, M.L. 1994. Contribuição ao conhecimento das relações tróficas bentônico-demersais nos fundos de pesca do camarão *Artemesia longinaris* Bate, na região da barra da Lagoa dos Patos, RS, Brasil. *Nauplius*, 2: 53-74.

- Cisneros, K.O.; Smit, A.J.; Laudien, J. & Schoeman, D.S. 2011. Complex, dynamic combination of physical, chemical and nutritional variables controls spatio-temporal variation of sandy beach community structure. *PloS ONE*. 6(8): e23724.
- Coelho, V.R. & Rodrigues, S.A. 2001. Setal diversity, trophic modes and functional morphology of feeding appendages of two callianassid shrimps, *Callinectes major* and *Sergio mirim* (Decapoda: Thalassinidea: Callinectidae). *J. Nat. Hist.* 35: 1447-1483.
- Colombini, I. & Chelazzi, L. 2003. Influence of allochthonous input on sandy beach communities. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 41: 115-159.
- Colombini, I.; Brilli, M.; Fallaci, M.; Gagnarli, E. & Chelazzi, L. 2011. Food webs of a sandy beach macroinvertebrate community using stable isotopes analysis. *Acta Oecol.* 37: 422-432.
- Defeo, O. & McLachlan, A. 2005. Patterns, processes and regulatory mechanisms in sandy beach macrofauna: a multi-scale analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 295: 1-20.
- Defeo O. & McLachlan, A. 2011. Coupling between macrofauna community structure and beach type: a deconstructive meta-analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 433: 29-41.
- Defeo, O.; Jaramillo, E. & Lyonnet, A. 1992. Community structure and intertidal zonation of the macroinfauna on the Atlantic coasts of Uruguay. *J. Coast. Res.* 8(4): 830-839.
- Defeo, O.; Gómez, J. & Lercari, D. 2001. Testing the swash exclusion hypothesis in sandy beach populations: the mole crab *Emerita brasiliensis* in Uruguay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 212: 159-170.
- Defeo, O.; Lercari, D. & Gómez, J. 2003. The role of morphodynamics in structuring sandy beach populations and communities: what should be expected? *J. Coast. Res.* 35(SI): 352-362.
- Defeo, O.; McLachlan, A.; Schoeman, D.S.; Schlacher, T.A.; Dugan, J.; Jones, A.; Lastra, M. & Scapini, F. 2009. Threats to sandy beach ecosystems: A review. *Est. Coast. Shelf Sci.* 81(1): 1-12.
- Delgado, M. 1989. Abundance and distribution of microphytobenthos in the bays of Ebro Delta (Spain). *Est. Coast. Shelf Sci.* 29(2): 183-194.
- Diaz, A.F.; Studzinski, C.D. & Mechoso, C.R. 1998. Relationships between precipitation anomalies in Uruguay and Southern Brazil and sea surface temperature in the Pacific and Atlantic oceans. *J. Clim.* 11: 251-271.

- Du Preez, H.H.; McLachlan, A.; Marais, J.F.K. & Cockcroft, A.C. 1990. Bioenergetics of fishes in a high-energy surf-zone. *Mar. Biol.* 106: 1-12.
- Dugan, J.E.; Hubbard, D.M.; McCrary, M.D. & Pierson, M.O. 2003. The response of macrofauna communities and shorebirds to macrophyte wrack subsidies on exposed sandy beaches of southern California. *Est. Coast. Shelf Sci.* 58S: 25-40.
- Escofet, A. 1973. Observaciones sobre alimentación y hábitos cavadores en *Bathyporeiapus ruffoi* y *Bathyporeiapus bisetosus* (Amphipoda: Oedicerotidae). *Physis.* 32(84): 95-103.
- Esteves, L.S.; Pivel, M.A.G.; Silva, A.R.P.; Barletta, R.C.; Vranjac, M.P.; Oliveira, U.R. & Vanz, A. 2000. Beachfront owners perception of erosion along an armored shoreline in Southern Brazil. *Pesq. Geoc.* 27(2): 93-109.
- Fauchald, K. & Jumars, P.A. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 17:193-284.
- Figueiredo, S.A. 2013. Modelling climate change effects in southern Brazil. *J. Coast. Res.* 65(SI): 1933-1938.
- Garcia, V.M.T. & Gianuca, N.M. 1997. The Beach and Surf Zone. In: Seeliger, U., Odebrecht, C. & Castello, J.P. (Eds.). *Subtropical Convergence Environments: the coast and sea in the Southwestern Atlantic*. Berlin: Springer-Verlag. pp. 166-170.
- Gianuca, N.M. 1983. A preliminary account of the ecology of sandy beaches in Southern Brazil. In: McLachlan, A. & Erasmus, T. (Eds.). *Sandy beaches as ecosystems*. Netherlands: Springer. pp. 413-419.
- Gianuca, N.M. 1997a. Benthic Beach Invertebrates. In: Seeliger, U., Odebrecht, C. & Castello, J.P. (Eds.). *Subtropical Convergence Environments: the coast and sea in the Southwestern Atlantic*. Berlin: Springer-Verlag. pp. 114-117.
- Gianuca, N.M. 1997b. A fauna das dunas costeiras do Rio Grande do Sul. *Oecol. Bras.* 3: 121-133.
- Girão, M.M.L. 2009. Variação espaço-temporal de *Ocypode quadrata* sob a influência de um gradiente antrópico na praia do Cassino, Rio Grande do Sul - Brasil. MSc. Dissertation in Biological Oceanography. Federal University of Rio Grande - FURG - Brazil. 76p. Available at argo.furg.br/?RG001193752.
- Grimm, A.M.; Ferraz, S.E.T. & Gomes, J. 1998. Precipitation anomalies in Southern Brazil associated with *El Niño* and *La Niña* events. *J. Clim.* 11: 2863-2880.

- Haimovici, M. 1997. Demersal and Benthic Teleosts. In: Seeliger, U., Odebrecht, C. & Castello, J.P. (Eds.). Subtropical Convergence Environments: the coast and sea in the Southwestern Atlantic. Berlin: Springer-Verlag. pp. 129-136.
- Heymans, J.J. & McLachlan, A. 1996. Carbon budget and network analysis of a high-energy beach/surf-zone ecosystem. *Est. Coast. Shelf Sci.* 43: 485-505.
- Jaramillo, E.; McLachlan, A.; Coetzee, P. 1993. Intertidal zonation patterns of macroinfauna over a range of exposed sandy beaches in south-central Chile. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 101: 105-117.
- Kemp, P.F. 1986. Direct uptake of detrital carbon by the deposit-feeding polychaete *Euzonus mucronata* (Treadwell). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 99: 49-61.
- Krusche, N.; Saraiva, J.M.B. & Reboita, M.S. 2003. Normais Climatológicas Provisórias de 1991 a 2000 para Rio Grande, RS. Rio Grande: Editora FURG. 84p.
- Lasiak, T.A. 1981. Nursery grounds of juvenile teleosts: evidence from the surf zone of King's Beach, Port Elizabeth. *S. Afr. J. Sci.* 77: 388-390.
- Lasiak, T. & McLachlan, A. 1987. Opportunistic utilization of mysid shoals by surf-zone teleosts. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 37: 1-7.
- Leber, K.M. 1982. Seasonality of macroinvertebrates on a temperate, high wave energy sandy beach. *Bull. Mar. Sci.* 32(1): 86-98.
- Lercari, D.; Bergamino, L. & Defeo, O. 2010. Trophic models in sandy beaches with contrasting morphodynamics: comparing ecosystem structure and biomass flow. *Ecol. Model.* 221: 2751-2759.
- Lima, M.S.P. & Vieira, J.P. 2009. Variação espaço-temporal da ictiofauna da zona de arrebentação da Praia do Cassino, Rio Grande do Sul, Brasil. *Zoologia.* 26(3): 499-510.
- Masselink, G. & Short, A.D. 1993. The effect of tide range on beach morphodynamics and morphology: a conceptual beach model. *J. Coast. Res.* 9: 785-800.
- McLachlan, A. 1980. Exposed sandy beaches as semi-closed ecosystems. *Mar. Environ. Res.* 4: 59-63.
- McLachlan, A. & Brown, A.C. 2006. The ecology of sandy shores. New York: Academic Press. 373 p.
- McLachlan, A. & Dorvlo, A. 2005. Global patterns in sandy beach macrobenthic communities. *J. Coast. Res.* 21(4): 674-687.

- McLachlan, A.; Erasmus, T.; Dye, A.H.; Wooldridge, T.; Van der Horst, G.; Rossouw, G.; Lasiak, T.A. & McGwynne, L. 1981. Sand beach energetics: an ecosystem approach towards a high energy interface. *Est. Coast. Shelf Sci.* 13: 11-25.
- McLachlan, A.; Jaramillo, E.; Donn, T.E. & Wessels, F. 1993. Sand beach macrofauna communities and their control by the physical environment: a geographical comparison. *J. Coast. Res.* 15(SI): 27-38.
- McLachlan, A.; Jaramillo, E.; Defeo, O.; Dugan, J.; de Ruyck, A. & Coetzee, P. 1995. Adaptations of bivalves to different beach types. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 187: 147-160.
- McLachlan, A., Wooldridge, T. & Dye, A. H. 1981. The ecology of sandy beaches in southern Africa. *S. Afric. J. Zool.* 16: 219-231.
- Minasi, D.M. 2013. Composição e variabilidade espaço-temporal da macrofauna bentônica da Praia dos Concheiros, extremo sul do Brasil. Monograph in Oceanography. Federal University of Rio Grande - FURG - Brazil. 28p. Available at argo.furg.br/?RG001263729
- Monteiro-Neto, C. & Cunha, L.P.R. 1990. Seasonal and ontogenetic variation in food habits of juvenile *Trachinotus marginatus* Cuvier, 1832 (Teleostei, Carangidae) in the surf zone of Cassino Beach, RS, Brazil. *Atlântica.* 12(1): 45-54.
- Monteiro-Neto, C.; Cunha, L.P.R. & Musick, J.A. 2003. Community structure of surf-zone fishes at Cassino Beach, Rio Grande do Sul, Brazil. *J. Coast. Res.* 35(SI): 492-501.
- Narchi, W. 1981. Aspects of the adaptive morphology of *Mesodesma mactroides* (Bivalvia: Mesodesmatidae). *Malacologia.* 21(1-2): 95-110.
- Neves, L.P.; Silva, P.S.R. & Bemvenuti, C.E. 2007. Zonation of benthic macrofauna on Cassino Beach, Southernmost Brazil. *Braz. J. Oceanogr.* 55(4): 293-307.
- Neves, L.P.; Silva, P.S.R. & Bemvenuti, C.E. 2008. Temporal variability of benthic macrofauna on Cassino Beach, Southernmost Brazil. *Iheringia Zool.* 98: 36-44.
- Odebrecht, C.; Segatto, A. Z. & Freitas, C.A. 1995. Surf-zone chlorophyll *a* variability at Cassino Beach, Southern Brazil. *Est. Coast. Shelf Sci.* 41: 81-90.
- Odebrecht, C.; Bergesch, M.; Rörig, L.R. & Abreu, P.C. 2010. Phytoplankton interannual variability at Cassino Beach, southern Brazil (1992-2007) with emphasis on the surf zone diatom *Asterionellopsis glacialis*. *Est. Coast.* 33: 570-583.

- Odebrecht, C.; Du Preez, D.R.; Abreu, P.C. & Campbell, E.E. 2013. Surf zone diatoms: a review of the drivers, patterns and role in sandy beaches food chains. Est. Coast. Shelf Sci. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2013.07.011>.
- Orensanz, J.M.; Schwindt, E.; Pastorino, G.; Bortolus, A.; Casas, G.; Darrigran, G.; Elías, R.; Gappa, J.J.L.; Obenat, S.; Pascual, M.; Penchaszadeh, P.; Piriz, M.L.; Scarabino, F.; Spivak, E.D. & Vallarino, E.A. 2002. No longer the pristine confines of the world ocean: a survey of exotic marine species in the southwestern Atlantic. Biol. Invasions. 4: 115-143.
- Pardo, E.V. & Amaral, A.C.Z. 2004. Feeding behavior of *Scolelepis* sp. (Polychaeta: Spionidae). Braz. J. Oceanogr. 52(1): 75-79.
- Parise, C.K.; Calliari, L.J. & Krusche, N. 2009. Extreme storm surges in the south of Brazil: atmospheric conditions and shore erosion. Braz. J. Oceanogr. 57(3): 175-188.
- Penchaszadeh, P.E. 2004. Caracoles, Almejas y Mejillones. In: Boschi, E.E. & Cousseau, M.B. (Eds.). La Vida entre Mareas: Vegetales y Animales de las Costas de Mar del Plata, Argentina. Mar del Plata: INIDEP. pp. 253-270.
- Pereira, P.S.; Calliari, L.J. & Barletta, R.C. 2010. Heterogeneity and homogeneity of Southern Brazilian beaches: A morphodynamic and statistical approach. Cont. Shelf Res. 30: 270-280.
- Pezzuto, P.R. 1998. Population dynamics of *Sergio mirim* (Rodrigues, 1971) (Decapoda: Thalassinidea: Callianassidae) in Cassino Beach, southern Brazil. Mar. Ecol. 19(2): 89-109.
- Pinheiro, C. 2013. Embancamentos da macrofauna bentônica e sua relação com eventos meteorológicos em uma praia arenosa do extremo sul do Brasil. Monograph in Oceanography. Federal University of Rio Grande - FURG - Brazil. 62p. Available at argo.furg.br/?RG001263614.
- Queiroz, L.R. 2008. Variação espaço-temporal da biomassa macrofaunal bentônica da zona de varrido da praia do Cassino - RS, Brasil. MSc. Dissertation in Biological Oceanography. Federal University of Rio Grande - FURG - Brazil. 73p. Available at argo.furg.br/?RG001093600.
- Rao, V.B. & Hada, K. 1990. Characteristics of rainfall over Brazil: annual variations and connections with the Southern Oscillation. Theor. Appl. Clim. 42: 81-91.
- Rios, E.C. 2009. Compendium of Brazilian Sea Shells. Rio Grande: Evangraf. pp. 245-270.

- Roberts, C.M. & Hawkins, J.P. 1999. Extinction risk in the sea. *Trends Ecol. Evolut.* 14(6): 241-246.
- Robertson, J.R. & Pfeiffer, W.J. 1982. Deposit-feeding by the ghost crab *Ocypode quadrata* (Fabricius). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 56: 165-177.
- Rodrigues, F.L. & Vieira, J.P. 2010. Feeding strategy of *Menticirrhus americanus* and *Menticirrhus littoralis* (Perciformes: Sciaenidae) juveniles in a sandy beach surf zone of southern Brazil. *Zoologia.* 27(6): 873-880.
- Rörig, L.R. & Garcia, V.M.T. 2003. Accumulations of the surf-zone diatom *Asterionellopsis glacialis* (Castracane) Round in Cassino Beach, Southern Brazil, and its relationship with environmental factors. *J. Coast. Res.* 35(SI): 167-177.
- Santos, P.J.P. 1991. Morphodynamical influence of a temporary freshwater stream on the population dynamics of *Scolelepis gaucha* (Polychaeta: Spionidae) on a sandy beach in Southern Brazil. *Bull. Mar. Sci.* 48(3): 657-664.
- Santos, P.J.P. 1994. Population dynamics and production of *Scolelepis gaucha* (Polychaeta: Spionidae) on the sandy beaches of Southern Brazil. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 110: 159-165.
- Short, A.D. 1996. The role of wave height, period, slope, tide range and embaymentisation in beach classifications: a review. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 69: 589-604.
- Soares, A.G.; Schlacher, T.A. & McLachlan, A. 1997. Carbon and nitrogen exchange between sandy beach clams (*Donax serra*) and kelp beds in the Benguela coastal upwelling region. *Mar. Biol.* 127: 657-664.
- Speybroeck, J.; Alsteens, L.; Vincx, M. & Degraer, S. 2007. Understanding the life of a sandy beach polychaete of functional importance - *Scolelepis squamata* (Polychaeta: Spionidae) on Belgian sandy beaches (northeastern Atlantic, North Sea). *Est. Coast. Shelf Sci.* 74: 109-118.
- Tabajara, L.L.; Martins, L.R. & Almeida, L.E.S.B. 2004. Respostas e recomposição das praias e dunas após sequência de ciclones extratropicais. *Gravel.* 2: 104-121.
- Tomazelli, L.J. & Villwock, J.A. 1992. Considerações sobre o ambiente praias e a deriva litorânea de sedimentos ao longo do litoral norte do Rio Grande do Sul, Brasil. *Pesq. Geoc.* 19(1): 3-12.
- Trott, T.J. 1999. Gustatory responses of ghost crab *Ocypode quadrata* to seawater extracts and chemical fractions of natural stimuli. *J. Chem. Ecol.* 25(2): 375-388.

- Viana, M.G. 2008. Avaliação de efeitos antrópicos sobre a distribuição do poliqueta *Euzonus furciferus* (Eulhers, 1897) na Praia do Cassino - RS, Brasil. MSc. Dissertation in Biological Oceanography. Federal University of Rio Grande - FURG - Brazil. 109p. Available at argo.furg.br/?RG001093640.
- Vieira, J.P. 1991. Juvenile mullets (Pisces: Mugilidae) in the Estuary of Lagoa dos Patos, RS, Brazil. *Copeia*. 2: 409-418.
- Vooren, C.M. 1997. Sea and Shore Birds. In: Seeliger, U., Odebrecht, C. & Castello, J.P. (Eds.). *Subtropical Convergence Environments: the coast and sea in the Southwestern Atlantic*. Berlin: Springer-Verlag. pp. 154-159.
- Vooren, C.M. & Chiaradia, A. 1990. Seasonal abundance and behavior of coastal birds on Cassino beach, Brazil. *Ornit. Neotrop.* 1: 9-24.
- Warner, G.F. 1977. *The Biology of Crabs*. London: Elek Science. 202p.
- Wolcott, T.G. 1978. Ecological role of ghost crabs *Ocypode quadrata* (Fabricius) on an ocean beach: scavengers or predators? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 31(1): 67-82.
- Yannicelli, B.; Palacios, R. & Giménez, L. 2002. Swimming ability and burrowing time of two cirrolanid isopods from different levels of exposed sandy beaches. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 273: 73-88.

7. Figures and tables

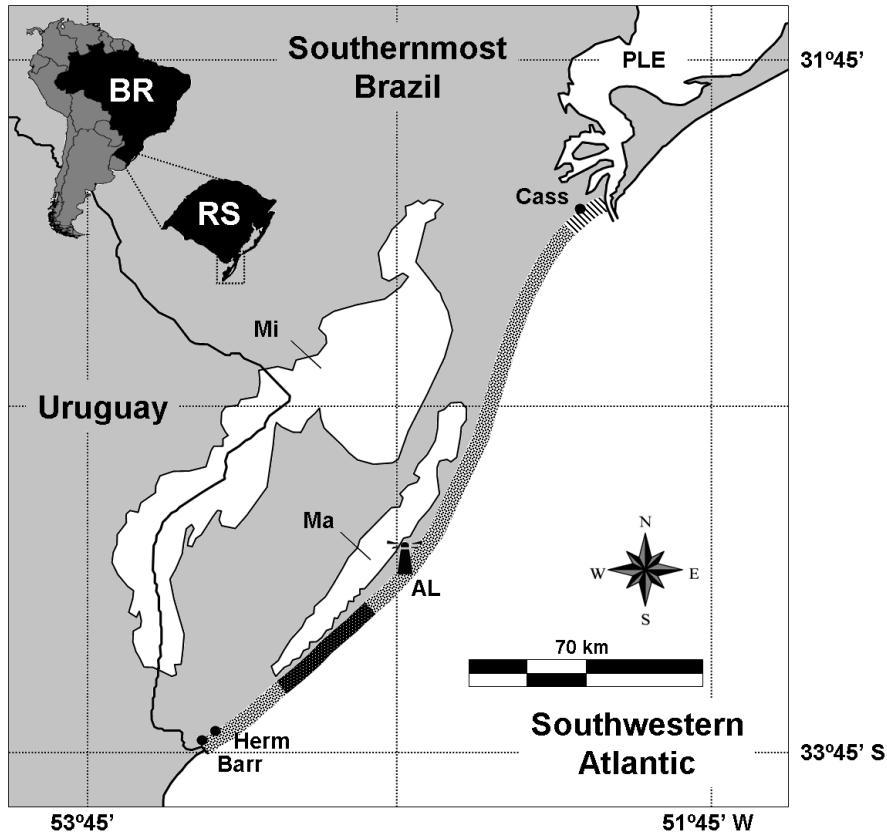





Figure 1. Subtropical sandy shores along the southernmost Brazil, presenting three sectors with distinct morphodynamic patterns: northern dissipative beaches (); tending-to-reflective environments southwards the Albardão Lighthouse (AL), near the *Concheiros Beach* (); and the remaining intermediate shorelines (). The urbanized areas of *Cassino Beach* (Cass), *Hermenegildo* (Herm) and *Barra do Chuí* (Barr) are located. PLE: Patos Lagoon estuary; Mi: Mirim Lagoon; Ma: Mangueira Lagoon.

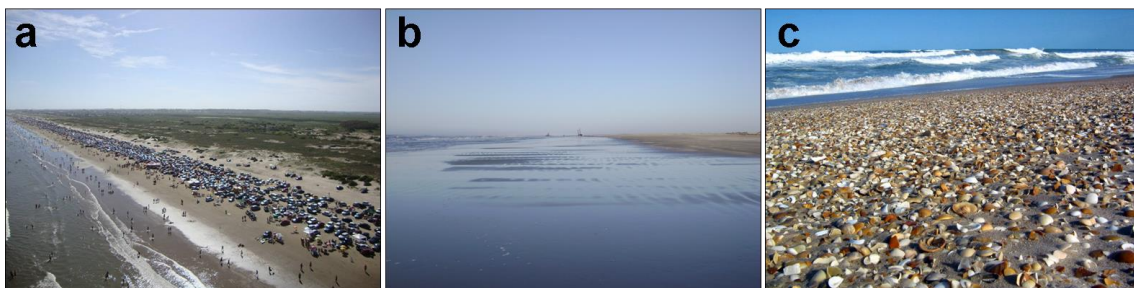


Figure 2. Contrasting degrees of morphodynamic characteristics and human occupation along the exposed sandy shores of southernmost Brazil: at the dissipative *Cassino Beach*, an intense traffic of vehicles and tourists occurs throughout the warmer months (a) in opposition to those “wild” southward segments of intermediate (b) and tending-to-reflective shores like the *Concheiros Beach* (c).

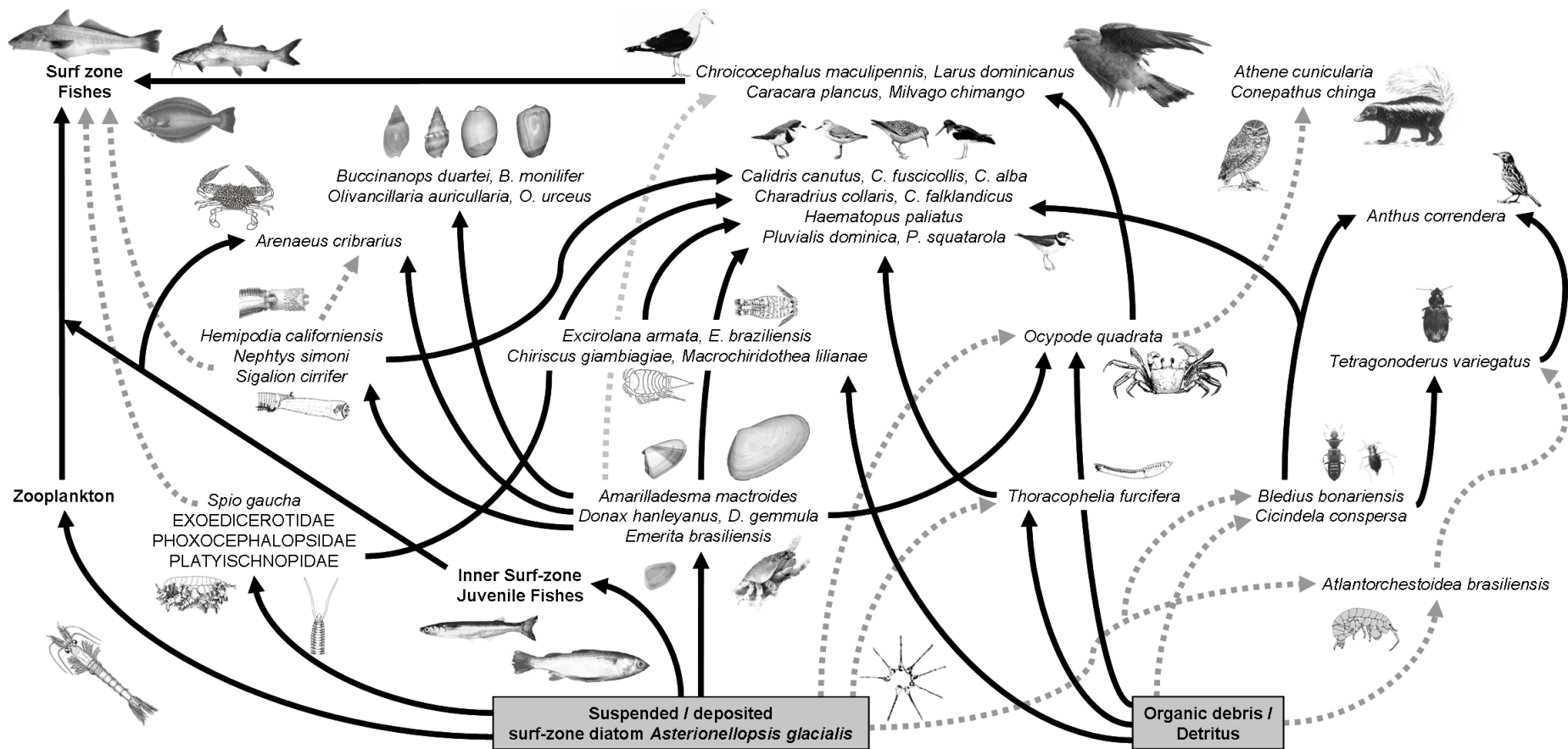


Figure 3. Trophic relationships (solid lines: evidenced; dashed lines: suggested) reported for the intermediate sandy shores in southernmost Brazil. Sources of primary production and species richness within biological compartments can differ significantly through time (seasonally) and according to the morphodynamic beach state. Draws are presented in arbitrary scale and are copyrighted to respective owners.

Table 1. Species richness and biological compartments from supralittoral to the inner surf zone at intermediate (INT) and reflective (REF) sandy shores in southernmost Brazil. Taxonomic classification is presented when available. *p*: presence; ---: absence; ?: unknown report / poor sampling. Anom: Anomura; Anopl: Anopla; Bival: Bivalvia; Brachy: Brachyura; Carab: Carabidae; Gamma: Gammaridea; Gastr: Gastropoda; Isop: Isopoda; Polyc: Polychaeta; Staph: Staphylinidae; Talitr: Talitridae.

Marine and "terrestrial" species	Taxonomy	INT (a)	REF (b)
CRUSTACEA			
<i>Arenaeus cribrarius</i> (Lamarck, 1818)	Brachy	<i>p</i>	?
<i>Atlantorchestoidea brasiliensis</i> (Dana, 1853)	Talitr	<i>p</i>	?
<i>Bathyporeiapus bisetosus</i> Escofet, 1970	Gamma	<i>p</i>	<i>p</i>
<i>Chiriscus giambiagiae</i> (Torti & Bastida, 1972)	Isop	<i>p</i>	<i>p</i>
<i>Emerita brasiliensis</i> Schmitt, 1935	Anom	<i>p</i>	<i>p</i>
<i>Excirolana armata</i> (Dana, 1853)	Isop	<i>p</i>	<i>p</i>
<i>Excirolana brasiliensis</i> Richardson, 1912	Isop	<i>p</i>	?
<i>Macrochiridothea lillianae</i> Moreira, 1972	Isop	<i>p</i>	---
<i>Ocypode quadrata</i> (Fabricius, 1787)	Brachy	<i>p</i>	<i>p</i>
Phoxocephalopsidae amphipods	Gamma	<i>p</i>	<i>p</i>
Platyischnopidae amphipods	Gamma	<i>p</i>	<i>p</i>
MOLLUSCA			
<i>Amarilladesma mactroides</i> (Reeve, 1854)	Bival	<i>p</i>	<i>p</i>
<i>Buccinanops duartei</i> Klappenbach, 1961	Gastr	<i>p</i>	?
<i>Donax gemmula</i> Morrison, 1971	Bival	<i>p</i>	---
<i>Donax hanleyanus</i> Philippi, 1847	Bival	<i>p</i>	<i>p</i>
<i>Olivancillaria auricularia</i> (Lamarck, 1811)	Gastr	<i>p</i>	?
<i>Olivancillaria orbigny</i> (Marrat, 1868)	Gastr	<i>p</i>	?
ANNELIDA			
<i>Hemipodia californiensis</i> (Hartman, 1938)	Polyc	<i>p</i>	<i>p</i>
<i>Nephtys simoni</i> Perkins, 1980	Polyc	<i>p</i>	<i>p</i>
<i>Sigalion cirrifer</i> Orensanz & Gianuca, 1974	Polyc	<i>p</i>	---
<i>Spio gaucha</i> Orensanz & Gianuca, 1974	Polyc	<i>p</i>	<i>p</i>
<i>Thoracophelia furcifera</i> Ehlers, 1897	Polyc	<i>p</i>	<i>p</i>
INSECTA			
<i>Bledius bonariensis</i> Bernhauer, 1912	Staph	<i>p</i>	?
<i>Bledius fernandesi</i> Bernhauer, 1939	Staph	<i>p</i>	?
<i>Bledius microcephalus</i> Fauvel, 1901	Staph	<i>p</i>	?
<i>Cicindela conspersa</i> Dejean, 1825	Carab	<i>p</i>	?
<i>Cicindela patagonica</i> Horn, 1895	Carab	<i>p</i>	?
<i>Tetragonoderus variegatus</i> Dejean, 1825	Carab	<i>p</i>	?
NEMERTEA			
	Anopl	<i>p</i>	<i>p</i>
SEABIRDS			
	(c)	<i>p</i>	---
FISHES			
	(d)	<i>p</i>	?
ZOOPLANKTON			
	(e)	<i>p</i>	?
PHYTOPLANKTON			
	(f)	<i>p</i>	?

Based on references for southern Brazilian (a) intermediate beaches: Gianuca (1983, 1997), Girão (2009), Neves *et al.* (2007, 2008, 2012), Queiroz (2008), Silva *et al.* (2008), Viana (2008); (b) reflective beaches: Barros *et al.* (1994), Brauer (2013), Minasi (2013); (c) seabirds: Vooren & Chiaradia (1990), Vooren (1997); (d) fishes: Capítoli *et al.* (1994), Monteiro-Neto *et al.* (2003), Lima & Vieira (2009), Rodrigues & Vieira (2010); (e) zooplankton: Bersano (1994); (f) phytoplankton: Odebrecht *et al.* (1995, 2010, 2013)

CAPÍTULO 2

(Manuscrito a ser submetido)

**Distribuição horizontal do macrozoobentos ao longo de
cúspides praias de pequena escala no extremo sul do Brasil**

Resumo

No presente estudo foram analisados os padrões de distribuição do macrozoobentos em função da ocorrência de feições geomorfológicas cúspides/baías em uma praia arenosa do extremo sul do Brasil (~32°S). A presença destas feições foi sazonalmente monitorada ao longo de 40 km de costa – durante quatro semanas consecutivas – na primavera 2010 e no verão, outono e inverno 2011. Quando detectadas, amostragens biológicas foram executadas nas áreas de cúspide, nas baías e em três áreas controle, além de registrados alguns parâmetros ambientais (granulometria, declividade e perfil praiial, regime de ventos e ondas, estados morfodinâmicos). A presença de sistemas cúspide/baía foi sazonalmente associada às estações quentes, com predomínio de estados morfodinâmicos intermediários. Maiores declividades do perfil praiial foram associadas às cúspides (3–5°) quando comparadas às baías e áreas controle (1–3°). Análises multivariadas evidenciaram diferenças espaciais significativas na estrutura do macrozoobentos. Análises posteriores sobre a densidade de algumas espécies também revelaram diferenças espaciais significativas entre as áreas dos sistemas cúspide/baía. Os bivalves *Amarilladesma mactroides* e *Donax hanleyanus* ocorreram ativamente em densas concentrações associadas às baías enquanto elevadas densidades de *Emerita brasiliensis* e *Excrolana armata* estiveram associadas às cúspides. Além dos fatores abióticos, interações biológicas intra-/interespecíficas (*e.g.*, competição) também desempenham um importante papel estruturador dos padrões de distribuição horizontal de populações macrozoobentônicas que ocorrem em praias arenosas intermediárias.

Palavras-chave: praia intermediária, perfis acrescionais, eventos erosivos, declividade, hidrodinâmica do varrido, interações biológicas.

1. Introdução

Praias arenosas são ambientes amplamente controlados por fatores físicos como a ação das marés, o regime de ondas, o tipo de sedimento e a declividade praial. A interação destes fatores resulta em distintos estados morfodinâmicos - desde reflectivos até dissipativos - ainda que a maioria das praias seja caracterizada como intermediária e variável entre estes extremos (Wright & Short, 1984; Short, 1996).

As populações macrozoobentônicas que habitam praias arenosas exibem padrões dinâmicos de organização, em distintas escalas espaciais (Defeo & McLachlan, 2005). Significativas variações ao longo da costa (*along-shore*) e ao longo do perfil praial (*across-shore*) na distribuição, riqueza e densidade do macrozoobentos (James & Fairweather, 1996) geralmente resultam de gradientes físicos e modificações no ambiente praial (McLachlan & Hesp, 1984; McLachlan, 1996; Dugan & McLachlan, 1999; Brazeiro, 1999; Veloso & Cardoso, 2001; Lastra *et al.*, 2006; Lercari & Defeo, 2006).

Cúspides praiais são feições geomorfológicas de meso-escala (<1–70 m) originadas e mantidas por ondas de borda (*edge waves*) em situações de arrebentação mergulhante (*plunging*) que resultam da auto-organização entre a topografia praial e a ação das ondas na zona de varrido (*sensu* Werner & Fink, 1993). Estas feições são compostas por duas áreas distintas (Masselink *et al.*, 1997; Coco *et al.*, 1999): (i) as cúspides, estreitas e íngremes projeções de areia em forma de crista perpendicular à costa; e (ii) as baías, largas regiões adjacentes e de declividade suave, longitudinais à linha de costa. Sistemas cúspide/baía estão geralmente associados a perfis de acreção e podem ocorrer em uma grande variedade de estados morfodinâmicos, embora sejam mais comuns em regiões com baixa energia de ondas e substratos com granulometria grossa (Masselink *et al.*, 1997) *i.e.*, ambientes com tendências reflectivas (*sensu* Wright & Short, 1984).

A hidrodinâmica na zona de varrido é influenciada pela presença de sistemas cúspide/baía, onde maiores velocidades de espraiamento das ondas no perfil praial (*upwash*) são registradas nas áreas de cúspides, enquanto maiores velocidades de refluxo (*backwash*) são observadas nas baías adjacentes (McLachlan & Hesp, 1984). Variações espaciais no ambiente praial também podem ser observadas em relação à presença física destas feições, onde um substrato de granulometria mais fina e menor

percolação, um lençol freático mais superficial e um maior tempo de imersão são geralmente associados às baías quando comparadas às cúspides, estas últimas de maior turbulência hidrodinâmica (McLachlan & Hesp, 1984; Masselink *et al.*, 1997).

Em praias arenosas com variados estados morfodinâmicos, densas concentrações de bivalves (filtradores) e crustáceos (suspensívoros/necrófagos) tem sido associadas à presença destas feições geomorfológicas: organismos com tamanho reduzido, baixa mobilidade e reduzida capacidade de enterramento tendem a se concentrar de maneira ativa/passiva nas baías, enquanto espécies de maior mobilidade podem se distribuir uniformemente por todo o sistema e até mesmo nas cúspides, sugerindo uma dispersão ativa de indivíduos e seleção de microhabitat (Cubit, 1969; Dillery & Knapp, 1969; Perry, 1980; McLachlan & Hesp, 1984; Bowman & Dolan, 1985; Donn *et al.*, 1986; James, 1999; Giménez & Yannicelli, 2000). Neste sentido, as cúspides praias podem se configurar como uma importante fonte de variação espacial de pequena escala (*i.e.*, dezenas de metros) sobre os padrões de distribuição horizontal do macrozoobentos, além das variações relacionadas aos gradientes morfodinâmicos (McLachlan & Dorvlo, 2005; Defeo & McLachlan, 2011).

Os padrões verticais de distribuição do macrozoobentos nas praias arenosas do extremo sul do Brasil foram evidenciados (Borzzone & Gianuca, 1990; Gianuca, 1997; Neves *et al.*, 2007), mas estudos sobre os padrões horizontais de sua distribuição ainda são incipientes (Neves *et al.*, 2012). O presente estudo teve por objetivos (i) verificar a ocorrência de cúspides praias nesta costa morfodinamicamente intermediária e (ii) evidenciar os padrões horizontais de distribuição da macrofauna (em especial os migradores mareais) em função da presença destas feições geomorfológicas.

2. Material e métodos

2.1. Área de estudo

A linha de costa no extremo sul do Brasil se estende continuamente ao longo de 220 km entre a desembocadura da Lagoa dos Patos (32°10'S) e o Arroio Chuí (33°45'S, divisa Brasil/Uruguai). Orientado no sentido NE-SW, este litoral arenoso é classificado como exposto (*sensu* McLachlan, 1980a) e apresenta distintos estados morfodinâmicos: (i) imediatamente a sul de 32°S, a Praia do Cassino apresenta substratos de areia fina e características dissipativas; (ii) ao longo de aproximadamente 40 km de costa (33°20'–

33°35'S), a Praia dos Concheiros apresenta substratos bimodais (fragmentos de conchas e areia média/fina) e um estado morfodinâmico tendendo a reflectivo; e (iii) o litoral restante, com declividade suave (1/15–100), granulometria arenosa fina (~0,125 mm), extensa largura de praia (40–120 m) e de zona de varrido (10–50 m), uma zona de surfe bem desenvolvida e estados morfodinâmicos intermediários de moderada–baixa mobilidade (Calliari & Klein, 1993; Calliari *et al.*, 1996; Pereira *et al.*, 2010).

Esta costa arenosa é dominada por ondas ($RTR < 3$; *sensu* Masselink & Short, 1993), sendo exposta a uma moderada/forte ação de ondas (H_b : 0,5–5,5 m; T : 6–18 s) e influenciada por micro-marés astronômicas (<1 m; média anual ~0,5 m). O clima de ondas na região é dominado principalmente por três padrões de propagação (Tomazelli & Villwock, 1992; Figueiredo, 2013): (i) *swell waves* (S-SE) com grande amplitude e período; (ii) *sea waves* (E-NE) de curto período; e (iii) *storm waves* (E-SE), raras e de alta energia.

Os ventos predominantes na costa são de NE durante a primavera/verão e de S durante o outono/inverno (Krusche *et al.*, 2003), sendo responsáveis por oscilações de curto prazo no nível do mar (Calliari *et al.*, 1998; Tozzi & Calliari, 2000), além das tempestades e ciclones extratropicais (Saraiva *et al.*, 2003; Parise *et al.*, 2009).

As praias arenosas do extremo sul do Brasil podem ser caracterizadas com ecossistemas semi-fechados (*sensu* McLachlan, 1980b) e apresentam uma elevada produtividade primária sustentada por densas concentrações da diatomácea *Asterionellopsis glacialis* (Castracane) Round (Odebrecht *et al.*, 2013), importante fonte de alimento para espécies intermareais como *Amarilladesma* (= *Mesodesma*) *mactroides*, *Donax hanleyanus* e *Emerita brasiliensis*. Estas três espécies, além de *Excirrolana armata* e *Spio* (= *Scolecipis*) *gaucha*, são responsáveis por aproximadamente 95% da biomassa macrozoobentônica local (Santos, 1994; Garcia & Gianuca, 1997).

2.2. Amostragem

Um programa de monitoramento de sistemas cúspide/baía foi sazonalmente executado, durante quatro semanas consecutivas, em novembro de 2010 (primavera austral); fevereiro/março de 2011 (verão); maio de 2011 (outono); e agosto/setembro de 2011 (inverno). A presença destas feições foi monitorada ao longo de uma área com 40 km de extensão, localizada entre o Naufrágio Altair (32°17'S/52°15'O) e o Farol do Sarita (32°37'S/52°25'O), ao sul da desembocadura da Lagoa dos Patos (Fig. 1).

Quando detectados, amostragens macrozoobentônicas foram executadas em três áreas de praia retilínea (distantes na escala de km) consideradas como controle (Fig. 1a) e onde as feições foram mais evidentes, sendo amostrada a área de cúspide e a área de baía adjacente à mesma - a norte ou a sul, mediante sorteio (Fig. 1b). Em cada uma destas áreas, nove unidades amostrais foram distribuídas ao longo de três transectos equidistantes (2 m) e perpendiculares à linha de água, em três níveis variáveis (na escala de m): no limite superior da zona do varrido, no seu limite inferior e em uma região intermediária entre estes dois extremos.

Amostras biológicas foram coletadas, em cada unidade amostral, com o auxílio de um tubo de PVC com 20 cm de diâmetro (0,03 m²) e peneiradas em campo através de malhas com 0,5 mm de poro objetivando-se a retenção de indivíduos em diferentes classes de tamanho (recrutas a adultos).

2.3. Caracterização morfodinâmica e abiótica do ambiente praiial

Registros de perfil praiial (adaptado de Emery, 1961) – perpendiculares à costa, na zona de varrido – foram executados nas áreas controle e nos sistemas cúspide/baía (ambas as áreas) sempre que detectados, sendo utilizados na estimativa de declividade do perfil praiial. As dimensões aproximadas das feições geomorfológicas – além da largura das zonas de varrido – foram mensuradas em campo e apresentadas como comprimento da cúspide (*i.e.*, a distância entre a ponta da cúspide e região mais côncava da baía) e largura da baía (*i.e.*, a distância entre cúspides consecutivas).

Amostras de sedimento (~50 g) foram coletadas, simultaneamente à amostragem biológica, para análises granulométricas. Estas amostras foram peneiradas em intervalos de $\frac{1}{4}$ phi (Φ), sendo calculadas propriedades sedimentológicas como tamanho médio dos grãos e grau de seleção (*sensu* Folk & Ward, 1957) através do software SysGran v.3.0 (Camargo, 2006). O teor de matéria orgânica no substrato (%) foi determinado através do método de perda de peso por ignição (Davies, 1974) a partir de uma alíquota destas amostras.

Registros de direção predominante da corrente de deriva litorânea e medidas de altura (H_b ; cm) e período (T ; s) de dez ondas consecutivas quebrando atrás da zona de arrebentação foram estimados em cada expedição. Tabelas em Gibbs *et al.*, (1971) foram utilizadas para calcular a velocidade de decantação das partículas de areia (W_s) e

subsequentemente o parâmetro adimensional de Dean (Ω) utilizado na caracterização dos estados morfodinâmicos (Wright & Short, 1984; Short, 1996).

Dados horários de direção/intensidade dos ventos (m s^{-1}) e de pluviosidade (mm h^{-1}) registrados por uma estação meteorológica automática (Rio Grande-A802; OMM: 86995) foram utilizados para caracterizar os padrões sazonais de vento e precipitação na região bem como o regime de ventos que antecederam a detecção de sistemas cúspide/baía. Esta estação é mantida pelo Instituto Nacional de Meteorologia (www.inmet.gov.br), de onde foram adquiridos os referidos dados.

2.4. Procedimentos em laboratório

O macrozoobentos foi triado e identificado ao menor táxon possível. Anfípodes gamarídeos *Phoxocephalopsis zimmeri*, *Puelche orensanzi* e *Eophoxocephalopsis* sp. (Phoxocephalopsidae) e espécies não identificadas de Platyischnopidae foram muito danificadas pelo peneiramento das amostras em campo, impedindo uma precisa identificação dos mesmos. Assim, a nomenclatura de Família foi adotada como a menor resolução taxonômica para os anfípodes.

Espécies intermareais como *Amarilladesma mactroides* (Reeve, 1854); *Donax hanleyanus* Philippi, 1847; *Emerita brasiliensis* Schmitt, 1935 e *Excrolana armata* (Dana, 1853) foram medidos em laboratório com o auxílio de escala milimétrica acoplada à lupa ou paquímetro dependendo do tamanho dos indivíduos (ambos $\pm 0,1$ mm), classificando os indivíduos em distintas classes de tamanho (recrutas a adultos). Esta análise também foi executada para o poliqueta *Spio gaucha*, ainda que os indivíduos não tenham sido medidos/separados em classes de tamanho.

Os bivalves *A. mactroides* e *D. hanleyanus* foram agrupados em distintas classes de tamanho de acordo com o comprimento antero-posterior de suas conchas (Defeo, 1998): *A. mactroides* recrutas (<10,0 mm), juvenis (10,1–42,9 mm) e adultos (>43,0 mm); e *D. hanleyanus* recrutas (<5,0 mm), juvenis (5,1–14,9 mm) e adultos (>15,0 mm). Hipídeos *E. brasiliensis* foram agrupados como recrutas (<5,0 mm) e juvenis/adultos (>5,0 mm) com base no comprimento da carapaça (Delgado & Defeo, 2006). Isópodes *E. armata* foram classificados como recrutas/juvenis (<3,0 mm) e adultos (>3,0 mm) com base no comprimento corporal cephalon-telson (Petraço *et al.*, 2010).

2.5. Análises estatísticas

A densidade dos migradores mareais foi separada nas respectivas classes de tamanho *e.g.*, em determinada amostra, a densidade total de *Amarilladesma mactroides* foi dividida em densidades parciais de adultos, juvenis e recrutas.

Análises exploratórias multivariadas foram executadas objetivando-se avaliar as possíveis variações espaciais do macrozoobentos nas áreas monitoradas. As amostras biológicas foram agrupadas e analisadas segundo fatores espaciais, com ênfase na comparação cúspides *x* baías. Análises de escalonamento multidimensional (MDS) foram executadas com base nas abundâncias padronizadas (pelo total) e transformadas (raiz-quarta), a partir de índices Bray-Curtis de similaridade (Clarke & Warwick, 2001). A significância dos agrupamentos foi verificada através de Análises de Similaridade (ANOSIM; $p < 0,05$) e de Percentual de Similaridade (SIMPER) quando significativas, evidenciando as principais espécies responsáveis pelas dissimilaridades. Espécies raras (<10% de ocorrência) e/ou pouco abundantes ($\leq 0,05\%$ do total) foram excluídas destas análises, todas executadas através do software PRIMER v.6 (Clarke & Gorley, 2006).

As áreas monitoradas foram espacialmente comparadas quanto às características ambientais (declividade, características granulométricas e teor de matéria orgânica) e seus atributos ecológicos (riqueza de espécies e densidade do macrozoobentos), sendo testados os pré-requisitos para a aplicação de análises ANOVA e *t* de Student. Uma vez que os dados apresentaram uma distribuição não-normal (Kolmogorov-Smirnov; $p < 0,05$) e variâncias desiguais (Levene; $p < 0,05$), testes não paramétricos de Kruskal-Wallis (*K-W*; controles 1–3 *x* cúspides *x* baías) com testes *post-hoc* de Dunn (se *K-W* $p < 0,05$) e testes de Wilcoxon-Mann-Whitney (Mann-Whitney *U*; cúspides *x* baías) foram executados com o auxílio dos softwares livres Action v.2.6 (Estatcamp, 2013) e R v.2.5.1. (R Development Core Team, 2007).

3. Resultados

3.1. Caracterização ambiental e dos sistemas cúspide/baía

Durante as expedições amostrais, a presença de sistemas cúspide/baía foi sazonalmente variável ao longo dos 40 km monitorados, sendo detectadas estas feições durante a primavera 2010 (expedições 1 e 4) e no verão 2011 (expedições 2 e 4), apenas

nas estações quentes. Estados morfodinâmicos intermediários predominaram durante as expedições, variando entre os estados “Banco Transversal” (primavera) e “Banco/Praia Rítmicos” (verão).

Maiores amplitudes de altura e período das ondas foram observados na primavera (20–70 cm; 9–12 s) em relação ao verão (60–70 cm; 7–8 s). Distintos padrões sazonais de vento foram evidenciados, sendo predominantes os ventos de SW–E na primavera (59,7%) e E–NE no verão (58,9%). Ventos fortes dos quadrantes E–S (média 3,1–5,6 m s⁻¹; rajadas 6,4–10,1 m s⁻¹) antecederam a detecção/amostragem dos sistemas cúspide/baía. Baixos valores de precipitação acumulada (média sazonal) foram registrados na primavera (34,9 mm) e também no verão (45,7 mm). Quanto às correntes de deriva litorânea, predominaram durante as expedições aquelas de sentido SW, com exceção da expedição verão 2, de sentido NE.

Feições mais suaves foram registradas nas expedições primavera 1 (6 m de cúspide; 74 m de baía Sul) e verão 2 (13 m; 130 m Sul) e mais acentuadas nas expedições primavera 4 (15 m; 60 m Norte) e verão 4 (15 m; 30 m Sul), evidenciando variações horizontais na linha de costa e na configuração dos sistemas cúspide/baía. Substratos de areia fina (0,17–0,25 mm) com elevado grau de seleção foram registrados em ambas as áreas das feições monitoradas, não sendo evidenciadas diferenças espaciais significativas ($K-W_p > 0,05$). Menores valores de matéria orgânica (M.O.) no sedimento foram observados nas baías (0,12–0,64%) quando comparadas às cúspides (0,16–0,79%) e áreas controle (0,18–0,85%), ainda que não tenham sido observadas diferenças espaciais significativas ($K-W_p > 0,05$).

Maiores declividades do perfil praiial foram significativamente ($K-W_p < 0,05$) associadas às cúspides (3–5°) quando comparadas às baías e áreas controle (1–3°), ao longo das expedições amostrais (Fig. 2). Variações de largura das zonas de varrido foram relacionadas à declividade do perfil praiial, sendo as menores larguras registradas nas áreas de cúspides (6–9 m) e as maiores nas baías (13–19 m) e controles (8–24 m).

3.2. Distribuição do macrozoobentos nas áreas controle e de cúspides/baías

Um total de 112.709 indivíduos foi coletado nos sistemas cúspide/baía e nas áreas controle, sendo classificados em pelo menos 18 táxons macrozoobentônicos (além de Chaetognatha e Mysidacea): 7 Crustacea (além dos anfípodes Phoxocephalopsidae e Platyischnopidae); 4 Polychaeta; 4 Mollusca (entre Bivalvia e Gastropoda) e Nemertea

(classe Anopla). Em termos de riqueza de espécies, não foram observadas diferenças espaciais significativas entre as áreas monitoradas ($K-W_p > 0,05$).

Elevadas dominâncias numéricas foram associadas ao bivalve *Amarilladesma mactroides* (42,4%; a maioria recrutas), ao poliqueta *Spio gaucha* (34,1%), ao bivalve *Donax hanleyanus* (9,9%; a maioria recrutas) e aos anfípodes Phoxocephalopsidae, Platyschnopidae e *Bathyporeiapus bisetosus* (3,6% cada). Expressivas densidades estiveram associadas às expedições de primavera, em especial nas áreas controle 2–3 (primavera 1) e 1–3 (primavera 4), onde as elevadas densidades de *A. mactroides* recrutas (até 242.645 ± 55.900 ind. m^{-2}) e de *S. gaucha* (até 112.957 ± 21.336 ind. m^{-2}) foram responsáveis pelas diferenças espaciais significativas (Fig. 3). Menores densidades foram registradas nas expedições de verão, ainda que *D. hanleyanus* recrutas (até 24.022 ± 4.507 ind. m^{-2}) e *A. mactroides* recrutas tenham influenciado positivamente as densidades totais registradas em algumas áreas amostrais *e.g.*, áreas controle 2–3 (Fig. 3).

Análises multivariadas MDS e ANOSIM evidenciaram diferenças espaciais significativas na composição e estrutura do macrozoobentos, tanto na primavera (Global $p < 0,001/R = 0,360-0,427$) quanto no verão (Global $p < 0,001/R = 0,169-0,301$). Análises posteriores envolvendo apenas a comparação entre as áreas de cúspides e de baías também revelaram dissimilaridades significativas (Fig. 4), com exceção à expedição Verão 2 ($p = 0,128/R = 103$). As principais espécies ou grupos taxonômicos responsáveis pelas diferenças espaciais observadas foram aquelas de ocorrência constante e/ou elevadas densidades em uma das feições (Tab. 1) ou que foram exclusivamente associadas à determinada área, em determinada expedição *e.g.*, *Thoracophelia furcifera* (cúspide); Mysidacea, *Hemipodia californiensis* e Nemertea (baía).

Quando comparadas as densidades macrozoobentônicas nas áreas de cúspides e de baías, distintos padrões de ocupação espacial foram observados (Tab. 2). As densidades dos bivalves *Amarilladesma mactroides* e *Donax hanleyanus* foram elevadas e significativamente associadas às baías – em diferentes classes de tamanho – embora a presença de recrutas nas cúspides, em algumas expedições, tenha sido responsável por diferenças espaciais não significativas. O poliqueta *Spio gaucha* e anfípodes Platyschnopidae foram registrados em densidades elevadas nas cúspides e nas baías, não tendo sido observadas diferenças espaciais significativas entre as áreas. Grandes densidades também foram registradas para os anfípodes *Bathyporeiapus bisetosus* e Phoxocephalopsidae, sendo os primeiros significativamente associados às cúspides e os

últimos às baías. Os crustáceos *Emerita brasiliensis* e *Excirolana armata*, quando presentes, foram associados de maneira significativa às cúspides, ainda que indivíduos com tamanho reduzido (*i.e.*, juvenis e/ou recrutas) nas áreas de baías, tenham sido responsáveis por diferenças espaciais não significativas em algumas expedições.

4. Discussão

A evolução de sistemas cúspide/baía é um processo morfodinâmico relativamente rápido, sendo necessárias algumas horas (poucos dias) para sua formação a partir de um perfil praiado plano. Sua destruição também se caracteriza como um processo rápido e está comumente associado às condições de elevada energia e de potencial erosivo resultantes da ação de tempestades e/ou da presença de fortes correntes de deriva litorânea (Miller *et al.*, 1989). A ocorrência (e posterior detecção) destes sistemas apenas nas estações quentes pode ser relacionada aos regimes de onda no extremo sul do Brasil (Tomazelli & Villwock, 1992; Figueiredo, 2013), os quais modificam sazonalmente o perfil praiado (Calliari & Klein, 1993): perfis acrescivos predominam durante a primavera/verão, enquanto perfis erosivos são frequentemente registrados durante o outono/inverno.

Além dos processos erosivos, a persistência de perfis de acreção também pode resultar na destruição dos sistemas cúspide/baía devido ao preenchimento das áreas de baía, ao soterramento das cúspides e ao desenvolvimento de uma berma contínua ao longo da costa (Almar *et al.*, 2008), inclusive sob condições de baixa energia de ondas (Masselink *et al.*, 1997). Os 40 km de costa monitorados apresentam elevados índices de mobilidade do pós-praia (CV *sensu* Short & Hesp 1982), indicando uma maior suscetibilidade à eventos de deposição/erosão (Calliari & Klein, 1993). Variações temporais intra-sazonais na ocorrência destes sistemas podem ser então resultantes da persistência sazonal (primavera/verão) de processos acrescivos (Calliari & Klein, 1993) e de alterações de curto-prazo na linha de costa causadas por tempestades (Serau & Calliari, 2003), frequentemente registradas durante a primavera/verão no extremo sul do Brasil (Barletta & Calliari, 2003).

Ventos fortes dos quadrantes E-S (até 10 m s^{-1}) antecederam a detecção de sistemas cúspide/baía, os quais podem influenciar significativamente os padrões de distribuição do macrozoobentos. Neste litoral, variações de curto-prazo no nível do mar são principalmente influenciados por eventos meteorológicos (*e.g.*, tempestades e

ciclones extratropicais), onde ventos do quadrante sul (principalmente SW) podem elevar o nível da água até a base das dunas (Calliari *et al.*, 1998; Barletta & Calliari, 2003), alterando os padrões de distribuição horizontal da fauna (Neves *et al.*, 2012). Baixos valores de precipitação foram registrados no presente monitoramento, não contribuindo, entretanto, para alterações significativas nos padrões de distribuição das principais populações intermareais. A elevada descarga de água doce proveniente de canais artificiais e/ou sangradouros permanentes alimentados pelo regime pluviométrico pode afetar negativamente a distribuição e abundância do macrozoobentos (Lercari & Defeo, 2003; Gandara-Martins *et al.*, 2014), principalmente no inverno, um período de elevada precipitação (Lercari *et al.*, 2002).

Considerando-se apenas os estados morfodinâmicos extremos, praias reflectivas apresentam maior vulnerabilidade e resiliência a processos erosivos quando comparadas às praias dissipativas, ambientes resistentes e de reduzida capacidade de recuperação do perfil praial (Alves & Pezzuto, 2009). Quando perturbados por processos erosivos, o macrozoobentos tende a se re-organizar e retornar à distribuição pré-evento de maneira mais rápida que o substrato, de acordo com a disponibilidade de sedimento e a morfodinâmica (Alves & Pezzuto, 2009; Harris *et al.*, 2011). Estados intermediários foram registrados neste estudo variando entre “Banco Transversal” (com características tendendo à reflectivas) e “Banco/Praia Rítmicos” (desenvolvido a partir de um perfil dissipativo e acrescional), contribuindo negativamente para as dissimilaridades espaciais intra-sazonais (em especial na expedição verão 2). A dinâmica da zona de varrido em ambientes de maior energia (*i.e.*, tendendo à dissipativos) é capaz de alterar os padrões de distribuição da fauna pela intensa ação de ondas, além de produzir um enfraquecimento estrutural dos sistemas cúspides/baías (James, 1999).

Substratos de areia fina foram registrados em ambas as áreas destes sistemas, sendo as principais diferenças espaciais aquelas relacionadas à declividade do perfil praial: maiores declividades nas cúspides e menores nas baías, nas quais foram registradas elevadas concentrações de adultos e juvenis dos bivalves *Amarilladesma mactroides* e *Donax hanleyanus* (quando presentes). A concentração de bivalves nas baías pode ser atribuída ao maior aporte passivo de larvas e/ou à concentração de alimento em suspensão (Defeo *et al.*, 1986; Schoeman & Richardson, 2002), podendo ainda resultar da preferência ativa destas espécies por áreas de menor hidrodinâmica e declividade, ambientes mais propícios à atividade alimentar de bivalves filtradores *e.g.*, *Donax faba* e *Donacilla angusta* em ambientes reflectivos (McLachlan & Hesp, 1984).

Assim, a relação inversa entre a declividade praias e a concentração de bivalves fica evidente e parece ser independente das feições geomorfológicas, uma vez que bivalves também podem ser significativamente associados às cúspides desde que estas possuam uma menor declividade em relação às baías, como registrado para populações de *Donax serra* (Donn *et al.*, 1986) e *Donax variabilis* (Loesch, 1957) em ambientes praias com estados dissipativos/intermediários.

O deslocamento de indivíduos para regiões de menor declividade também pode ser resultante da movimentação passiva por ação do varrido e/ou por influência de correntes de deriva litorânea, independente do tamanho corporal. Em praias reflectivas onde cúspides praias são bem desenvolvidas, a ação hidrodinâmica da zona de varrido pode transportar bivalves de todos os tamanhos ao longo de um gradiente entre as áreas de cúspide e de baía, onde se concentram (McLachlan & Hesp, 1984). Por outro lado, uma maior ação hidrodinâmica em praias intermediárias, além de reduzir o desenvolvimento de cúspides praias, também pode determinar um padrão passivo de distribuição para *Donax deltoides* recrutas (<20 mm) vivendo perto da superfície, onde estarão sujeitos a elevadas taxas de deslocamento e consequente concentração nas baías (James, 1999).

Grandes densidades de recrutas *Amarilladesma mactroides* (<10 mm) e *Donax hanleyanus* (<5 mm) foram registradas simultaneamente nas baías e nas cúspides durante algumas expedições, sendo este padrão de distribuição aleatório o resultado de um deslocamento passivo de pequenos indivíduos ocupando o epistrato: bivalves *A. mactroides* ocorrem perto da superfície apenas quando recrutas (Coscarón, 1959; Narchi, 1981) enquanto *D. hanleyanus* são encontrados nos primeiros centímetros de sedimento mesmo quando adultos, por possuírem sífões curtos (Penchaszadeh & Olivier, 1975).

Grandes concentrações de nemertíneos foram associadas às baías, possivelmente em função de gradientes hidrodinâmicos e correntes de deriva, como também registrado por McLachlan & Hesp (1984): organismos da meiofauna (*e.g.*, copépodes, oligoquetas, nematódeos e turbelários) exibiram reduzidas densidades nas cúspides e maiores em direção às baías em resposta à ação hidrodinâmica. Esta grande oferta de alimento também pode ter favorecido o deslocamento de espécies como *Hemipodia californiensis* para as áreas de baía, um poliqueta predador ativo de elevado nível trófico (Lercari *et al.*, 2010). Exibindo uma maior mobilidade no epistrato da zona de surfe, organismos como misidáceos e anfípodes são capazes de exibir um padrão uniforme de distribuição

entre as áreas de sistemas cúspides/baías, ainda que fêmeas ovígeras de misidáceos procurem regiões de menor hidrodinâmica *i.e.*, as baías (McLachlan & Hesp, 1984).

Estes padrões de dispersão ativa entre as diferentes áreas dos sistemas também podem ter influenciado na distribuição uniforme de anfípodes Platyschnopidae e do poliqueta *Spio gaucha*, este último de elevada densidade e biomassa ao longo do perfil praiial (Santos, 1991; 1994). Poliquetas *Scolecipis* sp. se alimentam predominantemente de partículas em suspensão no intermareal mas podem se comportar como comedores de depósito sob condições de calmaria e baixa hidrodinâmica (Pardo & Amaral, 2004) sendo assim capazes de ocupar ambas as áreas de um sistema cúspide/baía. Anfípodes omnívoros/detrítívoros como *Bathyporeiapus bisetosus* e Phoxocephalopsidae são capazes de utilizar parte da produtividade primária (e até mesmo secundária) para sua nutrição na zona de surfe, onde diatomáceas em suspensão/depositadas e detritos orgânicos se configuram como importantes fontes de alimento (Escofet, 1973; Lercari *et al.*, 2010). Anfípodes *B. bisetosus* estiveram associados significativamente às cúspides, onde podem se aproveitar da considerável habilidade de natação e capacidade de enterramento (Escofet, 1973) para compensar a elevada hidrodinâmica nestas áreas.

Densas concentrações de hipídeos *Emerita brasiliensis* (suspensívoros) e isópodes *Exciorolana armata* (necrófagos) estiveram associadas às cúspides, onde foram registradas de maneira significativa e por vezes exclusiva. Esta concentração de indivíduos em cúspides praiiais tem sido reportada por diversos autores em praias intermediárias/reflectivas, onde concentrações de *Emerita analoga* são associadas às cúspides como uma resposta ativa dos indivíduos ao movimento gerado por correntes longitudinais (Dillery & Knapp, 1970), pela redução da componente lateral da velocidade de ondas na zona de varrido (Cubit, 1969) e por fatores físicos da praia *e.g.*, temperatura da água, umidade do substrato, ação de marés e inclinação da praia (Perry, 1980).

Por outro lado, densas concentrações de *Emerita talpoida* foram registradas em áreas de baía em função da reduzida energia de ondas e menor hidrodinâmica (Bowman & Dolan, 1985), assim como evidenciado em praias intermedárias/dissipativas de granulometria média/fina e grande declividade (3–8°), onde grandes concentrações de *Emerita brasiliensis* e *Exciorolana armata* estiveram associadas às áreas de baía (Giménez & Yannicelli, 2000). No presente estudo, *E. brasiliensis* e *E. armata* podem ter se aproveitado da maior oferta de matéria orgânica presente nas cúspides e também se deslocado ativamente para aquelas áreas de menor hidrodinâmica (*i.e.*, as baías),

devido à grande capacidade de natação observado em *Excirolana* spp. (Yannicelli *et al.*, 2002) e de rápido enterramento em *Emerita* spp. (Dugan *et al.*, 2000; Lastra *et al.*, 2004), inclusive quando recrutas/juvenis.

Populações macrozoobentônicas tendem a se concentrar em manchas elípticas (na escala de m à km) ao longo da praia (Defeo *et al.*, 1986; Giménez & Yannicelli, 1997). Uma vez que cúspides praias são feições geomorfológicas que ocorrem ao longo de uma praia, pequenas variações na concentração de indivíduos entre transectos amostrais (na escala de m) podem determinar variações espaciais de pequena escala (James, 1999). A concentração de indivíduos em múltiplas manchas também pode influenciar os padrões de distribuição horizontal da macrofauna em ambientes intermediários/dissipativos em função da micro-topografia de um sistema cúspide/baía (Giménez & Yannicelli, 2000), além da natureza espaço-temporalmente instável destes sistemas (Masselink *et al.*, 1997; Coco *et al.*, 1999).

Gradientes verticais na distribuição/zonação do macrozoobentos são capazes de alterar temporalmente os padrões de distribuição horizontais da macrofauna, além de afetar seus atributos ecológicos como riqueza e densidade (Defeo *et al.*, 1992; Jaramillo *et al.*, 1993; Veloso *et al.*, 2003; Neves *et al.*, 2007). Interações interespecíficas por espaço e recursos alimentares são observadas entre *Amarilladesma mactroides* e *Donax hanleyanus* (Defeo & de Alava, 1995) e entre *Emerita* spp. e *Donax* spp. (Dugan *et al.*, 2004), além de interações intra-específicas registradas entre *Excirolana* spp. (de Alava & Defeo, 1991; Defeo *et al.*, 1997), as quais podem determinar uma segregação espacial tão significativa quanto a gerada pela presença de sistemas cúspide/baía. Fontes adicionais de variabilidade espacial podem incluir as taxas de deslocamento ativo das espécies intermareais, sendo observados para o hipídeo *Emerita analoga* movimentos horizontais entre 4,5–139,7 m dia⁻¹ (Dillery & Knapp, 1970), um deslocamento significativamente maior do que o registrado para o bivalve *D. serra*, < 0,24 m dia⁻¹ (Dugan & McLachlan, 1999).

5. Conclusões

A formação, desenvolvimento e manutenção de cúspides praias no extremo sul do Brasil, um litoral arenoso predominantemente intermediário, são temporalmente influenciados pela variação sazonal do perfil praias e pelas variações de curto prazo

geradas por eventos meteorológicos como tempestades e ciclones. Entretanto, variações espaciais nas características ambientais da praia não são observadas entre as diferentes áreas que compõem os sistemas cúspide/baía, com exceção à declividade praial.

Bivalves *Amarilladesma mactroides* e *Donax hanleyanus* ocorrem ativamente em densas concentrações associadas às baías, ainda que recrutas destas espécies sejam passivamente distribuídas ao longo dos sistemas como resultado da ação hidrodinâmica. Poliquetas *Spio gaucha* não parecem ter sido influenciados pela presença destas feições geomorfológicas, onde podem ter se aproveitado de sua plasticidade alimentar para ocupar ambas as áreas do sistema, independentemente da hidrodinâmica local.

Organismos de maior mobilidade como os anfípodes e o poliqueta *Hemipodia californiensis* podem selecionar ativamente as áreas mais favoráveis à sua alimentação. Elevadas densidades de *Emerita brasiliensis* e *Excirolana armata* foram associadas às cúspides, se aproveitando de sua elevada capacidade de deslocamento (*E. brasiliensis*) e natação (*E. armata*) para ocupar áreas com maior disponibilidade de alimento e/ou menor hidrodinâmica.

Além dos fatores abióticos e das fontes de variação resultantes do desenho amostral, as interações biológicas intra-/interespecíficas também podem desempenhar um papel fundamental nos padrões de distribuição horizontal de populações macrozoobentônicas que ocorrem em praias arenosas intermediárias.

6. Referências

- Almar, R.; Coco, G.; Bryan, K.R.; Huntley, D.A.; Short, A.D. & Senechal, N. 2008. Video observations of beach cusp morphodynamics. *Mar. Geol.* 254: 216-223.
- Alves, E.S. & Pezzuto, P.R. 2009. Effect of cold fronts on the benthic macrofauna of exposed sandy beaches with contrasting morphodynamics. *Braz. J. Oceanogr.* 57(2): 73-96.
- Barletta, R.C. & Calliari, L.J. 2003. An assessment of the atmospheric and wave aspects determining beach morphodynamic characteristics along the central coast of RS state, Southern Brazil. *J. Coast. Res.* 35(SI): 300-308.
- Borzone, C.A. & Gianuca, N.M. 1990. A zonação infralitoral em praias arenosas expostas. *Publicações ACIESP.* 71(3): 280-293.
- Brazeiro, A. 1999. Community patterns in sandy beaches of Chile: richness, composition, distribution and abundance of species. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 72: 93-105.
- Bowman, M.L. & Dolan, R. 1985. The relationship of *Emerita talpoida* to beach characteristics. *J. Coast. Res.* 1(2): 151-163.
- Calliari, L.J. & Klein, A.H.F. 1993. Características morfodinâmicas e sedimentológicas das praias oceânicas entre Rio Grande e Chuí, RS. *Pesq. Geocienc.* 20(1): 48-56.
- Calliari, L.J., Klein, A.H.F. & Barros, F.C.R. 1996. Beach differentiation along the Rio Grande do Sul coastline (Southern Brazil). *Rev. Chil. Hist. Nat.* 69: 485-493.
- Calliari, L.J.; Tozzi, H.A.M. & Klein, A.H.F. 1998. Beach morphology and coastline erosion associated with storm surge in Southern Brazil - Rio Grande to Chuí, RS. *An. Acad. Bras. Cienc.* 70(2): 231-247.
- Camargo, M.G. 2006. SysGran: Um sistema de código aberto para análises granulométricas do sedimento. *Rev. Bras. Geocienc.* 36(2): 371-378.
- Clarke, K.R. & Gorley, R.N. 2006. *PRIMER v6: User Manual/Tutorial.* Plymouth: PRIMER-E. 192p.
- Clarke, K.R. & Warwick, R.M. 2001. *Changes in Marine Communities: an approach to statistical analysis and interpretation.* Plymouth: PRIMER-E. 173p.
- Coco, G.; O'Hare, T.J. & Huntley, D.A. 1999. Beach Cusps: a comparison of data and theories for their formation. *J. Coast. Res.* 15(3): 741-749.

- Coscarón, S. 1959. La almeja amarilla (*Mesodesma (T.) mactroides* Deshayes) de la costa de la Provincia de Buenos Aires. Agrop. Publ. Tec. 1(3): 1-66.
- Cubit, J. 1969. Behavior and physical factors causing migration and aggregation of the sand crab *Emerita analoga* (Stimpson). Ecology. 50(1): 118-123.
- Davies, B.E. 1974. Loss-on-ignition as an estimate of soil organic matter. Soil Sci. Soc. Am. J. 38: 150-151.
- de Alava, A. & Defeo, O. 1991. Distributional pattern and population dynamics of *Exciroлана armata* (Isopoda: Cirolanidae) in a Uruguayan sandy beach. Est. Coast. Shelf Sci. 33: 433-444.
- Defeo, O. 1998. Testing hypotheses on recruitment, growth, and mortality in exploited bivalves: an experimental perspective. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 125: 257-264.
- Defeo, O. & de Alava, A. 1995. Effects of human activities on long-term trends in sandy beach populations: the wedge clam *Donax hanleyanus* in Uruguay. Mar. Ecol. Prog. Ser. 123: 73-82.
- Defeo, O. & McLachlan, A. 2005. Patterns, processes and regulatory mechanisms in sandy beach macrofauna: a multi-scale analysis. Mar. Ecol. Prog. Ser. 295: 1-20.
- Defeo, O. & McLachlan, A. 2011. Coupling between macrofauna community structure and beach type: a deconstructive meta-analysis. Mar. Ecol. Prog. Ser. 433: 29-41.
- Defeo, O.; Layerle, C. & Masello, A. 1986. Spatial and temporal structure of the yellow clam *Mesodesma mactroides* (Deshayes, 1854) in Uruguay. Medio Ambiente (Chile). 8: 48-57.
- Defeo, O.; Jaramillo, E. & Lyonnet, A. 1992. Community structure and intertidal zonation of the macroinfauna on the Atlantic coast of Uruguay. J. Coast. Res. 8(4): 830-839.
- Defeo, O.; Brazeiro, A.; de Alava, A. & Riestra, G. 1997. Is sandy beach macrofauna only physically controlled? Role of substrate and competition in isopods. Est. Coast. Shelf Sci. 45: 453-462.
- Delgado, E. & Defeo, O. 2006. A complex sexual cycle in sandy beaches: the reproductive strategy of *Emerita brasiliensis* (Decapoda: Anomura). J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 86: 361-368.
- Dillery, D.G., Knapp, L.V. 1970. Longshore movements of the sand crab, *Emerita analoga* (Decapoda, Hippidae). Crustaceana. 18(3): 233-240.

- Donn, J.E.; Clark, D.J.; McLachlan, A. & du Toit, P. 1986. Distribution and abundance of *Donax serra* Röding (Bivalvia: Donacidae) as related to beach morphology. I. Semilunar migrations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 102: 121-131.
- Dugan, J.E. & McLachlan, A. 1999. An assessment of longshore movement in *Donax serra* Röding (Bivalvia: Donacidae) on an exposed sandy beach. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 234: 111-124.
- Dugan, J.E.; Hubbard, D.M. & Lastra, M. 2000. Burrowing abilities and swash behavior of three crabs, *Emerita analoga* Stimpson, *Blepharipoda occidentalis* Randall, and *Lepidopa californica* Efford (Anomura, Hippoidea), of exposed sandy beaches. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 255: 229-245.
- Emery, K.O. 1961. A simple method of measuring beach profiles. *Limnol. Oceanogr.* 6: 90-93.
- Escofet, A. 1973. Observaciones sobre alimentación y hábitos cavadores en *Bathyporeiapus ruffoi* y *Bathyporeiapus bisetosus* (Amphipoda: Oedicerotidae). *Physis.* 32(84): 95-103.
- Estatcamp, 2013. Action software. Estatcamp Consultoria Estatística em Qualidade. <http://www.portalaction.com.br/>.
- Figueiredo, S.A. 2013. Modelling climate change effects in southern Brazil. *J. Coast. Res.* 65(SI): 1933-1938.
- Folk, R.L. & Ward, W.C. 1957. Brazos River bar: A study in the significance of grain size parameters. *J. Sed. Petrol.* 27(1): 3-26.
- Gandara-Martins, A.L.; Borzone, C.A.; Guilherme, P.D.B. & Vieira, J.V. 2014. Spatial effects of a washout on sandy beach macrofauna zonation and abundance. *J. Coast. Res.* <http://dx.doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-13-00154.1>.
- Garcia, V.M.T. & Gianuca, N.M. 1997. The beach and surf zone. In: Seeliger, U., Odebrecht, C. & Castello, J.P. (Eds.). *Subtropical Convergence Environments: The Coast and Sea in the Southwestern Atlantic*. Berlin: Springer-Verlag. pp. 166-170.
- Gianuca, N.M. 1997. Benthic beach invertebrates. In: Seeliger, U., Odebrecht, C. & Castello, J.P. (Eds.). *Subtropical Convergence Environments: The Coast and Sea in the Southwestern Atlantic*. Berlin: Springer-Verlag. pp. 114-117.
- Gibbs, R.J.; Matthews, D. & Link, D.A. 1971. The relationship between sphere size and settling velocity. *J. Sed. Petrol.* 41(1): 7-18.

- Giménez, L. & Yannicelli, B. 1997. Variability of zonation patterns in temperate microtidal Uruguayan beaches with different morphodynamic types. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 160: 197-207.
- Giménez, L. & Yannicelli, B. 2000. Longshore patterns of distribution of macroinfauna on a Uruguayan sandy beach: an analysis at different spatial scales and of their potential causes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 199: 111-125.
- Harris, L.; Nel, R.; Smale, M. & Schoeman, D. 2011. Swashed away? Storm impacts on sandy beach macrofaunal communities. *Est. Coast. Shelf Sci.* 94: 210-221.
- James, R.J. 1999. Cusps and pipis on a sandy ocean beach in New South Wales. *Aust. J. Ecol.* 24: 587-592.
- James, R.J. & Fairweather, P.G. 1996. Spatial variation of intertidal macrofauna on a sandy ocean beach in Australia. *Est. Coast. Shelf Sci.* 43: 81-107.
- Jaramillo, E.; McLachlan, A. & Coetzee, P. 1993. Intertidal zonation patterns of macroinfauna over a range of exposed sandy beaches in south-central Chile. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 101:105-117.
- Krusche, N.; Saraiva, J.M.B. & Reboita, M.S. 2003. Normais Climatológicas Provisórias de 1991 a 2000 para Rio Grande, RS. Rio Grande: Editora FURG. 84p.
- Lastra, M.; Jaramillo, E.; López, J.; Contreras, H.; Duarte, C. & Rodríguez, G. 2004. Population abundances, tidal movement, burrowing ability and oxygen uptake of *Emerita analoga* (Stimpson) (Crustacea, Anomura) on a sandy beach of South-Central Chile. *Mar. Ecol.* 25(1): 71-89.
- Lastra, M.; de La Huz, R.; Sánchez-Mata, A.G.; Rodil, I.F.; Aerts, K.; Beloso, S. & López, J. 2006. Ecology of exposed sandy beaches in northern Spain: environmental factors controlling macrofauna communities. *J. Sea Res.* 55: 128-140.
- Lercari, D. & Defeo, O. 2003. Variation of a sandy beach macrobenthic community along a human-induced environmental gradient. *Est. Coast. Shelf Sci.* 58: 17-24.
- Lercari, D. & Defeo, O. 2006. Large-scale diversity and abundance trends in sandy beach macrofauna along full gradients of salinity and morphodynamics. *Est. Coast. Shelf Sci.* 68: 27-35.
- Lercari, D.; Defeo, O. & Celentano, E. 2002. Consequences of a freshwater canal discharge on the benthic community and its habitat on an exposed sandy beach. *Mar. Poll. Bull.* 44: 1397-1404.

- Lercari, D.; Bergamino, L. & Defeo, O. 2010. Trophic models in sandy beaches with contrasting morphodynamics: comparing ecosystem structure and biomass flow. *Ecol. Model.* 221: 2751-2759.
- Loesch, H.C. 1957. Studies of the ecology of two species of *Donax* on Mustang Island, Texas. *Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Tex.* 4: 201-227.
- Masselink, G. & Short, A.D. 1993. The effect of tide range on beach morphodynamics and morphology: a conceptual beach model. *J. Coast. Res.* 9: 785-800.
- Masselink, G.; Hegge, B.J. & Pattiaratchi, C.B. 1997. Beach cusp morphodynamics. *Earth Surf. Process. Landf.* 22: 1139-1155.
- McLachlan, A. 1980a. The definition of sandy beaches in relation to exposure: a simple rating system. *S. Afr. J. Sci.* 76: 137-138.
- McLachlan, A. 1980b. Exposed sandy beaches as semi-closed ecosystems. *Mar. Environm. Res.* 4, 59-63.
- McLachlan, A. 1996. Physical factors in benthic ecology: effects of changing sand particle size on beach fauna. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 131: 205-217.
- McLachlan, A. & Dorvlo, A. 2005. Global patterns in sandy beach macrobenthic communities. *J. Coast. Res.* 21(4): 674-687.
- McLachlan, A. & Hesp, D. 1984. Faunal response to morphology and water circulation of a sandy beach with cusp. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 19: 133-144.
- Miller, J.R.; Miller, S.M.O.; Torzynski, C.A. & Kochel, R.C. 1989. Beach cusp destruction, formation, and evolution during and subsequent to an extratropical storm, Duck, North Carolina. *J. Geol.* 97(6): 749-760.
- Narchi, W. 1981. Aspects of the adaptive morphology of *Mesodesma mactroides* (Bivalvia: Mesodesmatidae). *Malacologia.* 21(1-2): 95-110.
- Neves, L.P.; Silva, P.S.R. & Bemvenuti, C.E. 2007. Zonation of benthic macrofauna on Cassino beach, southernmost Brazil. *Braz. J. Oceanogr.* 55(4): 293-307.
- Neves, L.P.; Silva, P.S.R. & Bemvenuti, C.E. 2012. Distribuição horizontal da macrofauna bentônica na praia do Cassino, extremo sul do Brasil. *Iheringia Zool.* 102(3): 245-253.
- Odebrecht, C.; Du Preez, D.R.; Abreu, P.C. & Campbell, E.E. 2013. Surf zone diatoms: a review of the drivers, patterns and role in sandy beaches food chains. *Est. Coast. Shelf Sci.* <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2013.07.011>.
- Pardo, E.V. & Amaral, A.C.Z. 2004. Feeding behavior of *Scolelepis* sp. (Polychaeta: Spionidae). *Braz. J. Oceanogr.* 52(1): 75-79.

- Parise, C.K.; Calliari, L.J. & Krusche, N. 2009. Extreme storm surges in the south of Brazil: atmospheric conditions and shore erosion. *Braz. J. Oceanogr.* 57(3): 175-188.
- Penchaszadeh, P.E. & Olivier, S.R. 1975. Ecología de una población de “Berberecho” (*Donax hanleyanus*) en Villa Gesell, Argentina. *Malacologia.* 15(1): 133-146.
- Pereira, P.S.; Calliari, L.J. & Barletta, R.C. 2010. Heterogeneity and homogeneity of Southern Brazilian beaches: A morphodynamic and statistical approach. *Cont. Shelf Res.* 30: 270-280.
- Perry, D.M. 1980. Factors influencing aggregation patterns in the sand crab *Emerita analoga* (Crustacea: Hippidae). *Oecologia.* 45: 379-384.
- Petracco, M.; Cardoso, R.S. & Corbisier, T.N. 2010. Population biology of *Excirolana armata* (Dana, 1853) (Isopoda, Cirolanidae) on an exposed sandy beach in Southeastern Brazil. *Mar. Ecol.* 31: 330-340.
- R Development Core Team, 2007. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org>.
- Santos, P. J. P. 1991. Morphodynamical influence of a temporary freshwater stream on the population dynamics of *Scolelepis gaucha* (Polychaeta: Spionidae) on a sandy beach in Southern Brazil. *Bull. Mar. Sci.* 48(3): 657-664.
- Santos, P.J.P. 1994. Population dynamics and production of *Scolelepis gaucha* (Polychaeta: Spionidae) on the sandy beaches of Southern Brazil. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 110: 159-165.
- Saraiva, J.M.B.; Bedran, C. & Carneiro, C. 2003. Monitoring of storm surges on Cassino Beach, RS, Brazil. *J. Coast. Res.* 35(SI): 323-331.
- Schoeman, D.S. & Richardson, A.J. 2002. Investigating biotic and abiotic factors affecting recruitment of an intertidal clam on an exposed sandy beach using a generalized additive model. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 276: 67-81.
- Serau, A.K. & Calliari, L.J. 2003. Changes of an oceanic beach face in the extreme south of Brazil, during the passage of a coastal storm. *J. Coast. Res.* 35(SI): 194-201.
- Short, A.D. 1996. The role of wave height, period, slope, tide range and embaymentisation in beach classifications: as review. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 69: 589-604.
- Short, A.D. & Hesp, P.A. 1982. Wave, beach and dune interactions in southeastern Australia. *Mar. Geol.* 48: 259-284.

- Souza, J.R.B. & Gianuca, N.M. 1995. Zonation and seasonal variation of the intertidal macrofauna on a sandy beach of Paraná State, Brazil. *Sci. Mar.* 59(2): 103-111.
- Tomazelli, L.J. & Villwock, J.A. 1992. Considerações sobre o ambiente praiial e a deriva litorânea de sedimentos ao longo do litoral norte do Rio Grande do Sul, Brasil. *Pesq. Geocienc.* 19(1): 3-12.
- Tozzi, H.A.M. & Calliari, L.J. 2000. Morfodinâmica da Praia do Cassino, RS. *Pesq. Geociênc.* 27(1): 29-42.
- Veloso, V.G. & Cardoso, R.S. 2001. Effects of morphodynamics on the spatial and temporal variation of macrofauna on three sandy beaches, Rio de Janeiro State, Brazil. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* 81: 369-375.
- Veloso, V.G.; Caetano, C.H.S. & Cardoso, R.S. 2003. Composition, structure and zonation of intertidal macroinfauna in relation to physical factors in microtidal sandy beaches in Rio de Janeiro state, Brazil. *Sci. Mar.* 67(4): 393-402.
- Werner, B.T. & Fink, T.M. 1993. Beach cusps as self-organized patterns. *Science.* 260: 968-971.
- Wright, L.D. & Short, A.D. 1984. Morphodynamic variability of surf zones and beaches: a synthesis. *Mar. Geol.* 56: 93-118.
- Yannicelli, B.; Palacios, R. & Giménez, L. 2002. Swimming ability and burrowing time of two cirolanid isopods from different levels of exposed sandy beaches. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 273: 73-88.

7. Figuras e tabelas

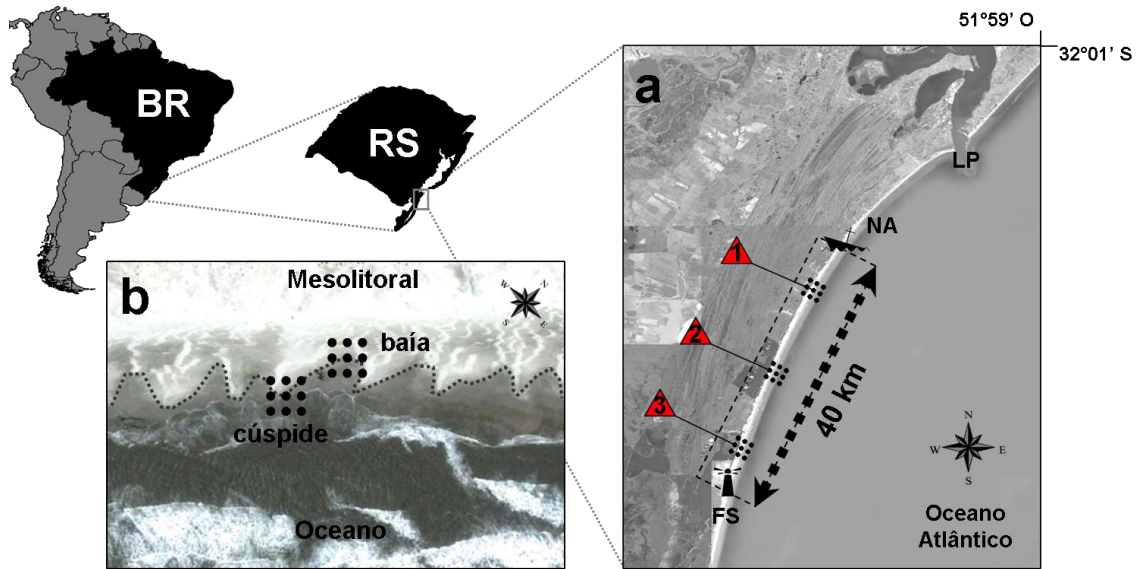


Figura 1. Praia arenosa intermediária onde o monitoramento de sistemas cúspide/baía foi desenvolvido. Amostragens biológicas foram executadas em três áreas controle - triângulos vermelhos 1-3 (a) e nos sistemas cúspide/baía sempre que detectados (b), em uma região de costa com 40 km de extensão entre o Naufrágio Altair (NA) e o Farol do Sarita (FS), ao sul da desembocadura da Lagoa dos Patos (LP), Rio Grande do Sul (RS), Brasil (BR). Imagens de satélite: *Google Earth*.

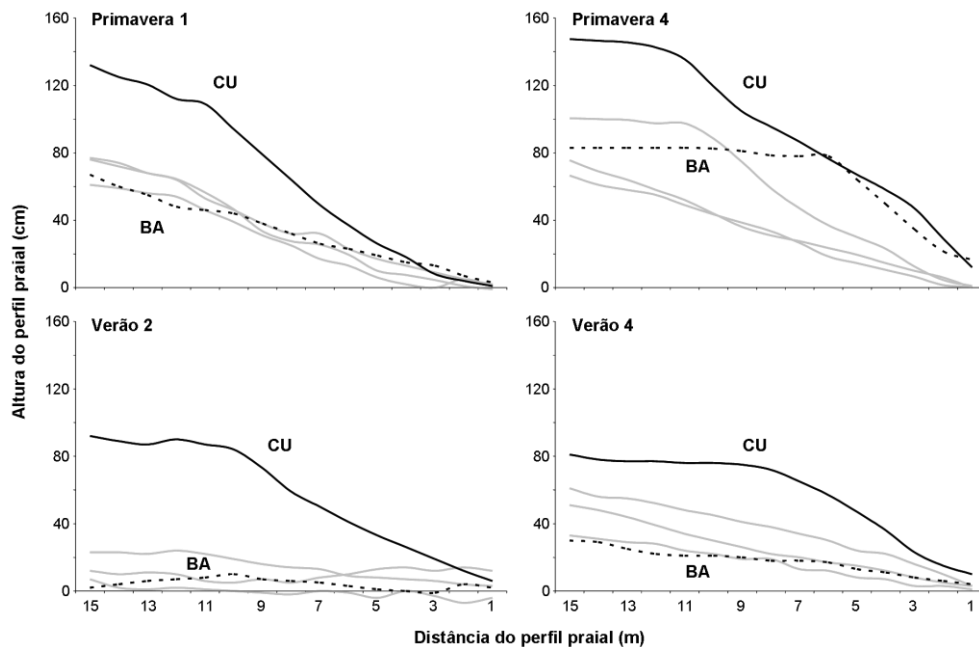


Figura 2. Variações espaciais do perfil praiial (perpendicular à costa) registradas nas expedições em que os sistemas cúspide/baía foram detectados. Estes perfis praiiais foram executados nas áreas de cúspides (CU, linhas pretas sólidas), baías (BA, linhas pretas pontilhadas) e nas áreas controle 1-3 (linhas cinzas sólidas), sendo posteriormente utilizados nas estimativas de declividade da praia.

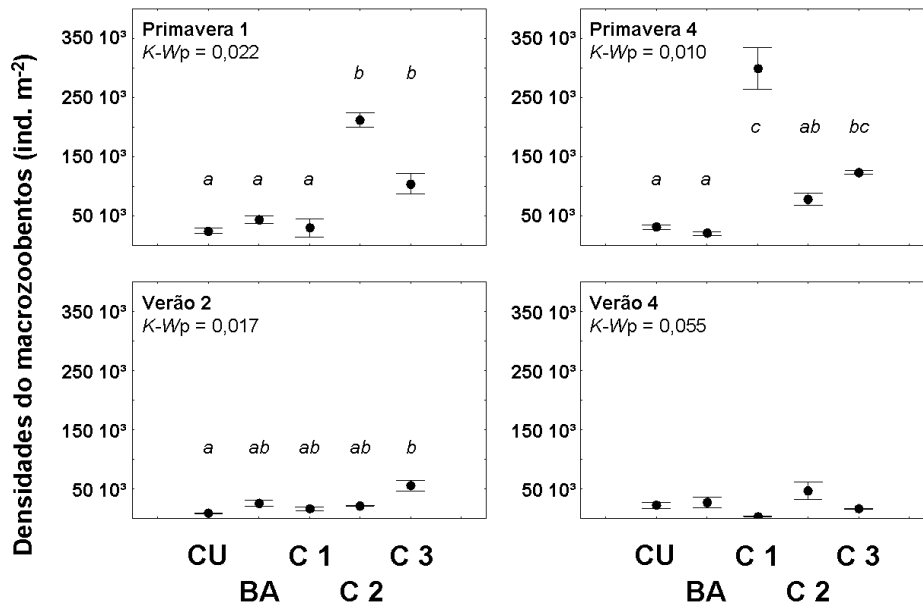


Figura 3. Densidades do macrozoobentos (média±erro padrão) registradas nas áreas de cúspides (CU), baías (BA) e controles (C 1–3), durante as expedições em que as feições foram detectadas. Em cada expedição, diferenças espaciais foram avaliadas através de testes Kruskal-Wallis (K-W). As letras minúsculas denotam os resultados de testes *post-hoc* de Dunn sempre que $K-Wp < 0,05$.

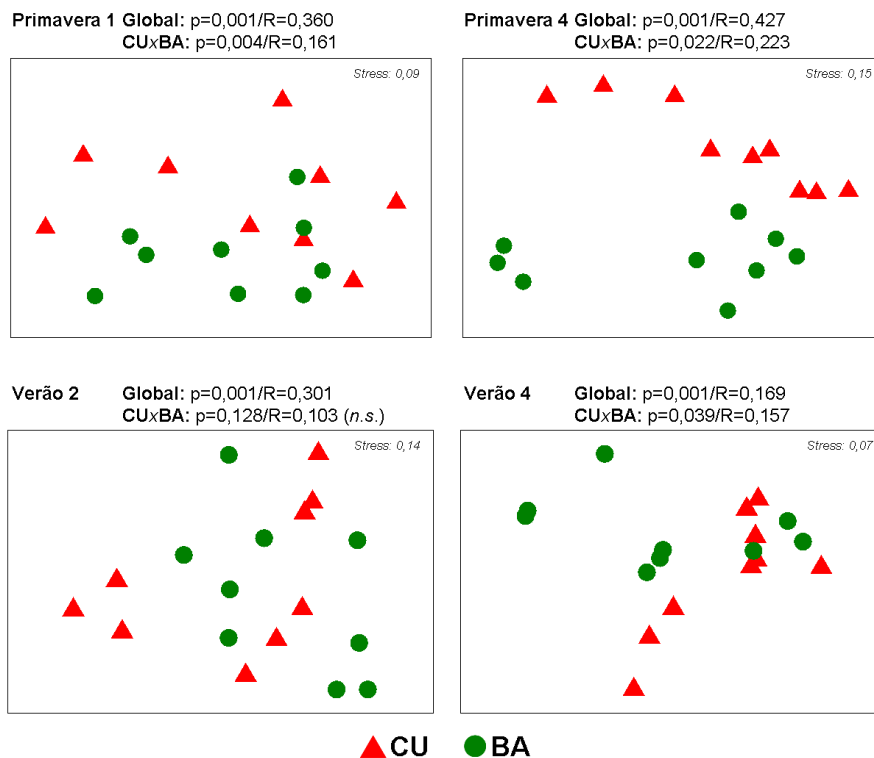


Figura 4. Análises MDS evidenciando diferenças espaciais na composição e estrutura do macrozoobentos nas cúspides (CU) e nas baías (BA). Os níveis de significância destes agrupamentos foram testados *a posteriori* através de análises ANOSIM ($p < 0,05$) em relação às diferentes áreas monitoradas (Global) e entre as cúspides e as baías (CUxBA). *n.s.*: diferença não significativa.

Tabela 1. Resultados SIMPER (%) evidenciando as espécies e/ou táxons responsáveis pelas dissimilaridades observadas entre as cúspides (CU) e as baías (BA). Algumas espécies intermareais foram divididas em classes de tamanho e apresentadas como adultos (A), juvenis (J) e recrutas (R). *Dissim.* CUxBA: dissimilaridade média entre as áreas (percentual); --- : espécie/táxon não significante. *n.s.*: diferença não significativa.

SIMPER	Classe	Prim 1	Prim 4	Ver 2	Ver 4
<i>Amarilladesma mactroides</i>	(A)	6,0	8,1	---	---
<i>Amarilladesma mactroides</i>	(J)	6,6	6,3	---	---
<i>Amarilladesma mactroides</i>	(R)	6,3	7,9	---	6,4
<i>Donax hanleyanus</i>	(A)	---	---	---	10,0
<i>Donax hanleyanus</i>	(J)	4,3	---	---	5,5
<i>Donax hanleyanus</i>	(R)	---	---	---	8,9
<i>Hemipodia californiensis</i>		---	6,0	---	---
<i>Spio gaucha</i>		8,8	---	---	7,7
<i>Thoracophelia furcifera</i>		9,9	---	---	---
<i>Bathyporeiapus bisetosus</i>		12,8	8,0	---	---
PHOXOCEPHALOPSIDAE		7,6	10,6	---	9,8
PLATYISCHNOPIDAE		9,3	9,4	---	7,9
<i>Emerita brasiliensis</i>	(A/J)	6,3	---	---	6,1
<i>Emerita brasiliensis</i>	(R)	---	---	---	6,8
<i>Excirolana armata</i>	(A)	11,9	7,6	---	7,2
<i>Excirolana armata</i>	(J/R)	---	5,2	---	7,8
MYSIDACEA		---	11,4	---	---
NEMERTEA		---	4,8	---	---
<i>Dissim. CUxBA (%)</i>		35,1	45,6	<i>n.s.</i>	49,9

Tabela 2. Resultados Mann-Whitney *U* comparando as densidades de espécies/táxons macrozoobentônicos nas cúspides (CU) e nas baías (BA). Algumas espécies foram divididas em classes de tamanho e apresentadas como adultos (A), juvenis (J) e recrutas (R). Diferenças significativas foram observadas sempre que $U_p < 0,05$; *n.s.*: diferença não significativa; + : densidades elevadas; - : densidades reduzidas; *aus.*: ausência de indivíduos.

Espécie/táxon	Classe	Primavera						Verão						
		<i>U_p</i>	CU	BA	<i>U_p</i>	CU	BA	<i>U_p</i>	CU	BA	<i>U_p</i>	CU	BA	
<i>Amarilladesma mactroides</i>	(A)	0,01	<i>aus.</i>	+	<i>n.s.</i>	-	-	<i>n.s.</i>	-	-		<i>aus.</i>	-	
<i>Amarilladesma mactroides</i>	(J)	0,00	<i>aus.</i>	+	<i>n.s.</i>	-	-	0,01	-	+		<i>aus.</i>	-	
<i>Amarilladesma mactroides</i>	(R)	0,02	-	+	<i>n.s.</i>	+	+	0,03	-	+		<i>n.s.</i>	+	+
<i>Donax hanleyanus</i>	(A)		<i>aus.</i>	-		-	<i>aus.</i>		<i>aus.</i>	-		0,01	<i>aus.</i>	+
<i>Donax hanleyanus</i>	(J)		<i>n.s.</i>	-		-	-		<i>aus.</i>	-		0,03	<i>aus.</i>	+
<i>Donax hanleyanus</i>	(R)		<i>n.s.</i>	-		-	<i>aus.</i>	<i>aus.</i>	<i>n.s.</i>	+	+	<i>n.s.</i>	+	+
<i>Spio gaucha</i>			<i>n.s.</i>	+	+	<i>n.s.</i>	+	+	<i>n.s.</i>	+	+	<i>n.s.</i>	-	-
<i>Bathyporeiapus bisetosus</i>			<i>n.s.</i>	+	+	0,01	+	-		<i>aus.</i>	<i>aus.</i>		<i>aus.</i>	<i>aus.</i>
PHOXOCEPHALOPSIDAE			<i>n.s.</i>	+	+	<i>n.s.</i>	+	+	<i>n.s.</i>	+	+	0,03	-	+
PLATYISCHNOPIDAE			<i>n.s.</i>	+	+	<i>n.s.</i>	+	+	<i>n.s.</i>	+	+	<i>n.s.</i>	+	+
<i>Emerita brasiliensis</i>	(A/J)	0,03	+	<i>aus.</i>	<i>n.s.</i>	+	-		<i>n.s.</i>	+	-	<i>n.s.</i>	+	-
<i>Emerita brasiliensis</i>	(R)		<i>aus.</i>	<i>aus.</i>		<i>aus.</i>	<i>aus.</i>		<i>n.s.</i>	+	-	<i>n.s.</i>	+	+
<i>Excirolana armata</i>	(A)		<i>n.s.</i>	+	+	<i>n.s.</i>	+	+	<i>n.s.</i>	+	+	<i>n.s.</i>	+	+
<i>Excirolana armata</i>	(J/R)	0,03	+	<i>aus.</i>	<i>n.s.</i>	+	-		<i>n.s.</i>	+	+	<i>n.s.</i>	+	+

CAPÍTULO 3

(Manuscrito a ser submetido)

Distribuição espaço-temporal de sangradouros e sua influência sobre o macrozoobentos no extremo sul do Brasil

Resumo

No presente estudo foram analisados os padrões de distribuição espaço-temporal de sangradouros e sua influência sobre o macrozoobentos em uma praia arenosa no extremo sul do Brasil (~32°S). A presença destes sistemas lóticos foi sazonalmente monitorada ao longo de 40 km de costa – durante quatro semanas consecutivas – na primavera 2010 e no verão, outono e inverno 2011. Amostragens biológicas foram executadas em três sangradouros permanentes e em três áreas controle, além de registradas algumas variáveis ambientais na interface sangradouro/oceano (vazão, salinidade, temperatura, pH, oxigênio dissolvido e clorofila-*a*). Uma expedição adicional, em cada estação do ano, foi executada ao longo dos 220 km de costa do extremo sul do Brasil. A presença de sangradouros foi sazonalmente influenciada pelas taxas de precipitação, sendo registrado um maior número de sangradouros permanentes/intermitentes nas estações frias (outono/inverno). No extremo sul do Brasil, uma maior concentração de sangradouros foi observada em áreas urbanizadas e em áreas associadas a lagoas costeiras/banhados. Regimes sazonais de precipitação influenciaram os fluxos de vazão dos sangradouros permanentes e, conseqüentemente, os valores de salinidade ao longo da costa, determinando alterações significativas na composição e estrutura do macrozoobentos. Elevadas densidades dos bivalves *Amarilladesma mactroides*, *Donax hanleyanus* e do poliqueta *Spio gaucha* foram associadas às estações quentes (primavera/verão) e às áreas afastadas dos sangradouros (áreas controle), um padrão também observado para a riqueza de espécies. Por outro lado, situações ambientais específicas (*e.g.*, menor vazão) favoreceram a ocorrência de *S. gaucha*, do hipídeo *Emerita brasiliensis* e do isópode *Excirrolana armata* nas áreas de influência dos sangradouros. Uma correlação negativa foi registrada entre a vazão dos sangradouros e as variáveis salinidade, pH, densidade e riqueza do macrozoobentos. Fenômenos estocásticos e cenários de mudança climática global que favoreçam o incremento no número de sangradouros (ou sua vazão) podem intensificar os impactos negativos descritos para o macrozoobentos em praias onde sangradouros permanentes/intermitentes são registrados.

Palavras-chave: praia intermediária, precipitação, vazão, salinidade, ENSO, mudanças climáticas.

1. Introdução

Praias arenosas expostas são ambientes dinâmicos, sendo habitadas por associações macrozoobentônicas especializadas e estruturadas por fatores físicos (Defeo & McLachlan, 2005). Atributos como riqueza de espécies, abundância e biomassa do macrozoobentos tendem a aumentar naqueles ambientes com estados morfodinâmicos tendendo a dissipativos (Defeo & McLachlan, 2011; McLachlan & Dorvlo 2005), desde que não estejam expostos a impactos antrópicos, operando em distintas escalas espaço-temporais (Defeo *et al.*, 2009).

Ecosistemas costeiros com intensos fluxos de água doce como estuários e rios promovem uma elevada entrada de nutrientes e matéria orgânica em praias arenosas (Schlacher & Connolly, 2009; Cisneros *et al.*, 2011), ambientes geralmente dependentes de fontes alóctones de produtividade primária marinha (Delgado, 1989; Colombini & Chelazzi, 2003; Odebrecht *et al.*, 2013). Por outro lado, estes mesmos ecossistemas e seus processos associados podem deteriorar a qualidade ambiental (Stretch & Mardon, 2005), influenciando a concentração de nutrientes e a distribuição do macrozoobentos pela formação de gradientes de salinidade (Lercari *et al.*, 2002; Schoeman & Richardson, 2002). Efluentes de água doce impactam negativamente a ecologia de praias arenosas por reduzir as taxas de sobrevivência, crescimento e fecundidade de indivíduos/populações de bivalves (Defeo *et al.*, 1986; Defeo & de Alava, 1995), hipídeos (Lercari & Defeo, 1999), isópodes (Lozoya & Defeo, 2006; Lozoya *et al.*, 2010) e poliquetas (Santos, 1991; Bergamino *et al.*, 2009) e/ou alterar a diversidade e a estrutura de toda a comunidade macrozoobentônica (Lercari *et al.*, 2002; Lercari & Defeo, 2003; 2006; Gandara-Martins *et al.*, 2014).

A linha de costa no extremo sul do Brasil se estende continuamente ao longo de 220 km entre a desembocadura da Lagoa dos Patos (32°10'S) e o arroio Chuí (33°45'S, divisa Brasil/Uruguai), as únicas aberturas na forma de desembocaduras lagunares e fluviais verificadas neste litoral (Pereira da Silva *et al.*, 2003). Uma significativa fonte de água doce neste ambiente ocorre devido à formação e ao desenvolvimento de sangradouros (Inglês: *washouts*; *streams*; *creeks*), sistemas lóticos antropicamente construídos ou naturalmente formados em função de elevadas taxas de precipitação, reduzidas taxas de evaporação e altos níveis do lençol freático (Pereira da Silva *et al.*, 2003; Figueiredo *et al.*, 2007).

Estas feições geomorfológicas promovem um expressivo escoamento de água pluvial para a zona de arrebentação (Pereira da Silva *et al.*, 2003; Figueiredo & Calliari, 2006) e, de acordo com seu tempo de duração na praia, podem ser classificados como: (i) permanentes, de grande fluxo e registrados ao longo do ano; (ii) intermitentes, presentes sazonalmente; e (iii) efêmeros, de reduzido fluxo e originados após eventos locais de elevada precipitação (Pereira da Silva, 1998). Ainda que tenham sido descritos para a costa do Rio Grande do Sul, sul do Brasil (Pereira da Silva *et al.*, 2003; Figueiredo & Calliari, 2005), os fluxos de água doce, nutrientes e matéria orgânica oriundos destes corpos de água não foram quantificados.

A distribuição espaço-temporal de sangradouros ao longo da costa varia em função da sazonalidade, geologia e geomorfologia da planície costeira (Figueiredo & Calliari, 2006) e podem afetar o macrozoobentos de maneira análoga ao que se observa para outros corpos de água conectados à praia, como canais artificiais (Lercari *et al.*, 2002) e regiões estuarinas (Lozoya *et al.*, 2010). Entretanto, sangradouros possuem uma fonte distinta de abastecimento de água (lençol freático e precipitação) e processos operando em uma reduzida escala espacial (Gandara-Martins *et al.*, 2014), sendo raros os estudos ecológicos desenvolvidos próximo à estas feições.

Em um estudo relacionado à dinâmica populacional do poliqueta *Spio* (= *Scolelepis*) *gaucha*, a intensa erosão provocada por um sangradouro efêmero influenciou no recrutamento e na mortalidade da espécie (Santos, 1991). Em um estudo recente, Gandara-Martins *et al.* (2014) observaram que a morfologia da praia e a salinidade do lençol freático foram influenciadas por um sangradouro permanente, resultando em alterações significativas nos padrões de zonação e de alguns descritores da fauna, em uma reduzida escala espacial (menos de 100 m).

Uma vez que ambos os estudos foram conduzidos sob um enfoque espacial, o presente estudo teve por objetivos (i) verificar a distribuição espaço-temporal de sangradouros permanentes/intermitentes no extremo sul do Brasil; (ii) evidenciar os efeitos da descarga de água doce sobre alguns descritores macrozoobentônicos e também sobre a composição e a estrutura da comunidade; e (iii) caracterizar os regimes espaço-temporais de vazão destes sistemas lóticos e variáveis ambientais/ecológicas na região de interface sangradouro/oceano.

2. Material e métodos

2.1. Área de estudo

Orientado no sentido NE-SW, o litoral no extremo sul do Brasil é classificado como exposto (*sensu* McLachlan, 1980a) e apresenta distintos estados morfodinâmicos: (i) imediatamente a sul de 32°S, a Praia do Cassino apresenta substratos de areia fina e características dissipativas; (ii) ao longo de aproximadamente 40 km de costa (33°20'–33°35'S), a Praia dos Concheiros apresenta substratos bimodais (fragmentos de conchas e areia média/fina) e um estado morfodinâmico tendendo a reflectivo; e (iii) o litoral restante, com declividade suave (1–3°), granulometria arenosa fina (~2 phi), extensa largura de praia (40–120 m) e de zona de varrido (10–50 m), uma zona de surfe bem desenvolvida e estados morfodinâmicos intermediários de moderada–baixa mobilidade (Calliari & Klein, 1993; Calliari *et al.*, 1996; Pereira *et al.*, 2010).

Este litoral arenoso é exposto a uma moderada/forte ação de ondas (*Hb*: 0,5–5,5 m; *T*: 6–18 s; *RTR* <3 *sensu* Masselink & Short, 1993) e influenciado por micro-marés astronômicas (<1 m; média anual ~0,5 m). O clima de ondas na região é dominado principalmente por três padrões de propagação (Tomazelli & Villwock, 1992; Figueiredo, 2013): (i) *swell waves* (S-SE) com grande amplitude e período; (ii) *sea waves* (E-NE) de curto período; e (iii) *storm waves* (E-SE), raras e de alta energia.

Os padrões de vento no extremo sul do Brasil (Krusche *et al.*, 2003) evidenciam um predomínio de ventos NE durante as estações de primavera/verão (outubro/março) e fortes ventos dos quadrantes de sul (SE–SW) durante o outono/inverno (abril/setembro). Um comportamento bi-sazonal se sobrepõe aos padrões morfodinâmicos neste litoral por influência dos regimes de vento e dos climas de onda (Calliari & Klein 1993): perfis acrescivos predominam durante a primavera/verão enquanto perfis erosivos são registrados durante o outono/inverno.

As praias arenosas do extremo sul do Brasil podem ser caracterizadas com ecossistemas semi-fechados (*sensu* McLachlan, 1980b) e apresentam uma elevada produtividade primária sustentada por densas concentrações da diatomácea *Asterionellopsis glacialis* (Odebrecht *et al.*, 2013), importante fonte de alimento para espécies intermareais como *Amarilladesma* (= *Mesodesma*) *mactroides*, *Donax hanleyanus* e *Emerita brasiliensis*. Estas três espécies, além de *Excirolana armata* e

Spio (= *Scolecopsis*) *gaucha*, são responsáveis por aproximadamente 95% da biomassa macrozoobentônica local (Santos, 1994; Garcia & Gianuca, 1997).

2.2. Desenho amostral

Um programa de monitoramento de sangradouros permanentes e intermitentes/efêmeros foi executado em uma área com 40 km de extensão localizada entre o Naufrágio Altair (32°17'S/52°15'O) e o Farol do Sarita (32°37'S/52°25'O), ao sul da desembocadura da Lagoa dos Patos, extremo sul do Brasil.

Variáveis ambientais, coletas biológicas e o número de sangradouros foram sazonalmente registradas durante quatro semanas consecutivas (expedições 1–4) em novembro de 2010 (primavera austral), fevereiro/março de 2011 (verão), maio de 2011 (outono) e agosto/setembro de 2011 (inverno). Estas amostragens foram executadas semanalmente em três áreas de praia retilínea (distantes na escala de km) consideradas como áreas controle (Fig. 1a) e em três sangradouros permanentes, na interface sangradouro/oceano (Fig. 1b).

Em cada área, nove unidades amostrais foram distribuídas em três transectos equidistantes (2 m) e perpendiculares à linha de água, em três níveis variáveis (na escala de m): no limite superior da zona do varrido, no limite inferior e em uma região intermediária entre estes dois extremos. Amostras macrozoobentônicas foram coletadas com o auxílio de um tubo de PVC com 20 cm de diâmetro (0,03 m²) e peneiradas em campo através de malhas com 0,5 mm de poro objetivando-se a retenção de indivíduos em diferentes classes de tamanho (recrutas a adultos).

Uma expedição adicional foi executada posteriormente às expedições sazonais e teve por objetivo registrar a variação espaço-temporal do número de sangradouros distribuídos ao longo dos 220 km de costa do extremo sul do Brasil, os quais foram divididos em 11 setores (A–K) com ~20 km de extensão.

2.2.1. Variáveis ambientais e caracterização morfodinâmica da praia

As áreas controle foram utilizadas para caracterizar sazonalmente o ambiente praial e sua morfodinâmica. Perfis praiais foram executados na zona de varrido, perpendicularmente à costa (adaptado de Emery, 1961), sendo utilizados na estimativa de declividade praial. As alturas (*Hb*; cm) e períodos (*T*; s) de dez ondas consecutivas

quebrando atrás da zona de arrebentação foram estimados em cada expedição amostral, assim como registrada a temperatura do ar (termômetro manual; $\pm 0,1$ °C). Tabelas em Gibbs *et al.*, (1971) foram utilizadas para calcular a velocidade de decantação das partículas de areia (Ws) e subsequentemente o parâmetro de Dean (Ω), utilizado na caracterização dos estados morfodinâmicos (Wright & Short, 1984; Short, 1996).

2.2.2. Variáveis ambientais nos sangradouros e áreas controle

Dados horários de direção/intensidade dos ventos ($m\ s^{-1}$) e de pluviosidade ($mm\ h^{-1}$) registrados por uma estação meteorológica automática (Rio Grande-A802; OMM: 86995) foram utilizados para caracterizar os padrões sazonais de vento e as taxas de precipitação acumulada nos sete dias anteriores às amostragens (40 km). Dados pluviométricos foram adicionalmente registrados por outra estação automática (Chuí-A899; OMM: 86998), sendo utilizados para caracterizar as taxas de precipitação acumulada no extremo sul do Brasil (220 km). Estas estações são mantidas pelo Instituto Nacional de Meteorologia (www.inmet.gov.br), de onde foram adquiridos os referidos dados.

A vazão de cada sangradouro ($m^3\ s^{-1}$) foi calculada como sendo sua secção transversal (largura \times profundidade; m^2) multiplicada por seu fluxo laminar ($m\ s^{-1}$). Este fluxo, por sua vez, foi calculado como o tempo necessário para um flutuador de plástico percorrer uma distância linear de 2 m no interior do sangradouro, na ausência de ventos (adaptado de Carvalho, 2008). Medidas de largura (m) e profundidade (cm) da desembocadura dos sangradouros (na interface com o oceano) foram registradas para cada um dos corpos de água, sendo então calculados os valores médios semanais/sazonais para estas variáveis.

Valores de salinidade (refratômetro; $\pm 0,1$), temperatura (termômetro; $\pm 0,1$ °C), pH (pHmetro digital; correção para 25 °C; $\pm 0,1$) e oxigênio dissolvido (oxímetro digital; $\pm 0,1\ mg\ L^{-1}$) foram registrados na coluna de água, em cada expedição, em três distintas regiões: no interior dos sangradouros, perto das dunas; na interface sangradouro/oceano e também nas áreas controle. Valores de clorofila *a* ($\pm 0,01\ \mu g\ L^{-1}$) foram estimados a partir de alíquotas de água (150 ml, em triplicata) coletadas na interface sangradouro/oceano e nas áreas controle, em cada expedição. Estas amostras foram concentradas em

filtros Whatman GF/F, dos quais foram extraídos os pigmentos (Strickland & Parsons, 1972) analisados em fluorímetro (Welschmeyer, 1994).

Amostras de sedimento (~50 g) foram coletadas para análises granulométricas, simultaneamente às amostragens biológicas, na interface sangradouro/oceano e nas áreas controle. Estas amostras foram peneiradas em intervalos de $\frac{1}{4}$ phi (Φ), sendo calculadas propriedades sedimentológicas tais como tamanho médio dos grãos e grau de seleção (*sensu* Folk & Ward, 1957) através do software SysGran v.3.0 (Camargo, 2006). O teor de matéria orgânica no substrato (%) foi determinado através do método de perda de peso por ignição (Davies, 1974) a partir de uma alíquota destas amostras.

2.3. Processamento do macrozoobentos

O macrozoobentos foi triado e identificado ao menor táxon possível. Anfípodes gamarídeos *Phoxocephalopsis zimmeri*, *Puelche orensanzi* e *Eophoxocephalopsis* sp. (Phoxocephalopsidae) e espécies de Platyschnopidae não identificadas foram muito danificadas pelo peneiramento das amostras em campo, impedindo uma precisa identificação dos mesmos. Assim, a nomenclatura de Família foi adotada como a menor resolução taxonômica para os anfípodes.

Espécies intermareais como *Amarilladesma mactroides* (Reeve, 1854); *Donax hanleyanus* Philippi, 1847; *Emerita brasiliensis* Schmitt, 1935 e *Excirolana armata* (Dana, 1853) foram medidos em laboratório com o auxílio de escala milimétrica acoplada à lupa ou paquímetro dependendo do tamanho dos indivíduos (ambos $\pm 0,1$ mm), classificando os indivíduos em distintas classes de tamanho (recrutas a adultos).

Os bivalves *A. mactroides* e *D. hanleyanus* foram agrupados em classes de tamanho de acordo com o comprimento antero-posterior de suas conchas (Defeo, 1998): *A. mactroides* recrutas (<10,0 mm), juvenis (10,1–42,9 mm) e adultos (>43,0 mm); e *D. hanleyanus* recrutas (<5,0 mm), juvenis (5,1–14,9 mm) e adultos (>15,0 mm). Hipídeos *E. brasiliensis* foram agrupados como recrutas (<5,0 mm) e juvenis/adultos (>5,0 mm) com base no comprimento da carapaça (Delgado & Defeo, 2006). Isópodes *E. armata* foram classificados como recrutas/juvenis (<3,0 mm) e adultos (>3,0 mm) com base no comprimento corporal cephalon-telson (Petraço *et al.*, 2010).

2.4. Análises estatísticas

Características do substrato (tamanho dos grãos e matéria orgânica) e atributos ecológicos (densidade e riqueza do macrozoobentos) nos sangradouros e áreas controle foram espaço-temporalmente comparados através de testes de Wilcoxon-Mann-Whitney (Mann-Whitney U ; sangradouros x controles) e Kruskal-Wallis ($K-W$; sazonais com *post-hoc* de Dunn) uma vez que os dados apresentaram uma distribuição não-normal (Kolmogorov-Smirnov; $p < 0,05$) e variâncias desiguais (Levene; $p < 0,05$), mesmo após transformações (Zar, 2010).

As taxas de precipitação acumulada na área amostral (40 km) foram calculadas e então modeladas para o período em análise (modelos lineares e não-lineares), sendo selecionado aquele modelo de maior R^2 . Correlações de Spearman foram executadas (Zar, 2010) comparando-se as variáveis ambientais (vazão, salinidade, temperatura, pH, oxigênio dissolvido) e biológicas (clorofila a , densidade e riqueza) sazonalmente registradas na interface sangradouro/oceano. Os modelos, as análises de correlação e os testes univariados foram executados através dos softwares Action v.2.6 (Estatcamp, 2013) e R v.2.5.1. (R Development Core Team, 2007).

A densidade dos migradores mareais foi separada nas respectivas classes de tamanho *e.g.*, em determinada amostra, a densidade total de *Amarilladesma mactroides* foi dividida em densidades parciais de adultos, juvenis e recrutas. Análises exploratórias foram então executadas objetivando-se avaliar as possíveis variações na composição e estrutura do macrozoobentos, com ênfase nas comparações sangradouro *vs.* controle.

Análises de escalonamento multidimensional (MDS) foram executadas a partir de índices Bray-Curtis, com base nas abundâncias padronizadas (pelo total) e transformadas em raiz-quadrada (Clarke & Warwick, 2001). As amostras foram agrupadas em dois fatores espaciais (sangradouro/controlado), sendo analisados sazonalmente (nas quatro estações) e temporalmente entre as distintas expedições. A significância destes agrupamentos foi verificada através de Análises de Similaridade (ANOSIM; $p < 0,05$) e de Percentual de Similaridade (SIMPER) quando significativas, evidenciando as espécies responsáveis pelas dissimilaridades. Espécies raras ($< 10\%$ de ocorrência) e/ou pouco abundantes ($\leq 0,01\%$ do total) foram excluídas das análises, todas executadas através do software PRIMER v.6 (Clarke & Gorley, 2006).

3. Resultados

3.1. Caracterização ambiental e morfodinâmica

Valores médios de temperatura do ar evidenciaram uma marcada sazonalidade, sendo registrados maiores valores nas estações de primavera/verão e menores no outono/inverno (Tab. 1). Perfis praias suaves ($\sim 2^\circ$) foram sazonalmente observados, variando entre $2,2^\circ$ (primavera e outono) e $1,7^\circ$ (verão e inverno). As maiores amplitudes de altura e período das ondas foram registradas nas estações de primavera/verão, com alturas médias sazonais oscilando entre 60–70 cm e períodos entre 8,5–9,6 s (Tab. 1).

Estados modais intermediários foram registrados neste estudo, variando sazonalmente entre os estados “Bancos Transversais” (*TBR*) na primavera e “Banco/Praia Rítmicos” (*RBB*) nas demais estações (Tab. 1). Fortes ventos dos quadrantes SW (média $13,2 \text{ m s}^{-1}$; rajadas até $22,5 \text{ m s}^{-1}$), E ($13,0 \text{ m s}^{-1}$) e S ($10,1 \text{ m s}^{-1}$) foram registrados e influenciaram na frequência sazonal de ventos neste monitoramento. Ventos de SW–E predominaram na primavera e de NE–SE no verão, não tendo sido observada uma direção predominante dos ventos durante as estações frias (quadrantes NE a SW), ainda que os ventos dos quadrantes de sul tenham sido os mais intensos.

3.2. Pluviosidade e distribuição espaço-temporal dos sangradouros

Maiores taxas de pluviosidade semanal acumulada foram registradas no inverno (19,6–44,2 mm) e no outono 2011 (4,2–74,8 mm) e menores na primavera 2010 (2,2–21,2 mm) e no verão 2011 (0,6–54,8 mm), influenciando a distribuição espaço-temporal dos sangradouros ao longo dos 40 km de costa (Fig. 2). Um elevado número de sangradouros foi registrado nas expedições de inverno (40 ± 15) e de outono (23 ± 6) e um número menor nas expedições de primavera (16 ± 4) e verão (7 ± 2). Entretanto, eventos extremos podem ter influenciado a tendência sazonal de precipitação (Fig. 2), influenciando também no baixo R^2 do modelo polinomial: enquanto 123,0 mm de chuva (acumulado sazonal) estiveram distribuídos durante todo o inverno, 101,2 mm de chuva (acumulado sazonal) estiveram concentrados em dois eventos durante o verão, em que 38,6 mm e 53,8 mm de precipitação foram registrados em 6 h.

Este padrão sazonal de precipitação também foi observado mais ao sul da área amostral (Chuí, divisa Brasil/Uruguai), onde maiores taxas de pluviosidade foram

registradas anteriormente à expedição de outono (112,6 mm) e menores no verão (57,2 mm), influenciando na distribuição espaço-temporal dos sangradouros no extremo sul do Brasil (Tab. 2): um maior número de sangradouros foi registrado na expedição de outono (215) quando comparado ao verão (86). Dividido em setores (A–K), estes 220 km de litoral arenoso foram caracterizados pela presença de: (i) áreas urbanizadas (setor A: Cassino; setor K: Hermenegildo e Barra do Chuí); (ii), plantações extrativistas de *Pinus* sp. (setores B–F); (iii) extensas áreas de lagoas costeiras/banhados (setores E–J); e (iv) uma linha de costa com tendências reflectivas (H–J, mas principalmente setor I: Praia dos Concheiros) (Tab. 2).

3.3. Sangradouros e áreas controle

3.3.1. Variáveis ambientais

Variações sazonais na precipitação influenciaram a vazão dos sangradouros (Tab. 3): enquanto alguns sangradouros permanentes apresentaram uma descarga de água extremamente reduzida ($0,05 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) ou até mesmo nula no verão, intensos regimes de vazante (até $2,41 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) foram registrados no inverno ($1,08 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$), influenciando a morfologia da desembocadura dos sangradouros: em forma de canal durante o verão (estreitas/rasas) e em forma de delta durante o inverno (largas/profundas). Com exceção do verão, menores valores de salinidade foram registrados na interface sangradouro/oceano (Tab. 3), em comparação às áreas controle (3–4 vezes maior).

A marcada sazonalidade dos regimes de vazão dos sangradouros aparentemente influenciou na variação espaço-temporal das demais variáveis medidas na coluna de água *e.g.*, menores valores de temperatura, pH e oxigênio dissolvido no outono/inverno (Tab. 3). Menores concentrações de clorofila *a* (Cl-*a*) foram associadas às regiões de interface sangradouro/oceano, com exceção do verão (Tab. 3). Maiores valores de Cl-*a* foram registrados nas estações frias (*i.e.*, outono/inverno), atingindo uma concentração média de $34,6 \mu\text{g L}^{-1}$ durante *blooms* de *Asterionellopsis glacialis* (outono 2011).

Substratos de areia fina (bem selecionada) e reduzidos valores de matéria orgânica (M.O.) foram espaço-temporalmente registrados nos sangradouros e áreas controle (Tab. 3). Diferenças espaciais foram restritas à granulometria dos sangradouros (mais grossa) e áreas controle (mais fina), nas diversas estações exceto o verão ($U_p = 0,18$). Diferenças sazonais não foram observadas (granulometria e M.O.: $K-W_p > 0,05$),

ainda que baixos percentuais de matéria orgânica na primavera/verão (0,27–0,78%) tenham contrastado com os elevados valores do outono/inverno (0,91–1,15%) estes últimos possivelmente influenciados pela grande deposição de *A. glacialis* na praia.

3.3.2. Macrozoobentos e demais táxons

Um total de 206.718 indivíduos foi coletado nos sangradouros e áreas controle, sendo classificados em 28 táxons macrozoobentônicos: 13 Crustacea, 7 Mollusca (Bivalvia e Gastropoda), 6 Polychaeta, Nemertea (classe Anopla) e Platyhelminthes. Outros táxons marinhos e terrestres foram esporadicamente registrados e associados a expedições específicas (como Chaetognatha e Mysidacea) e eventos de grande vazante, principalmente na primavera: Arachnida, Insecta (Coleoptera, Diptera, Formicidae, Staphynilidae e Vespidae), Hirudinea e Gastropoda (*Heleobia davisii* e *H. parchapii*). Elevadas dominâncias numéricas foram observadas para o poliqueta *Spio gaucha* (42,0%), os bivalves *Amarilladesma mactroides* (32,1%) e *Donax hanleyanus* (12,5%) e também os anfípodes Platyischnopidae (3,7%), Phoxocephalopsidae (3,3%) e *Bathyporeiapus bisetosus* (3,2%).

Diferenças sazonais significativas foram evidenciadas entre os sangradouros e áreas controle ($K-W_p < 0,01$), sendo as densidades registradas consistentemente maiores nas estações quentes (primavera/verão) e menores nas frias (outono/inverno), um padrão também observado para o número de espécies (Fig. 3). Maiores densidades e número de espécies do macrozoobentos foram significativamente associadas às áreas controle quando comparadas aos sangradouros (Fig. 3). Contribuíram para esta diferenciação as elevadas densidades atingidas – nas áreas controle – por *A. mactroides* (até 248.774 ind. m^{-2}) e *S. gaucha* (74.580 ind. m^{-2}) na primavera e por *D. hanleyanus* (41.516 ind. m^{-2}) no verão, além da reduzida riqueza registrada nas estações frias, principalmente nos sangradouros (Fig. 3).

A influência dos sangradouros sobre a composição e estrutura da macrofauna também foi evidenciada através das análises multivariadas MDS (Fig. 4), onde foram observadas dissimilaridades sazonais significativas (ANOSIM) entre os sangradouros e áreas controle ($p=0,001/R=0,143-0,480$). Entretanto, dissimilaridades espaciais intra-sazonais não foram registradas em algumas expedições de verão *i.e.*, no período de menor vazão: expedições verão 1 ($p=0,138/R=0,076$) e verão 2 ($p=0,052/R=0,111$). As

principais espécies ou grupos taxonômicos responsáveis pelas diferenças espaciais sazonalmente observadas (Tab. 4) foram aquelas de ocorrência constante, em elevadas densidades, associadas às áreas controle como *Spio gaucha*, *Amarilladesma mactroides* e *Donax hanleyanus*, além dos anfípodes Phoxocephalopsidae e Platyischnopidae. Por outro lado, chama a atenção as elevadas densidades de *S. gaucha*, *Emerita brasiliensis* e *Excirolana armata* associadas aos sangradouros no verão, sendo *E. armata* adultos também associados aos sangradouros durante as estações frias (outono/inverno).

3.4. Correlações ente variáveis ambientais e biológicas nos sangradouros

Correlações significativas foram evidenciadas entre as variáveis ambientais e biológicas registradas na interface sangradouro/oceano, sendo a vazão dos sangradouros inversamente correlacionada com as variáveis salinidade (-0,512), temperatura (-0,576), pH (-0,336), densidade (-0,340) e riqueza do macrozoobentos (-0,519) ao longo deste monitoramento (Fig. 5). Por sua vez, a temperatura da coluna de água foi diretamente correlacionada ao pH (0,604), aos valores de clorofila *a* (0,304) e também aos atributos macrozoobentônicos (densidade = 0,598; riqueza = 0,718), provavelmente em função da sazonalidade ambiental. Além da forte correlação entre densidade e riqueza (0,864), ambos os atributos foram correlacionados com o pH (0,388 e 0,450, respectivamente), sendo também observada uma fraca porém significativa correlação entre a riqueza e a salinidade na interface sangradouro/oceano (0,342).

4. Discussão

A distribuição espaço-temporal de sangradouros ao longo da costa é influenciada pela variação de parâmetros meteorológicos: elevadas taxas de evaporação durante o verão determinam um reduzido número de sangradouros, sendo este número incrementado durante o inverno devido ao regime de precipitação (Pereira da Silva *et al.*, 2003; Figueiredo & Calliari, 2006). As taxas de evaporação registradas no extremo sul do Brasil são influenciadas pela temperatura atmosférica – elevadas no verão e menores no inverno (Krusche *et al.*, 2003) – corroborando aqueles resultados de menor número de sangradouros, reduzidos fluxos e até mesmo a interrupção de alguns destes corpos de água nas expedições de verão.

Sistemas frontais são frequentes e intensos no outono/inverno, com uma média de 3–6 eventos por mês (Gallucci & Netto, 2004), sendo estes os principais fenômenos responsáveis pelas taxas de pluviosidade no sul do Brasil (Krusche *et al.*, 2003; Rodrigues *et al.*, 2004), além de ciclones extratropicais (Rao & Hada, 1990; Diaz *et al.*, 1998). As elevadas taxas de precipitação registradas durante o outono/inverno 2011, tanto para a área em estudo (40 km) como para todo o extremo sul do Brasil (220 km), são resultantes da sazonalidade do regime pluviométrico local, determinando um maior número de sangradouros e uma elevada vazão de água doce nas estações frias.

Características geomorfológicas e morfodinâmica da planície costeira, além de processos relacionados à urbanização, também são reconhecidos por influenciar a distribuição espacial de sangradouros ao longo da costa (Pereira da Silva *et al.*, 2003; Figueiredo & Calliari, 2006). A extensão de costa monitorada no extremo sul do Brasil (220 km) foi setorizada de acordo com suas características e em função do número de sangradouros: um reduzido número de sangradouros foi registrado nos setores com plantações de *Pinus* sp. (B–F) e praias reflectivas (H–J; principalmente I), sendo este número mais elevado nos setores sob influência de lagoas costeiras/banhados (E–J) e áreas urbanizadas (A e K).

Extensas plantações extrativistas de *Pinus elliottii* próximo aos campos de dunas pode aumentar a ocorrência e a profundidade de sangradouros permanentes construídos artificialmente no início do plantio ou para regular o balanço hídrico nestas áreas. Conseqüentemente, o número daqueles corpos de água intermitentes/efêmeros ao longo da costa diminui (Figueiredo & Calliari, 2006) pelo menor nível do lençol freático na região das dunas frontais (Seeliger, 2003). Estes mesmos setores (B–F) foram caracterizados por outro estudo como sendo os de maior ocorrência de sangradouros no extremo sul do Brasil (Pereira da Silva *et al.*, 2003), um resultado provavelmente influenciado pela sazonalidade dos regimes de evaporação/precipitação.

Um elevado número de sangradouros intermitentes/efêmeros foi registrado nos setores E–J (principalmente G), sob influência da Lagoa Mangueira (800 km²) e do Banhado do Taim, ainda que a presença de lagoas costeiras/banhados possa determinar um gradiente de drenagem pluvial no sentido destes reservatórios hídricos (Figueiredo *et al.*, 2007). Exceção a este maior número de sangradouros foi evidenciada para a área de influência da Praia dos Concheiros (setor I), uma região de praia reflectiva onde a granulometria mais grossa e a maior percolação de água dificultam a formação de sangradouros permanentes/intermitentes (Pereira da Silva *et al.*, 2003).

Um elevado número de sangradouros permanentes (canalizados antropicamente) e intermitentes foi registrado nos setores urbanizados A (Cassino) e K (Hermenegildo e Barra do Chuí) como resultado das edificações e pavimentação/compactação do solo, reduzindo as áreas de percolação e aumentando a descarga pluvial via sangradouros (Figueiredo & Calliari, 2006). Apesar de dispersos ao longo do litoral, estes balneários são intensamente frequentados por turistas entre a primavera e o início do outono (dezembro-abril), um fator que pode influenciar negativamente a balneabilidade das praias pela descarga de efluentes domésticos em alguns destes sangradouros (Figueiredo & Calliari, 2006). Este aspecto negativo dependerá: (i) das práticas de gestão pública dos resíduos; (ii) da frequência e da intensidade das chuvas; e (iii) das taxas de mistura/dispersão dos resíduos na zona de arrebentação (Stretch & Mardon, 2005).

Os regimes sazonais de evaporação e precipitação influenciam a vazão dos sangradouros e conseqüentemente a morfologia das desembocaduras: estreitas/rasas no verão e largas/profundas no inverno, estes últimos relacionados com uma elevada taxa de erosão. O fluxo de vazão destes corpos de água pode induzir uma instabilidade e ruptura do campo de dunas frontais, transportando grande quantidade de sedimento para a zona de arrebentação: 800–900 m³, dependendo da morfodinâmica praial (Pereira da Silva *et al.*, 2003; Figueiredo *et al.*, 2007). Além disso, a presença de sangradouros afeta a morfologia da praia, alterando a composição sedimentar, a profundidade do lençol freático e a declividade do perfil praial (Gandara-Martins *et al.*, 2014). Em um estudo relacionado à dinâmica populacional do poliqueta *Spio* (= *Scolecopsis*) *gaucha*, diferenças no recrutamento e mortalidade da espécie foram atribuídas à intensa erosão provocada pela formação de um sangradouro, sobrepujando os efeitos relacionados às variações de salinidade (Santos, 1991).

Sangradouros podem ser considerados sistemas lóticos onde se observa um fluxo de água doce (em cenários de elevada precipitação) ou salobra (pela ação de marés meteorológicas e fortes ventos associados empurrando água salgada para dentro destes sistemas), transformando-os em ecótonos que podem abrigar uma ictiofauna diversa, composta por espécies límnicas e marinhas/estuarinas (Bastos *et al.*, 2013). Entretanto, um cenário diferente pode ser observado para o macrozoobentos marinho que habita praias arenosas onde se registra a presença destes corpos de água.

Nas praias arenosas do Uruguai, a elevada descarga de água doce proveniente de um canal artificial – Canal Andreoni (Lercari *et al.*, 2002; Lercari & Defeo, 2003) e o gradiente de salinidade gerado por uma vasta região estuarina – Rio da Prata (Lercari &

Defeo, 2006) afetam significativamente a diversidade, equitatividade e abundância das comunidades macrozoobentônicas, sendo os efeitos do canal mais intensos no inverno do que no verão, em função do regime sazonal de precipitação (Lercari *et al.*, 2002). No litoral do Paraná (sul do Brasil), a presença de um sangradouro durante o inverno afetou significativamente a salinidade do lençol freático, alterando em uma reduzida escala espacial (dezenas de m) os padrões de zonação, riqueza e densidade do macrozoobentos (Gandara-Martins *et al.*, 2014).

Elevadas densidades de *Amarilladesma mactroides*, *Donax hanleyanus*, *Spio gaucha* e uma maior riqueza estiveram associadas às estações quentes (primavera/verão) em função dos efeitos significativos e positivos decorrentes de picos de recrutamento destas espécies e da intensa migração de espécies para a zona de varrido (Santos, 1994; Neves *et al.*, 2008). Estes atributos também se mostraram elevados nas áreas afastadas dos sangradores, evidenciando os efeitos negativos da descarga de água doce para as espécies marinhas principalmente em suas fases iniciais (recrutas/juvenis), período em que são mais sensíveis às variações de salinidade (Brown *et al.*, 2002). Menores abundâncias de recrutas de *Donax serra* foram associadas à foz de rios (Schoeman & Richardson, 2002), embora um resultado inverso tenha sido registrado por Donn (1987), sendo sugerido que a matéria orgânica de origem fluvial e o aumento da concentração de fitoplâncton têm um efeito positivo em populações de *D. serra* (McLachlan & Hanekom, 1979).

Além das relações interespecíficas por espaço/recursos, a estrutura populacional dos bivalves *Amarilladesma mactroides* e *Donax hanleyanus* no litoral do Uruguai é influenciada pela descarga de água doce originada pelo Canal Andreoni e em menor escala pelo Arroio Chuí (Defeo *et al.*, 1986; Defeo & de Alava, 1995). Nesta costa, alterações físico-químicas geradas pela elevada descarga deste canal são responsáveis por declínios na abundância e na diversidade das comunidades fitoplanctônicas, sendo registrada a formação de gradientes de concentração da diatomácea *Asterionellopsis* (= *Asterionella*) *glacialis* em função da salinidade (Bayssé *et al.*, 1989). Uma vez que esta diatomácea constitui uma importante fonte alimentar para os organismos filtradores *A. mactroides* e *D. hanleyanus* (Gianuca, 1983), variações na salinidade podem afetar de maneira direta (osmorregulação) ou indireta (disponibilidade alimentar) o sucesso de recrutamento e a distribuição espaço-temporal destes bivalves ao longo da costa (Defeo *et al.*, 1986; Defeo & de Alava, 1995).

A abundância e diversidade das associações de poliquetas na costa do Uruguai decrescem significativamente em função dos distúrbios provocados pela presença do Canal Andreoni, sendo estes atributos correlacionados à salinidade (positivamente para ambos) e à matéria orgânica no sedimento (negativamente para a abundância) como resultado da descarga de água doce do canal (Bergamino *et al.*, 2009). Estes autores reportaram que, durante o inverno, a ausência dos poliquetas *Thoracophelia furcifera* (= *Euzonus furciferus*), *Hemipodia californiensis* (= *Hemipodus olivieri*) e *Spio* (= *Scolecopsis*) *gaucha* coincidiu com a intensa precipitação e os intensos fluxos de vazão do canal, sendo atribuído à *S. gaucha* um comportamento oportunista gerado por processos de colonização/extinção em áreas de elevada perturbação ambiental.

Poliquetas *Scolecopsis* sp. se alimentam predominantemente de partículas em suspensão, mas se comportam como comedores de depósito sob condições de calmaria e baixa hidrodinâmica (Pardo & Amaral, 2004). Esta plasticidade alimentar e aquele comportamento oportunista de *S. gaucha* provavelmente explicam a presença da espécie nas áreas de sangradouro durante o verão (menor vazão e maior salinidade), situação em que podem aproveitar a maior disponibilidade de matéria orgânica/nutrientes de origem continental transportada pelos sangradouros até a zona de surfe. Entretanto, estas populações associadas aos sangradouros estarão sujeitas a uma mortalidade massiva tão logo as taxas de vazão aumentem, sendo extintas em curto prazo pela erosão (Santos, 1991) ou em longo prazo pela salinidade (Bergamino *et al.*, 2009).

Assim como os bivalves e os poliquetas, os hipídeos *Emerita brasiliensis* que habitam estas praias arenosas são influenciados negativamente pela descarga de água doce, sendo registrada para a espécie uma redução de tamanho corporal, fecundidade e concentração de recrutas resultante da elevada mortalidade em função de gradientes de salinidade (Lercari & Defeo, 1999). Crustáceos do gênero *Emerita* são substrato-generalistas e apresentam uma elevada capacidade de deslocamento e enterramento (Dugan *et al.*, 2000; Lastra *et al.*, 2004), não suportando baixos valores de salinidade (Burse & Bonner, 1977; Jaramillo *et al.*, 2000). Estudando os padrões de migração e concentração de *E. analoga*, Cubitt (1969) registrou alguns indivíduos se alimentando em sangradouros efêmeros com água corrente, sendo sugerido para a espécie um limite hidrodinâmico acima do qual os indivíduos se deslocam para áreas mais favoráveis à alimentação (Bowman & Dolan, 1985). Estas características podem explicar a ocorrência de *E. brasiliensis* nas áreas de sangradouro apenas durante o verão, estação de menor fluxo de vazão e de maior salinidade na interface sangradouro/oceano.

A abundância e a biomassa do isópode *Excitrolana armata* também foram relacionadas de maneira significativa e negativa à descarga de água doce gerada pelo Canal Andreoni na costa do Uruguai, ainda que este gradiente de salinidade não tenha interferido em suas taxas de fecundidade e reprodução (Lozoya & Defeo, 2006). Este resultado provavelmente se deve ao fato de que a espécie é afetada pela morfodinâmica e pelas características do substrato, apresentando uma alta tolerância a variações de salinidade: *E. armata* é uma espécie marinha eurihalina, sendo registrada em áreas com ampla variação (2-34) de salinidade (Lozoya *et al.*, 2010). Aliada à grande capacidade de natação observada em *Excitrolana* spp. (Yannicelli *et al.*, 2002), sua tolerância à salinidade explica as elevadas abundâncias da espécie nas áreas de sangradouro – independentemente da vazão e da salinidade – um resultado também observado para os isópodes *Tholozodium rhombofrontalis* e *E. armata* associados a um sangradouro permanente no sul do Brasil (Gandara-Martins *et al.*, 2014).

Em praias arenosas, valores de clorofila *a* mostram uma relação positiva com a biomassa e a riqueza do macrozoobentos (Lastra *et al.*, 2006). Entretanto, os valores de Cl-*a* registrados na interface sangradouro/oceano não foram correlacionados com a riqueza e densidade da macrofauna – apenas com a temperatura da água – um resultado provavelmente influenciado pelos menores fluxos de vazão dos sangadouros durante o verão. Elevadas densidades da diatomácea *Asterionellopsis glacialis* (10^8 – 10^9 cél. L⁻¹) foram registradas durante o verão no Uruguai (Bayssé *et al.*, 1989). Além disso, elevadas temperaturas de água e condições meteorológicas amenas (situações de calmaria) podem promover grandes concentrações de dinoflagelados no sul do Brasil (Odebrecht *et al.*, 1995a).

Ainda que tenham se relacionado positivamente à temperatura, densas concentrações da diatomácea *Asterionellopsis glacialis* (10^7 – 10^9 cél. L⁻¹) são registradas no litoral estudado principalmente nas estações frias pela atuação de sistemas frontais associados a fortes ventos do quadrante SW (Odebrecht *et al.*, 1995b; Rörig & Garcia, 2003), corroborando os maiores valores de Cl-*a* registrados no outono/inverno, tanto na coluna de água das áreas afastadas dos sangadouros quanto na forma de matéria orgânica no sedimento, onde a elevada biomassa desta diatomácea se acumula, fornecendo energia e nutrientes aos organismos bentônicos do mesolitoral/ supralitoral (Garcia & Gianuca, 1997).

De maneira isolada, o incremento da temperatura da água do mar tende a diminuir seu pH em função do aumento das constantes de ionização do ácido carbônico

(Mehrbach *et al.*, 1973); por outro lado, o consumo de CO₂ dissolvido pelos produtores primários tem por consequência o aumento do pH (Hinga, 1992), possivelmente explicando as correlações observadas entre estas variáveis e os valores de Cl-*a*. Elevadas taxas de precipitação e vazão (de água doce) durante o inverno podem explicar a relação inversa observada entre esta variável e a temperatura da água na interface sangradouro/oceano. Nas estações frias, uma maior descarga de água doce de origem pluvial/continental de menor pH (Ohrel & Register, 2006) também influenciou negativamente os valores de pH na região de desembocadura dos sangradouros, onde podem interferir nas taxas de calcificação e no metabolismo do cálcio de moluscos e crustáceos (Hall-Spencer *et al.*, 2008).

Regimes de forte vazão e consequentes menores salinidades, em algumas das expedições de primavera, promoveram aumentos pontuais de riqueza nas áreas de influência dos sangradouros pela presença de insetos e gastrópodes como *Heleobia davisii* e *H. parchapii*, espécies típicas de banhados e regiões límnicas da Lagoa dos Patos (Bemvenuti & Netto, 1998). Em contrapartida, maiores valores de salinidade e temperatura da água se mostraram significativamente correlacionadas à densidade (temperatura; resultante da sazonalidade dos recrutamentos) e principalmente à riqueza (ambas as variáveis), corroborando a influência negativa dos intensos regimes sazonais de vazão e as consequentes menores salinidades na interface sangradouro/oceano sobre a composição e estrutura do macrozoobentos.

Além das variações sazonais, fenômenos climáticos globais como o *El Niño* Southern Oscillation (ENSO) determinam significativas variações interanuais nos padrões de pluviosidade, provocando anomalias de precipitação positiva (*El Niño*) e negativa (*La Niña*) na América do Sul (Grimm *et al.*, 1998; 2000). Neste contexto, a distribuição espaço-temporal dos sangradouros – bem como os valores de vazão e de salinidade – provavelmente foram subestimados, uma vez que este estudo foi executado em um período sob influência de fenômenos *La Niña* (NOAA, 2013). Impactos negativos são esperados para aquelas populações macrozoobentônicas que habitam praias arenosas onde sangradouros permanentes e intermitentes são registrados, dados os cenários de mudança climática em que se projetam frequentes e intensos fenômenos meteorológicos e anomalias de precipitação (IPCC, 2012).

5. Conclusões

A distribuição temporal dos sangradouros e seus fluxos de vazão foram sazonalmente influenciados pelas taxas de precipitação, sendo registrado um maior número de sangradouros (e maiores vazões) durante as estações frias (outono/inverno). No extremo sul do Brasil, sangradouros são mais frequentes em áreas urbanizadas e associadas a lagoas costeiras/banhados, sendo seu número reduzido em áreas de plantação de *Pinus* sp. e em regiões com tendências morfodinâmicas reflectivas.

Elevadas densidades de *Amarilladesma mactroides*, *Donax hanleyanus* (bivalves), *Spio gaucha* (poliqueta) e uma maior riqueza do macrozoobentos estiveram associadas às estações quentes (primavera/verão) em função do recrutamento destas espécies. Estes atributos também foram elevados nas áreas afastadas dos sangradouros, evidenciando os efeitos negativos da descarga de água doce sobre a composição e estrutura do macrozoobentos.

Por outro lado, situações específicas de reduzida vazão e maior salinidade favorecem a ocorrência de espécies marinhas nas áreas de influência destes corpos de água, como o poliqueta *S. gaucha* de comportamento oportunista e o hipídeo *Emerita brasiliensis* de grande capacidade de deslocamento. Situação extrema foi a registrada para o isópode *Excireolana armata*, em que maiores abundâncias foram associadas aos sangradouros também nas estações com elevada vazão (tolerância à salinidade e alta mobilidade da espécie).

Correlações executadas entre as variáveis ambientais e biológicas monitoradas na interface sangradouro/oceano corroboram a influência negativa (e significativa) dos valores de vazão/salinidade sobre as demais variáveis, relações que poderão ser intensificadas por fenômenos climáticos (*e.g.*, ENSO) e cenários de mudança climática global.

6. Referências

- Bastos, R.F.; Calliari, L.J. & Garcia, A.M. 2013. Marine intrusion and freshwater discharge as opposite forces driving fish guilds distribution along coastal plain streams. *Hydrobiologia*. 726(1): 245-258.
- Bayssé, C.; Elgue, J.C. & Burone, F. 1989. Variaciones en la distribución y relaciones interespecíficas del fitoplancton en una playa arenosa de la costa Atlántica Uruguaya. *Fr. Mar.* 5(A): 95-114.
- Bemvenuti, C. E. & Netto, S. A. 1998. Distribution and seasonal patterns of the sublittoral benthic macrofauna of Patos Lagoon (South Brazil). *Rev. Braz. Biol.* 58(2): 211-221.
- Bergamino, L.; Muniz, P. & Defeo, O. 2009. Effects of a freshwater canal discharge on polychaete assemblages inhabiting an exposed sandy beach in Uruguay. *Ecol. Indic.* 9: 584-587.
- Bowman, M.L. & Dolan, R. 1985. The relationship of *Emerita talpoida* to beach characteristics. *J. Coast. Res.* 1(2): 151-163.
- Brown, S.D.; Bert, T.M.; Tweedale, W.A.; Torres, J.J. & Lindberg, W.J. 1992. The effects of temperature and salinity on survival and development of early life stage Florida stone crabs *Menippe mercenaria* (Say). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 157: 115-136.
- Burse, C.R. & Bonner, E.E. 1977. Osmotic tolerance regulation and salinity of the mole crab, *Emerita talpoida* (Say) (Crustacea, Anomura). *Comp. Biochem. Physiol.* 57A: 207-210.
- Calliari, L.J. & Klein, A.H.F. 1993. Características morfodinâmicas e sedimentológicas das praias oceânicas entre Rio Grande e Chuí, RS. *Pesq. Geocienc.* 20(1): 48-56.
- Calliari, L.J., Klein, A.H.F. & Barros, F.C.R. 1996. Beach differentiation along the Rio Grande do Sul coastline (Southern Brazil). *Rev. Chil. Hist. Nat.* 69: 485-493.
- Camargo, M.G. 2006. SysGran: Um sistema de código aberto para análises granulométricas do sedimento. *Rev. Bras. Geocienc.* 36(2): 371-378.
- Carvalho, T.M. 2008. Técnicas de medição de vazão por meios convencionais e não convencionais. *Rev. Bras. Geogr. Fís.* 1(1): 73-85.

- Cisneros, K.O.; Smit, A.J.; Laudien, J. & Schoeman, D.S. 2011. Complex, dynamic combination of physical, chemical and nutritional variables controls spatio-temporal variation of sandy beach community structure. *PloS ONE*. 6(8): e23724.
- Clarke, K.R. & Gorley, R.N. 2006. *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*. Plymouth: PRIMER-E. 192p.
- Clarke, K.R. & Warwick, R.M. 2001. *Changes in Marine Communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Plymouth: PRIMER-E. 173p.
- Colombini, I. & Chelazzi, L. 2003. Influence of allochthonous input on sandy beach communities. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 41: 115-159.
- Cubit, J. 1969. Behavior and physical factors causing migration and aggregation of the sand crab *Emerita analoga* (Stimpson). *Ecology*. 50(1): 118-123.
- Davies, B.E. 1974. Loss-on-ignition as an estimate of soil organic matter. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 38: 150-151.
- Defeo, O. 1998. Testing hypotheses on recruitment, growth, and mortality in exploited bivalves: an experimental perspective. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 125: 257-264.
- Defeo, O. & de Alava, A. 1995. Effects of human activities on long-term trends in sandy beach populations: the wedge clam *Donax hanleyanus* in Uruguay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 123: 73-82.
- Defeo, O. & McLachlan, A. 2005. Patterns, processes and regulatory mechanisms in sandy beach macrofauna: a multi-scale analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 295: 1-20.
- Defeo O. & McLachlan, A. 2011. Coupling between macrofauna community structure and beach type: a deconstructive meta-analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 433: 29-41.
- Defeo, O.; Layerle, C. & Masello, A. 1986. Spatial and temporal structure of the yellow clam *Mesodesma mactroides* (Deshayes, 1854) in Uruguay. *Med. Amb. (Chile)*. 8: 48-57.
- Defeo, O.; McLachlan, A.; Schoeman, D.S.; Schlacher, T.A.; Dugan, J.; Jones, A.; Lastra, M. & Scapini, F. 2009. Threats to sandy beach ecosystems: A review. *Est. Coast. Shelf Sci.* 81(1): 1-12.
- Delgado, M. 1989. Abundance and distribution of microphytobenthos in the bays of Ebro Delta (Spain). *Est. Coast. Shelf Sci.* 29(2): 183-194.
- Delgado, E. & Defeo, O. 2006. A complex sexual cycle in sandy beaches: the reproductive strategy of *Emerita brasiliensis* (Decapoda: Anomura). *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 86: 361-368.

- Diaz, A.F.; Studzinski, C.D. & Mechoso, C.R. 1998. Relationships between precipitation anomalies in Uruguay and Southern Brazil and sea surface temperature in the Pacific and Atlantic oceans. *J. Clim.* 11: 251-271.
- Donn, T. E. 1987. Longshore distribution of *Donax serra* in two log-spiral bays in the eastern Cape, South Africa. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 35: 217-222.
- Dugan, J.E.; Hubbard, D.M. & Lastra, M. 2000. Burrowing abilities and swash behavior of three crabs, *Emerita analoga* Stimpson, *Blepharipoda occidentalis* Randall, and *Lepidopa californica* Efford (Anomura, Hippoidea), of exposed sandy beaches. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 255: 229-245.
- Emery, K.O. 1961. A simple method of measuring beach profiles. *Limnol. Oceanogr.* 6: 90-93.
- Estatcamp, 2013. Action software. Estatcamp Consultoria Estatística em Qualidade. <http://www.portalaction.com.br/>.
- Figueiredo, S.A. 2013. Modelling climate change effects in southern Brazil. *J. Coast. Res.* 65(SI): 1933-1938.
- Figueiredo, S.A. & Calliari, L.J. 2005. Sangradouros: distribuição especial, variação sazonal, padrões morfológicos e implicações no gerenciamento costeiro. *Gravel.* 3: 47-57.
- Figueiredo, S.A. & Calliari, L.J. 2006. Washouts in the central and northern littoral of Rio Grande do Sul state, Brazil: distribution and implications. *J. Coast. Res.* 39(SI): 366-370.
- Figueiredo, S.A.; Cowell, P. & Short, A. 2007. Intermittent backbeach discharge to the surfzone: modes and geomorphologic implications. *J. Coast. Res.* 50(SI): 610-614.
- Folk, R.L. & Ward, W.C. 1957. Brazos River bar: A study in the significance of grain size parameters. *J. Sed. Petrol.* 27(1): 3-26.
- Gallucci, F. & Netto, S.A. 2004. Effects of the passage of cold fronts over a coastal site: an ecosystem approach. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 281: 79-92.
- Gandara-Martins, A.L.; Borzone, C.A.; Guilherme, P.D.B. & Vieira, J.V. 2014. Spatial effects of a washout on sandy beach macrofauna zonation and abundance. *J. Coast. Res.* In-Press. doi: <http://dx.doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-13-00154.1>.
- Garcia, V.M.T. & Gianuca, N.M. 1997. The beach and surf zone. In: Seeliger, U., Odebrecht, C. & Castello, J.P. (Eds.). *Subtropical Convergence Environments: the coast and sea in the Southwestern Atlantic*. Berlin: Springer-Verlag. pp. 166-170.

- Gianuca, N.M. 1983. A preliminary account of the ecology of sandy beaches in Southern Brazil. In: McLachlan, A. & Erasmus, T. (Eds.). *Sandy Beaches as Ecosystems*. Netherlands: Springer. pp. 413-419.
- Gibbs, R.J.; Matthews, D. & Link, D.A. 1971. The relationship between sphere size and settling velocity. *J. Sed. Petrol.* 41(1): 7-18.
- Grimm, A.M.; Ferraz, S.E.T. & Gomes, J. 1998. Precipitation anomalies in Southern Brazil associated with *El Niño* and *La Niña* events. *J. Clim.* 11: 2863-2880.
- Grimm, A.M.; Barros, V.R.; Doyle, M.E., 2000. Climate variability in southern South America associated with *El Niño* and *La Niña* events. *J. Clim.* 13: 35-58.
- Hall-Spencer, J.M.; Rodolfo-Metalpa, R.; Martin, S.; Ransome, E.; Fine, M.; Turner, S.M.; Rowley, S.J.; Tedesco, D. & Buia, M.C. 2008. Volcanic carbon dioxide vents show ecosystem effects of ocean acidification. *Nature*. 454: 96-99.
- Hinga, K.R. 1992. Co-occurrence of dinoflagellate blooms and high pH in marine enclosures. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 86: 181-187.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). 2012. *Managing the risk of extreme events and disasters to advance climate change adaptation*. New York: Cambridge University. 582p.
- Jaramillo, E.; Duarte, C. & Contreras, H. Sandy beach macroinfauna from the coast of Ancud, isla de Chiloé, Southern Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 73: 771-786.
- Krusche, N.; Saraiva, J.M.B. & Reboita, M.S. 2003. Normais Climatológicas Provisórias de 1991 a 2000 para Rio Grande, RS. Rio Grande: Editora FURG. 84p.
- Lastra, M.; Jaramillo, E.; López, J.; Contreras, H.; Duarte, C. & Rodríguez, G. 2004. Population abundances, tidal movement, burrowing ability and oxygen uptake of *Emerita analoga* (Stimpson) (Crustacea, Anomura) on a sandy beach of South-Central Chile. *Mar. Ecol.* 25(1): 71-89.
- Lastra, M.; de La Huz, R.; Sánchez-Mata, A.G.; Rodil, I.F.; Aerts, K.; Beloso, S. & López, J. 2006. Ecology of exposed sandy beaches in northern Spain: environmental factors controlling macrofauna communities. *J. Sea Res.* 55: 128-140.
- Lercari, D. & Defeo, O. 1999. Effects of freshwater discharge in sandy beach populations: the mole crab *Emerita brasiliensis* in Uruguay. *Est. Coast. Shelf Sci.* 49: 457-468.
- Lercari, D. & Defeo, O. 2003. Variation of a sandy beach macrobenthic community along a human-induced environmental gradient. *Est. Coast. Shelf Sci.* 58S: 17-24.

- Lercari, D. & Defeo, O. 2006. Large-scale diversity and abundance trends in sandy beach macrofauna along full gradients of salinity and morphodynamics. *Est. Coast. Shelf Sci.* 68: 27-35.
- Lercari, D.; Defeo, O. & Celentano, E. 2002. Consequences of a freshwater canal discharge on the benthic community and its habitat on an exposed sandy beach. *Mar. Poll. Bull.* 44: 1397-1404.
- Lozoya, J.P. & Defeo, O. 2006. Effects of a freshwater canal discharge on an ovoviviparous isopod inhabiting an exposed sandy beach. *Mar. Freshwater Res.* 57: 421-428.
- Lozoya, J.P.; Gómez, J. & Defeo, O. 2010. Modelling large-scale effects of estuarine and morphodynamic gradients on distribution and abundance of the sandy beach isopod *Excirrolana armata*. *Est. Coast. Shelf Sci.* 87: 472-478.
- Masselink, G. & Short, A.D. 1993. The effect of tide range on beach morphodynamics and morphology: a conceptual beach model. *J. Coast. Res.* 9: 785-800.
- McLachlan, A. 1980a. The definition of sandy beaches in relation to exposure: a simple rating system. *S. Afr. J. Sci.* 76: 137-138.
- McLachlan, A. 1980b. Exposed sandy beaches as semi-closed ecosystems. *Mar. Environm. Res.* 4, 59-63.
- McLachlan, A. & Dorvlo, A. 2005. Global patterns in sandy beach macrobenthic communities. *J. Coast. Res.* 21(4): 674-687.
- McLachlan, A. & Hanekom, N. 1979. Aspects of the biology, ecology and seasonal fluctuations in biochemical composition of *Donax serra* in the East Cape. *S. Afr. J. Zool.* 14: 183-193.
- Mehrbach, C.; Culberson, C.H.; Hawley, J.E. & Pytkowicz, R.N. 1973. Measurement of the apparent dissociation constants of carbonic acid in seawater at atmospheric pressure. *Limnol. Oceanogr.* 18: 897-907.
- Neves, L.P.; Silva, P.S.R. & Bemvenuti, C.E. 2008. Temporal variability of benthic macrofauna on Cassino beach, southernmost Brazil. *Iheringia Zool.* 98(1): 36-44.
- NOAA, 2013. National Oceanic and Atmospheric Administration – Climate Prediction Center. Dados mensais disponíveis em http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/expert_assessment/ENSO_DD_archive.shtml.
- Odebrecht, C.; Rörig, L.; Garcia, V.T. & Abreu, P.C. 1995a. Shellfish mortality and a red tide event in southern Brazil. *In*: Lassus, P.; Arzul, G.; Erard, E.; Gentien, P. &

- Marcaillou, C. (Eds.). Harmful Marine Algal Blooms. New York: Springer-Verlag. pp. 213-218.
- Odebrecht, C.; Segatto, A.Z. & Freitas, C.A. 1995b. Surf-zone Chlorophyll *a* variability at Cassino Beach, Southern Brazil. *Est. Coast. Shelf Sci.* 41: 81-90.
- Odebrecht, C.; Du Preez, D.R.; Abreu, P.C. & Campbell, E.E. 2013. Surf zone diatoms: a review of the drivers, patterns and role in sandy beaches food chains. *Est. Coast. Shelf Sci.* <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2013.07.011>.
- Ohrel, R.L. & Register, K.M. 2006. pH and Alkalinity. In: Volunteer Estuary Monitoring: a methods manual. Washington: The Ocean Conservancy & U.S. Environmental Protection Agency. pp 11: 1-10.
- Pardo, E.V. & Amaral, A.C.Z. 2004. Feeding behavior of *Scolecopsis* sp. (Polychaeta: Spionidae). *Braz. J. Oceanogr.* 52(1): 75-79.
- Pereira, P.S.; Calliari, L.J. & Barletta, R.C. 2010. Heterogeneity and homogeneity of Southern Brazilian beaches: A morphodynamic and statistical approach. *Cont. Shelf Res.* 30: 270-280.
- Pereira da Silva, R. 1998. Ocorrência, distribuição e características morfodinâmicas dos sangradouros na zona costeira do Rio Grande do Sul: trecho Rio Grande-Chuí, RS. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 146p.
- Pereira da Silva, R.; Calliari, L.J. & Tozzi, H.A.M. 2003. The influence of washouts on the erosive susceptibility of Rio Grande do Sul between Cassino and Chuí beaches, southern Brazil. *J. Coast. Res.* 35(SI): 332-338.
- Petracco, M.; Cardoso, R.S. & Corbisier, T.N. 2010. Population biology of *Excirolana armata* (Dana, 1853) (Isopoda, Cirolanidae) on an exposed sandy beach in Southeastern Brazil. *Mar. Ecol.* 31: 330-340.
- R Development Core Team, 2007. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org>.
- Rao, V.B. & Hada, K. 1990. Characteristics of rainfall over Brazil: annual variations and connections with the Southern Oscillation. *Theor. Appl. Clim.* 42: 81-91.
- Rodrigues, M.L.G.; Franco, D. & Sugahara, S. 2004. Climatologia de frentes frias no litoral de Santa Catarina. *Rev. Bras. Geofís.* 22(2): 135-151.
- Rörig, L.R. & Garcia, V.M.T. 2003. Accumulations of the surf-zone diatom *Asterionellopsis glacialis* (Castracane) Round in Cassino Beach, Southern Brazil, and its relationship with environmental factors. *J. Coast. Res.* 35(SI): 167-177.

- Santos, P.J.P. 1991. Morphodynamical influence of a temporary freshwater stream on the population dynamics of *Scolelepis gaucha* (Polychaeta: Spionidae) on a sandy beach in Southern Brazil. *Bull. Mar. Sci.* 48(3): 657-664.
- Santos, P.J.P. 1994. Population dynamics and production of *Scolelepis gaucha* (Polychaeta: Spionidae) on the sandy beaches of Southern Brazil. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 110: 159-165.
- Schlacher, T.A. & Connolly, R.M. 2009. Land-ocean coupling of carbon and nitrogen fluxes on sandy beaches. *Ecosyst.* 12: 311-321.
- Schoeman, D.S. & Richardson, A.J. 2002. Investigating biotic and abiotic factors affecting recruitment of an intertidal clam on an exposed sandy beach using a generalized additive model. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 276: 67-81.
- Seeliger, U. 2003. Response of Southern Brazilian coastal foredunes to natural and human-induced disturbance. *J. Coast. Res.* 35(SI): 51-55.
- Short, A.D. 1996. The role of wave height, period, slope, tide range and embaymentisation in beach classifications: as review. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 69: 589-604.
- Stretch, D. & Mardon, D. 2005. A simplified model of pathogenic pollution for managing beaches. *Water SA.* 31: 47-52.
- Strickland, J.D.H. & Parsons, T.R. 1972. A practical handbook of seawater analysis. *Fish. Res. Board Can. Bull.* 167. pp 181-199.
- Tomazelli, L.J. & Villwock, J.A. 1992. Considerações sobre o ambiente praiial e a deriva litorânea de sedimentos ao longo do litoral norte do Rio Grande do Sul, Brasil. *Pesq. Geocienc.* 19(1): 3-12.
- Welschmeyer, N.A. 1994. Fluorometric analysis of chlorophyll *a* in the presence of chlorophyll *b* and pheopigments. *Limnol. Oceanogr.* 39(8): 1985-1992.
- Wright, L.D. & Short, A.D. 1984. Morphodynamic variability of surf zones and beaches: a synthesis. *Mar. Geol.* 56: 93-118.
- Yannicelli, B.; Palacios, R. & Giménez, L. 2002. Swimming ability and burrowing time of two cirolanid isopods from different levels of exposed sandy beaches. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 273: 73-88.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical analysis*. New Jersey: Pearson Prentice Hall. 944p.

7. Figuras e tabelas

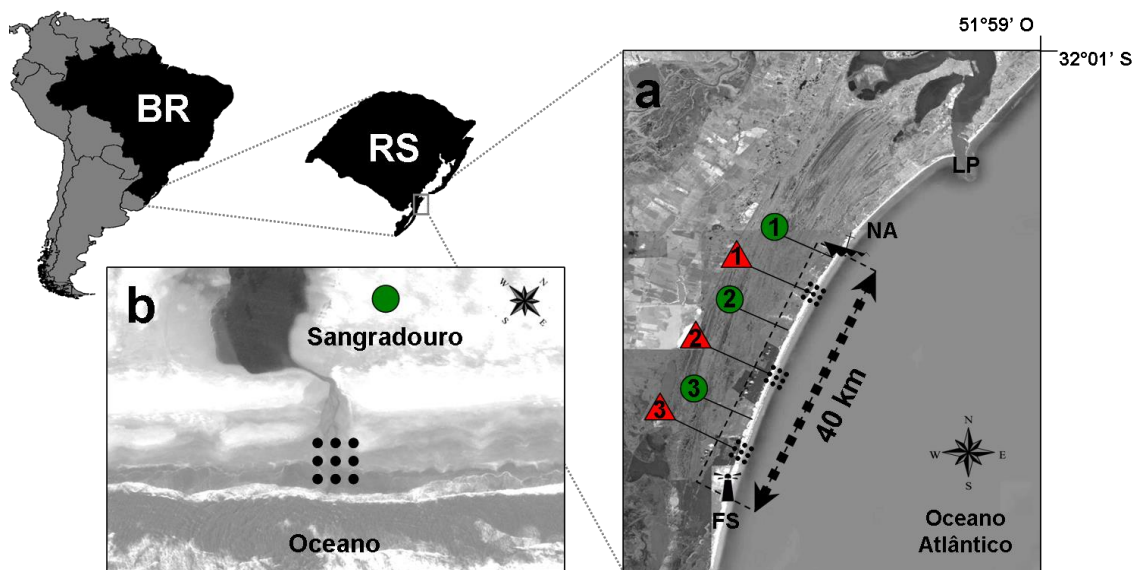


Figura 1. Praia arenosa onde foi desenvolvido o monitoramento de sangradouros (a), uma região com 40 km de extensão entre o naufrágio Altair (NA) e o Farol do Sarita (FS), ao sul da Lagoa dos Patos (LP), Rio Grande do Sul (RS), Brasil (BR). As coletas do macrozoobentos e o registro de variáveis ambientais foram executados em três áreas controle (triângulos vermelhos; 1–3) e em três sangradouros permanentes (círculos verdes; 1–3), na interface sangradouro/oceano (b). Imagens de satélite: *Google Earth*.

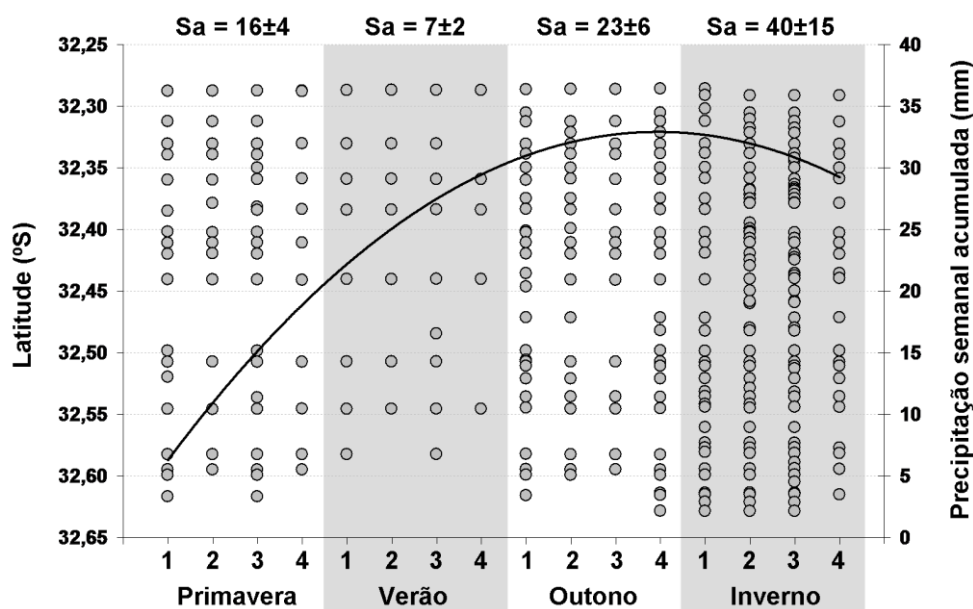


Figura 2. Distribuição espaço-temporal dos sangradouros registrados semanalmente (círculos cinza) e calculados sazonalmente (S_a) entre a primavera 2010 e o inverno 2011, entre as latitudes 32,25–32,65 °S (~40 km). A linha preta representa o modelo ajustado às taxas de precipitação semanal acumulada ($R^2 = 0,127$; função polinomial de ordem 2; $y = -0,2224x^2 + 5,3118x + 1,2104$).

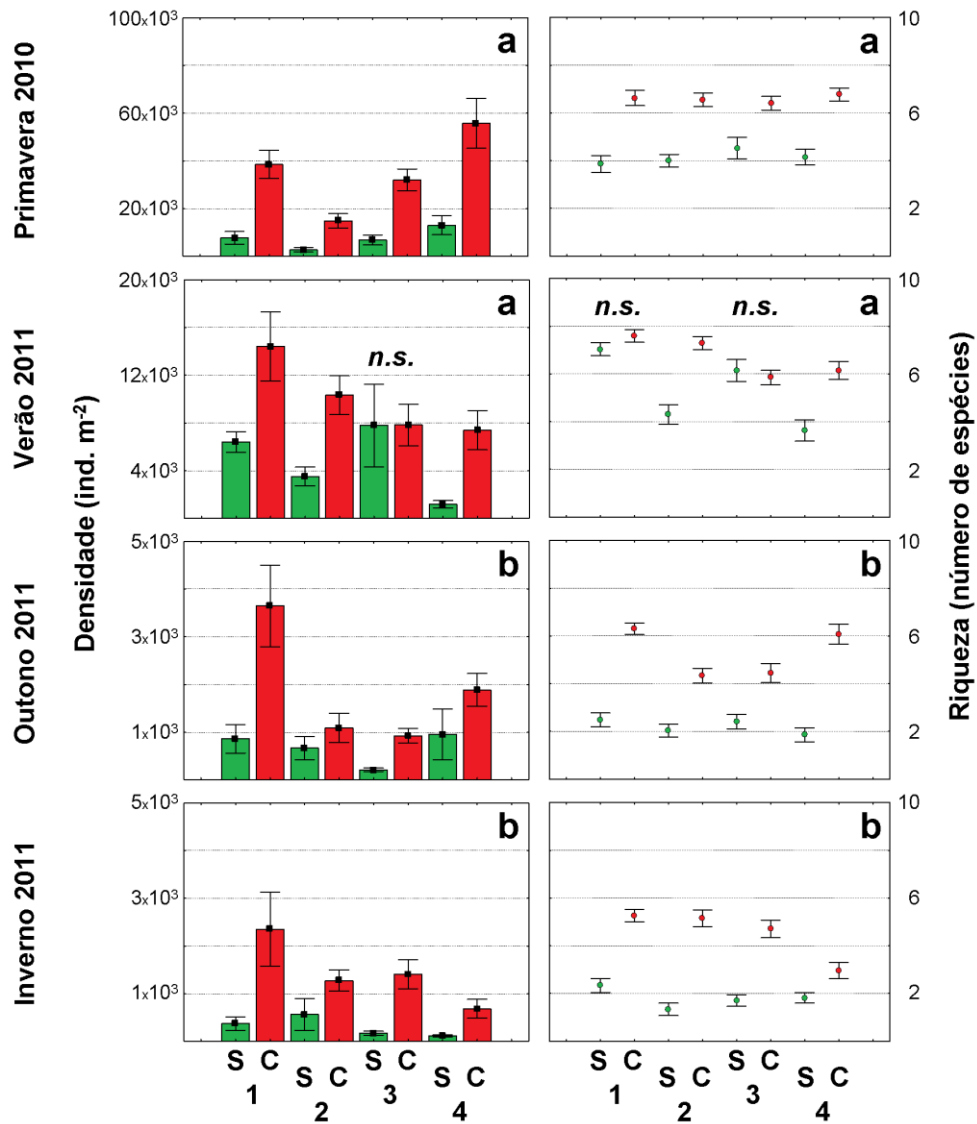


Figura 3. Densidade (média ± erro padrão; barras) e riqueza (número de espécies ± erro padrão; círculos) do macrozoobentos nos sangradouros (S; verde) e áreas controle (C; vermelho), registradas nas diferentes expedições amostrais (1–4), entre a primavera 2010 e o inverno 2011. As letras minúsculas denotam os resultados dos testes *post-hoc* de Dunn (Kruskal-Wallis; $p < 0,01$). *n.s.*: diferença não significativa (Mann-Whitney U ; $p > 0,05$).

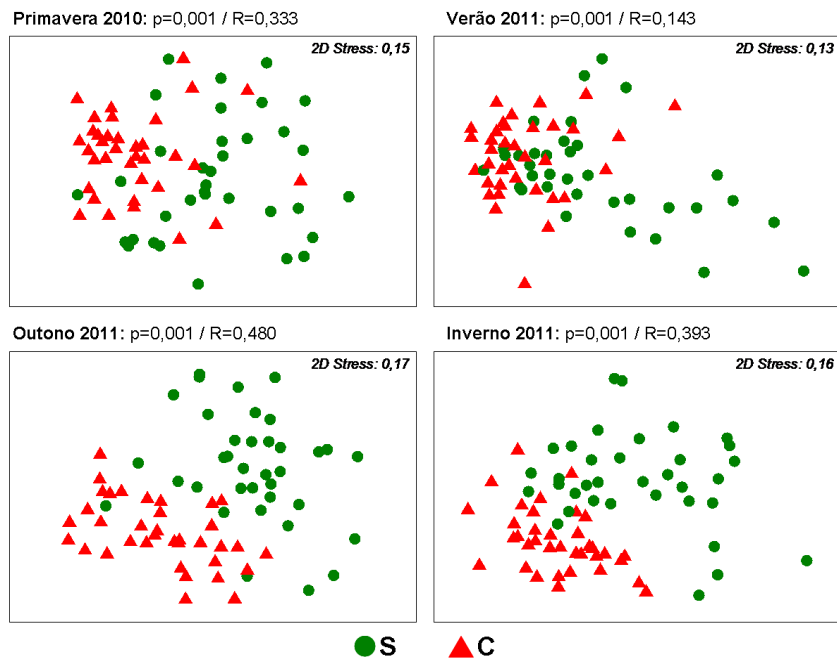


Figura 4. Análises MDS evidenciando as dissimilaridades espaciais significativas entre os sangradouros (S; verde) e os controles (C; vermelho), sazonalmente. A significância destes agrupamentos foi testada por análises ANOSIM (Global p/R).

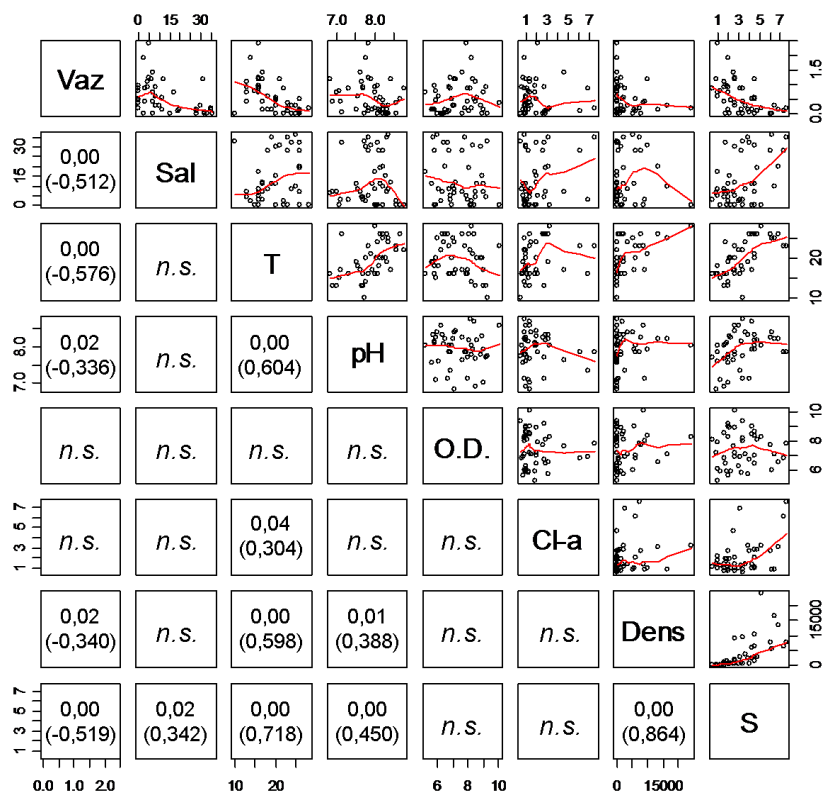


Figura 5. Análises de correlação de Spearman entre as principais variáveis ambientais e biológicas monitoradas na interface sangradouro/oceano. Os valores apresentados representam os p-valores e os coeficientes de correlação (positivos/negativos). *n.s.*: correlação não significativa; Vaz: vazão; Sal: salinidade; T: temperatura; O.D.: oxigênio dissolvido; Cl-a: clorofila *a*; Dens: densidade; S: riqueza.

Tabela 1. Valores mínimos (Mín), médios (Méd) e máximos (Máx), nas áreas controle, da temperatura do ar (T_{ar}), da declividade do perfil praiado ($Decl$), da altura das ondas (H_b), do período das ondas (T) e do parâmetro de Dean (Ω), além da caracterização dos estados morfodinâmicos ($Morf$).

Estação		T_{ar} (°C)	$Decl$ (°)	H_b (cm)	T (s)	Ω	$Morf$ (*)
Primavera 2010	Mín	6,5	0,3	20	3,8	3,19	TBR
	Méd	19,3	2,2	60	9,6		
	Máx	31,8	3,8	100	14,6		
Verão 2011	Mín	13,6	0,3	40	4,6	4,06	RBB
	Méd	23,8	1,7	70	8,8		
	Máx	32,6	2,7	150	16,5		
Outono 2011	Mín	3,4	1,6	40	4,6	3,84	RBB
	Méd	15,6	2,2	70	9,3		
	Máx	23,4	3,4	100	13,8		
Inverno 2011	Mín	2,1	0,7	30	5,7	3,60	RBB
	Méd	12,6	1,8	60	8,5		
	Máx	21,2	2,8	70	12,5		

(*) *sensu* Wright & Short (1984); **TBR**: Banco Transversal; **RBB**: Banco/Praia Rítmicos

Tabela 2. Número de sangradouros registrados ao longo do extremo sul do Brasil (220 km), na primavera 2010 e no verão, outono e inverno 2011. A taxa de precipitação refere-se à pluviosidade acumulada (mensal) na região do Chuí (divisa Brasil/Uruguai). A linha de costa foi dividida em 11 setores (A–K) de acordo com a presença de áreas urbanizadas (U), plantações de *Pinus* sp. (P), lagoas costeiras/banhados (L) e praias com tendência reflectiva (R). (*): setores onde os sangradouros foram monitorados.

Km	Latitude S	Longitude O	Setor	Características				Número de sangradouros por setor			
				U	P	L	R	Primavera	Verão	Outono	Inverno
0	32° 09' 40,05"	52° 05' 53,81"	A	■				18	6	19	14
20	32° 16' 50,95"	52° 15' 06,29"	B (*)		■			13	8	11	11
40	32° 26' 27,11"	52° 20' 54,65"	C (*)		■			9	3	10	11
60	32° 36' 40,34"	52° 25' 05,89"	D		■			23	6	21	16
80	32° 47' 13,77"	52° 27' 52,04"	E		■	■		9	2	11	9
100	32° 57' 14,78"	52° 32' 39,04"	F		■	■		6	0	6	3
120	33° 07' 04,40"	52° 37' 59,97"	G			■		22	17	27	13
140	33° 15' 52,35"	52° 45' 27,89"	H			■	■	6	6	26	2
160	33° 23' 28,07"	52° 54' 37,78"	I			■	■	11	7	20	4
180	33° 30' 54,04"	53° 04' 00,44"	J			■	■	14	7	26	3
200	33° 38' 21,57"	53° 13' 21,32"	K	■				27	24	38	11
220	33° 44' 37,20"	53° 22' 10,44"									
Sangradouros em 220 km (total)								158	86	215	97
Precipitação mensal acumulada - Chuí (mm)								71,2	57,2	112,6	60,4

Tabela 3. Variáveis monitoradas e/ou calculadas (valores médios), em cada expedição amostral, no interior dos sangradouros (San), na interface sangradouro/oceano (Int) e nas áreas controle (Cont). *Vaz*: vazão média; *Larg*: largura; *Prof*: profundidade; *Sal*: salinidade; *Temp*: temperatura; *O.D.*: oxigênio dissolvido; *Cl-a*: clorofila *a*; *Gran*: tamanho dos grãos; *M.O.*: matéria orgânica; --- : ausência de variável.

Variáveis	Primavera 2010			Verão 2011			Outono 2011			Inverno 2011		
	San	Int	Cont	San	Int	Cont	San	Int	Cont	San	Int	Cont
<i>Vaz</i> (m ³ s ⁻¹)	0,46	---	---	0,05	---	---	0,53	---	---	1,08	---	---
<i>Larg</i> (m)	---	20,2	---	---	8,5	---	---	12,4	---	---	34,3	---
<i>Prof</i> (cm)	---	13,3	---	---	3,3	---	---	8,8	---	---	10,6	---
<i>Sal</i>	0,0	8,7	29,0	2,8	26,3	34,6	1,2	10,2	33,5	3,5	7,6	31,7
<i>Temp</i> (°C)	21,8	21,9	21,1	24,6	24,8	25,0	17,1	17,8	18,6	13,8	14,4	13,5
<i>pH</i>	8,3	8,1	8,0	8,5	8,1	8,0	8,0	7,9	8,2	7,5	7,6	7,9
<i>O.D.</i> (mg L ⁻¹)	8,5	8,2	8,2	6,9	13,0	13,3	6,0	6,1	9,4	7,8	8,1	9,2
<i>Cl-a</i> (µg L ⁻¹)	---	1,23	1,79	---	2,49	1,99	---	1,59	34,56	---	1,90	3,30
<i>Gran</i> (phi)	---	2,38	2,21	---	2,34	2,14	---	2,11	2,02	---	2,08	2,10
<i>M.O.</i> (%)	---	0,27	0,29	---	0,78	0,69	---	1,03	1,15	---	0,97	0,91

Tabela 4. Resultados SIMPER (%) evidenciando as espécies e/ou táxons responsáveis pelas dissimilaridades observadas entre os sangradouros (S) e áreas controle (C). As letras em parênteses representam as áreas onde as espécies/táxons foram mais abundantes. Algumas espécies intermareais foram divididas em classes de tamanho e apresentadas como adultos (A), juvenis (J) e recrutas (R). *Dissim. SxC*: dissimilaridade média entre as áreas (percentual); --- : espécie/táxon não significativa.

SIMPER	Classe	Prim	Ver	Out	Inv
<i>Amarilladesma mactroides</i>	(J)	1,5 (C)	---	---	---
<i>Amarilladesma mactroides</i>	(R)	25,6 (C)	15,5 (C)	6,9 (C)	22,4 (C)
<i>Donax hanleyanus</i>	(J)	1,6 (C)	2,9 (C)	---	---
<i>Donax hanleyanus</i>	(R)	1,3 (C)	24,6 (C)	17,4 (C)	7,8 (C)
<i>Hemipodia californiensis</i>		---	---	2,8 (C)	3,6 (C)
<i>Spio gaucha</i>		34,2 (C)	11,6 (S)	12,4 (C)	11,1 (C)
<i>Thoracophelia furcifera</i>		2,7 (C)	3,5 (C)	10,4 (C)	3,2 (C)
<i>Bathyporeiapus bisetosus</i>		8,0 (C)	---	---	2,4 (C)
PHOXOCEPHALOPSIDAE		8,1 (C)	7,5 (C)	10,5 (C)	15,3 (C)
PLATYISCHNOPIIDAE		6,4 (C)	8,2 (C)	8,8 (C)	10,5 (C)
<i>Emerita brasiliensis</i>	(A/J)	---	4,5 (S)	2,9 (C)	3,8 (C)
<i>Emerita brasiliensis</i>	(R)	---	3,1 (S)	---	---
<i>Excrolana armata</i>	(A)	2,6 (C)	4,1 (S)	9,0 (S)	5,4 (S)
<i>Excrolana armata</i>	(J/R)	---	4,2 (S)	---	---
<i>Chiriscus giambiagiae</i>		1,7 (C)	---	2,6 (C)	3,6 (C)
MYSIDACEA		---	---	5,6 (C)	---
<i>Dissim. SxC</i> (%)		63,2	61,2	80,0	79,4

CAPÍTULO 4

(Manuscrito submetido ao periódico *Estuarine, Coastal and Shelf Science*)

There and back again? Macrobenthic strandings along the subtropical sandy shores of southernmost Brazil

Raphael Mathias Pinotti^{a,b*} & Carlos Emílio Bemvenuti^a

a Macrobenthic Ecology Lab., Institute of Oceanography, Federal University of Rio Grande-FURG, Av. Itália km 8, Carreiros, Postal Code 96203-900, Rio Grande, Rio Grande do Sul, Brazil

b Postgraduate Program of Biological Oceanography (PPGOB); CNPq Financial Aid

** Corresponding author: +55 53 3233-6533; pinottirm@gmail.com*

Abstract

The increasing frequency of extreme weather events and sea-level rise due to climate change scenarios may induce passive transport, later retention and even mortality of invertebrates by massive strandings. This paper aimed to characterize the seasonal occurrence of macrobenthic strandings produced by, or associated with, cyclogenesis and frontal systems along the sandy shores of southernmost Brazil (~32°S). Strandings and environmental parameters (granulometry, beach profile, beach morphodynamics, wave climate, and wind patterns) were monitored seasonally along a 40 km stretch of beach between spring 2010 and winter 2011. Significant weather events were monitored by satellite images and validated by synoptic analyses, and short-term sea level changes were evaluated by optical remote sensing (Argus station). Macrobenthic stranding sites were sampled and associated with the average wind direction/speed whenever detected. Multivariate analyses were performed to determine the macrofaunal structure of these strandings and their temporal variation. Extratropical cyclones were more frequent during the spring (14 cyclones) and winter (11 cyclones), and during the winter a higher frequency of frontal systems was also registered (17 fronts). Strong and constant SW–E winds influenced a piling of water towards the shore, regardless of the season. Storm surges were linked to cyclonic events and frontal systems and associated with beach narrowings up to 91%. Fifteen intertidal/infralittoral macrobenthic taxa were registered within ten different stranding sites showing a seasonal distribution pattern that was mainly related to the warm seasons (spring/summer). Stranding events negatively affected post-settlement recruits, juveniles and adults of several species, especially intertidal migrants. The action of strong SW winds during the recruitment seasons significantly increased the risk of massive strandings along this subtropical sandy shore. High density losses and shifting compositions most likely affect the ecological equilibrium of the macrobenthic assemblages, especially regarding *Amarilladesma mactroides* and its main competitors, *Donax hanleyanus* and *Emerita brasiliensis*. Nevertheless, long-term monitoring programs are essential to demonstrate the full range of threats related to macrobenthic strandings at different latitudes and under different morphodynamic states and climate change scenarios.

Keywords: Weather hazards; storm surges; winds; mortality; intertidal migrants; 32°27'S/52°21'W.

1. Introduction

Global climate change represents a large-scale and long-lasting threat to sandy beach ecosystems (Brown & McLachlan, 2002; Schlacher *et al.*, 2008b; Defeo *et al.*, 2009). Significant alterations and several negative effects on macrobenthic assemblages may result from a single extreme event (Saloman & Naughton, 1977; Cochôa *et al.*, 2006; Hughes *et al.*, 2009; Lucrezi *et al.*, 2010) or from the integrated effects of extreme/non-extreme events such as hurricanes, storms (Croker, 1968; Sola & Paiva, 2001; Harris *et al.*, 2011) and the passage of frontal systems (Moeller *et al.*, 1993; Gallucci & Netto, 2004; Alves & Pezzuto, 2009). Multiple impacts have also been reported for other biological compartments such as seabird populations (Wiley and Wunderle, 1993; Hennicke & Flachsbarth, 2009; Wolfaardt *et al.*, 2012), marine turtles (Milton *et al.*, 1994; Martin, 1996; Ross, 2005), cetaceans (Evans *et al.*, 2005; Walker *et al.*, 2005), seagrass beds (Preen *et al.*, 1995; Balestri *et al.*, 2006) and dune field vegetation (Feagin *et al.*, 2005).

Extreme weather events and associated storm surges can remove and distribute across a beach large amounts of biological material such as algae, seagrass, driftwood (Colombini & Chelazzi, 2003; Dugan *et al.*, 2003; Balestri *et al.*, 2006) and carrion (McLachlan *et al.*, 1981; Heymans & McLachlan, 1996; McLachlan & Brown, 2006), all of which are significant sources of allochthonous nutrients. However, a negative impact of such passive biological distribution is demonstrated by strandings (Portuguese: *Embarcamentos*; Spanish: *Arribazón/Varamientos*), stochastic phenomena that involve a high number of intertidal/infralittoral species and individuals temporally or permanently trapped far above their normal distribution across the beach profile (*e.g.*, the supralittoral zone and the base of the dunes).

Dislodgement by tide/wave action is often assumed to be fatal or harmful to the less-motile epifaunal species on rocky shores, but this involuntary displacement does not always cause death, given the survivorship and active return rates (Miller *et al.*, 2007). Conversely, strandings on sandy shores can be potentially lethal to macrobenthic species given their reduced capacity of crawling (epifauna) or burrowing (infauna) in superior zones with reduced/no humidity and thixotropy. Once stranded, organisms can be exposed to high mortality rates caused by desiccation (McLachlan, 1998; Jaramillo *et al.*, 2012), possible positive (evaporation) or negative (precipitation) salinity variations within the substrate, positive/negative air temperature variations due to an increasing

emersion period (Ansell & McLachlan, 1980; McLachlan & Young, 1982), and high predation rates imposed by seabirds (Hubbard & Dugan, 2003; Peterson *et al.*, 2006) and Ocypodid crabs (Wolcott, 1978; Leber, 1982b), in addition to lethal/sub-lethal impacts caused by human trampling (Moffett *et al.*, 1998; Schlacher & Thompson, 2012) and vehicle traffic (Schlacher *et al.*, 2008a; Sheppard *et al.*, 2009).

Strandings due to adverse weather conditions and/or intense hydrodynamics are directly/indirectly related to mortality events of several species, such as the bivalves *Amarilladesma* (= *Mesodesma*) *mactroides* (Olivier *et al.*, 1971; Fiori & Cazzaniga, 1999; Ramírez *et al.*, 2004; Dadon, 2005; Silva *et al.*, 2008), *Donax hanleyanus* (Penchaszadeh & Olivier, 1975; Grant, 1985) and *D. variabilis* (Leber, 1982a); the mole crab *Emerita analoga* (Contreras *et al.*, 2000; Jaramillo *et al.*, 2012); cirolanid isopods (Jones & Hobbins, 1985); intertidal populations (Odebrecht *et al.*, 1995a; Méndez, 1995); intertidal/infralittoral mollusks (López *et al.*, 2008); infralittoral amphipods (Charvat *et al.*, 1990) and lobsters (Maynard & Chiasson, 1988). Because these events have been neglected by or rarely mentioned in sandy beach ecological studies, only a few monitoring/survey programs have executed systematic and quantitative samplings on stranded macrobenthic species over or within the upper-beach substrate.

Expressive reductions on macrobenthic species richness, density and/or biomass due to strandings may play a significant role in the ecology of sandy shores, especially under more dissipative conditions (McArdle & McLachlan, 1991; McLachlan & Dorvlo, 2005; Defeo & McLachlan, 2011). Macrobenthic strandings may ultimately impose a bottom-up effect on complex sandy beach food webs (McLachlan *et al.*, 1981; Lercari *et al.*, 2010; Bergamino *et al.*, 2011) due to the critical role played by macrobenthos in transferring energy and nutrients (Soares *et al.*, 1997; Cisneiros *et al.*, 2011) to superior trophic levels, *e.g.*, seabirds (Peterson *et al.*, 2006), Portunid and Ocypodid crabs (Leber, 1982b) and surf-zone fishes (Du Preez *et al.*, 1990).

Given that (i) extreme weather events are likely to increase in frequency and intensity due to global warming (Elsner *et al.*, 2008; Bender *et al.*, 2010; IPCC, 2012), (ii) climate change may increase coastal hazards due to storm surges and coastal erosion caused by sea-level rise (von Storch & Woth, 2008), and (iii) weather events may result in strandings along sandy beaches (López *et al.*, 2008), the present paper aimed to characterize the seasonal occurrence of macrobenthic strandings associated with extreme weather events in southernmost Brazil.

2. Materials and methods

2.1. Study area overview

The subtropical sandy beaches in southernmost Brazil (*i.e.*, the last 220 km of the Brazilian coast, near the Uruguayan border) are classified as exposed (*sensu* McLachlan, 1980a) and present a predominant NE–SW shoreline orientation, extensive beach widths (40–183 m), large swash zones (10–50 m), gentle slopes (1/15–100), fine quartz sands (average size of ~ 0.125 mm) and dissipative-to-intermediate morphodynamic states (Calliari & Klein, 1993; Calliari *et al.*, 1996; Pereira *et al.*, 2010).

Exposed to moderate/strong wave action (H_b : 0.5–5.5 m; T : 6–18 s) and influenced by mixed-diurnal microtides (< 1 m; annual average ~ 0.5 m), southernmost Brazil can be classified as a wave-dominated coast ($RTR < 3$; *sensu* Masselink & Short, 1993). The regional wave climate is mainly dominated by three wave propagation patterns (Tomazelli & Villwock, 1992; Figueiredo, 2013): (i) swell waves of high amplitude and long period (S–SE), (ii) sea waves of short period (E–NE), and (iii) rare storm waves of high energy (E–SE) generally associated with storm surges.

The wind action and barometric pressure changes are both responsible for short-term positive fluctuations in the sea level along the coast (Calliari *et al.*, 1998; Tozzi & Calliari, 2000) in addition to the influence of storm surges and cyclogenesis (Saraiva *et al.*, 2003; Parise *et al.*, 2009). Storm surges/waves can result in significant rates of beach erosion ($40\text{--}63$ m³ m⁻¹) and dune field retractions (up to ~ 5 m), temporarily raising the mean sea level to the base of the dunes (> 2.0 m), especially when associated with spring tides (Calliari *et al.*, 1998; Barletta & Calliari, 2003; Tabajara *et al.*, 2004). The predominant winds are from the NE during the spring/summer austral seasons (October–March) and from the S during the autumn/winter seasons (April–September) (Krusche *et al.*, 2003). The rainfall regime is highly influenced by frontal systems, cyclogenesis (Rao & Hada, 1990; Diaz *et al.*, 1998) and the *El Niño Southern Oscillation* (ENSO) phenomenon (Grimm *et al.*, 1998).

Frontal systems operate at subsynoptic scales (*i.e.*, 500–1,000 km) every 6–11 days throughout the year (Campello *et al.*, 2004) and are more frequent and intense during the autumn/winter seasons, with an average of 3–6 events per month (Gallucci & Netto, 2004; Rodrigues *et al.*, 2004). Three significant centers of cyclogenesis are

recorded in South America (Gan & Rao, 1991; Reboita *et al.*, 2010): (i) over Uruguay (31.5°S; 55°W); (ii) over the Gulf of San Matias in Argentina (42.5°S; 62.5°W); and (iii) along the S–SE Brazilian coast (20–35°S).

The southernmost Brazilian sandy shores can be characterized as semi-closed ecosystems (*sensu* McLachlan, 1980b) presenting a high primary productivity granted by year-round blooms of the surf-zone diatom *Asterionellopsis glacialis* (Castracane) Round (Odebrecht *et al.*, 1995b, 2010), an important food source for intertidal species such as the bivalves *Amarilladesma mactroides* and *Donax hanleyanus* (both filter-feeders) and the mole crab *Emerita brasiliensis* (a suspension-feeder). The above species and the scavenger isopod *Excireolana armata* can account for approximately 95% of the local macrobenthic biomass (Gianuca, 1997).

2.2. Sampling

Within those 220 km of the southernmost Brazilian sandy shores, a monitoring program was performed along 40 km of coast with intermediate morphodynamic states located between the Altair Shipwreck (32°17'S/52°15'W) and the Sarita Lighthouse (32°37'S/52°25'W), south of the Patos Lagoon mouth (Fig. 1). High-frequency monitoring/sampling was seasonally executed (four consecutive expeditions per season in weekly intervals) during November 2010 (austral spring), February/early March 2011 (summer), May 2011 (autumn), and August/early September 2011 (winter). Such expeditions were performed by four observers inside an ORV at a constant speed of 20 km h⁻¹, surveying the beach towards the south (the shipwreck/lighthouse direction) within the littoral zone and then surveying back towards the north (the lighthouse/shipwreck) within the supralittoral zone (*sensu* McLachlan & Jaramillo, 1995).

Macrobenthic stranding areas were located with the aid of integrated methodologies supported by visual cues based upon the following: (i) accumulation of alive/dead organisms and shells debris, near the drift lines; (ii) observation of the feeding behavior and activity of the American Oystercatcher *Haematopus palliatus* and *Calidris* spp. Sandpipers (see Discussion); (iii) observation of the double-holes of bivalves (*i.e.*, breathing holes) often associated with the bivalves *Amarilladesma mactroides* (Coscarón, 1959; Narchi, 1981); and (iv) observation of active movements and/or track marks related to isopods and mole crabs.

Nine biological samples were randomly collected within those macrobenthic stranding areas with the aid of a 20-cm-diameter PVC corer (0.27 m² of total sampled area) buried 40 cm into the substrate. Samples were sieved at the beach through 0.5-mm meshes to retain the smallest possible size-class (post-settlement recruits and/or small juveniles) of those stranded organisms. Terrestrial insect species (*e.g.*, ants; *Bledius* spp. bugs; Diptera larvae) and other “marine” invertebrates (*e.g.*, talitrid amphipods *Atlantorchestoidea brasiliensis* and ghost crabs *Ocypode quadrata*) were not considered here as stranded fauna given their high abundance and wide distribution within the supralittoral zone.

2.3. Beach characterization and morphodynamics

Three sediment samples (~50 g each) were taken from nearby the biological samples for granulometric analyses. Dry sand samples were sieved in meshes corresponding to ¼ phi (Φ) intervals. Sedimentologic properties including mean grain size and sorting were estimated with the SysGran 3.0 software (Camargo, 2006) following the methods in Folk & Ward (1957). Tables from Gibbs *et al.* (1971) were used to calculate the settling velocity of sand particles (based on the particle size; W_s) and the Dean’s parameter (Ω ; Wright & Short, 1984). The percentage of organic matter within each substrate sample was determined by the weight loss method described by Davies (1974).

For each stranding site detected, the position of strandings across the beach profile and their area of occurrence (approximated as a rectangle for practical reasons) were estimated. The beach slope was across-shore measured by the height difference between the upper-swash zone and the nearest drift line (adapted from Emery, 1961). Measurements of sediment penetration (adapted from McLachlan & Brown, 2006), substrate permeability (coefficient k in Caputo, 1973) and registries of air and water temperature (manual thermometer; ± 0.1 °C) were also conducted. Visual records of the height (H_b ; cm) and period (T ; s) of ten consecutive waves breaking behind the surf zone and the morphodynamic state of the beach based on Ω (Wright & Short, 1984; Short, 1996) were used to seasonally describe the beach environment.

2.4. Sea level changes and weather monitoring

Short-term beach-width variations, *i.e.*, the distance between a fixed point at the dunes and the variable waterline position, were used as a proxy measure of short-term sea level changes. Beach widths were measured daily and seasonally calculated using a routine of waterline detection developed by Sobral *et al.* (2013) applied on the time-series image data recorded by an Argus station installed on *Cassino Beach* ca. 15 km northwards of the monitored coastline (Holman & Stanley, 2007; Holland *et al.*, 2009).

Enhanced and visible GOES-12 satellite images were acquired twice daily from the Brazilian Institute for Space Research-Satellite Division and Environmental Systems (satelite.cptec.inpe.br) to reveal the formation and track the evolution of significant weather events along the Atlantic coast of South America (between 20–65°S). Frontal systems over the southernmost Brazilian coast (~32°S) and the cyclonic events occurring from 40°W towards the coast (between 25–45°S) were tracked daily and seasonally validated through synoptic analyses that were published daily by the Brazilian Center for Weather, Forecasting and Climate Studies (tempo.cptec.inpe.br) and synoptic analyses that were reported monthly by the Climate Studies Group from the University of São Paulo (grec.iag.usp.br).

Predominant wind direction (frequency of occurrence and quadrants) and wind intensity (average and maximum speeds; m s^{-1}) were employed to characterize the seasonal pattern of winds along the coast and the prevailing winds (during seven consecutive days) before the occurrence/detection of macrobenthic stranding events. Wind data and precipitation rates were acquired hourly through an Automatic Weather Station (Rio Grande-A802; OMM: 86995) of the Brazilian Institute of Meteorology (inmet.gov.br).

2.5. Laboratory protocols

The macrobenthic fauna were sorted by hand and identified under a stereomicroscope to the lowest taxonomic level. Gammarid amphipods represented by *Eophoxocephalopsis* sp., *Phoxocephalopsis zimmeri* and *Puelche orensanzi* (Phoxocephalopsidae) and also by unidentified Platyschnopidae species were seriously damaged by the field sieving, thus precluding accurate identifications at the species

level. This potential source of misidentification compelled us to adopt the Family nomenclatures as the lowest taxonomic resolution for these amphipods.

Intertidal migrant species, such as the yellow clam *Amarilladesma mactroides* (Reeve, 1854), the wedge clam *Donax hanleyanus* Philippi, 1847, the isopod *Exciorolana armata* (Dana, 1853) and the mole crab *Emerita brasiliensis* Schmitt, 1935, were measured in the laboratory with the aid of a millimetric scale attached to a stereomicroscope or caliper rule depending on the species size. Both instruments were used to measure to the nearest 0.1 mm.

Clams of both species were grouped into three size classes (Defeo, 1998) based on the maximum anterior-posterior shell length – *apSL*: *A. mactroides* recruits (<10.0 mm), juveniles (10.1–42.9 mm) and adults (>43.0 mm) and *D. hanleyanus* recruits (<5.0 mm), juveniles (5.1–14.9 mm) and adults (>15.0 mm). Individuals were also classified by their approximate age based on the correlation between length and the growth rhythms of the *A. mactroides* (Olivier *et al.*, 1971) and *D. hanleyanus* (Penchaszadeh & Olivier, 1975) natural populations. Isopods *E. armata* were measured and classified as recruits/juveniles (<3.0 mm) without apparent sexual characteristics and adults (>3.0 mm) based on the body length – *BL* (Petraco *et al.*, 2010). Mole crabs *E. brasiliensis* were examined for the presence of sexual characteristics whenever possible and subsequently grouped into recruits (<5.0 mm) and juveniles/adults (>5.0 mm) based on the carapace length – *CL* (Delgado & Defeo, 2006).

2.6. Statistical analyses

Macrobenthic compositions, richness (*i.e.*, the total number of stranded taxa) and density (means±standard errors) were calculated for every stranding site. The total abundance of the above intertidal migrants was divided into the respective size classes and then used throughout the statistical analyses. Length frequency distributions were seasonally calculated and log transformed [$\log_{10}(x+1)$] to minimize the differences between the abundance of small (recruits/juveniles) and large (juvenile/adults) individuals.

Multivariate exploratory techniques were executed to verify the composition of the macrobenthic assemblages during the stranding events and their temporal variation over the seasons. Based on standardized (by total) and fourth-root-transformed macrofaunal abundance (minimum plot stress), data similarities were calculated using

the Bray-Curtis coefficient (Clarke & Warwick, 2001). Rare (<10% of occurrences) and/or less abundant species ($\leq 1\%$ of the total) were excluded from the analyses.

Stranding events were assembled into seasonal (spring, summer, autumn and winter) and temporal (A, B, C and D) factors, allowing hierarchical clustering (CLUSTER) and multidimensional scaling ordination (MDS) to be executed. Similarity profile routines (SIMPROF) were performed on the full set of samples ($n = 90$) to determine the slightest subgroup divisions (Clarke *et al.*, 2008). Differences in the structures of the macrofaunal assemblages were subsequently verified by analyses of similarity (ANOSIM; $p < 0.05$) and similarity percentage routines (SIMPER) whenever significant (Clarke, 1993). All multivariate analyses were performed using PRIMER v.6 software (Clarke & Gorley, 2006).

3. Results

3.1. Weather and beach morphodynamics

Lower air and seawater temperatures (Tab. 1) were registered during the winter (12.6°C air; 13.5°C water) and autumn (15.6°C; 18.6°C) seasons than during the spring (19.3°C; 21.1°C) and summer (23.8°C; 25.1°C) seasons. The beach slope of ca. 1/40 ($\sim 2^\circ$) varied between 2.2° (spring and autumn) and 1.7° (summer and winter). The average heights and periods of the waves within the swash zone oscillated from 60–70 cm and 8.5–9.6 s, respectively (Tab. 1). In the summer, the amplitude of the wave height (40–150 cm) and period (4.6–16.5 s) were higher, followed by those in the spring. Based on the seasonal values of Ω , the intermediate morphodynamic state of the coastline varied between *Transverse Bar & Rip (TBR)* in spring and *Rhythmic Bar & Beach (RBB)* from summer to winter (Tab. 1).

Most cyclonic events (Cy) across this region (25–40°S; Tab. 1) were described as extratropical, and only one was classified as subtropical. Cyclogenesis was higher in the spring (14 Cy) and winter (11 Cy) than during the summer and autumn (6 Cy each). A higher number of frontal systems (FS) with an origin/evolution over southernmost Brazil ($\sim 32^\circ\text{S}$; Tab. 1) was registered during winter (17 FS) compared with summer (12 FS). Marked differences were registered concerning the seasonal frequency of the winds, which were stronger from the SW (average 13.2 m s⁻¹; gusts 22.5 m s⁻¹), E (13.0 m s⁻¹) and S (10.1 m s⁻¹) quadrants. Predominant winds from SW-to-E were registered

in the spring and from NE-to-SE during the summer, whereas oscillatory winds from all quadrants were observed during the autumn/winter seasons.

The average beach widths seasonally estimated were smaller during the spring (87.5 ± 10.1 m; Fig. 2a) and winter (89.3 ± 13.5 m; Fig. 2d) compared with the summer (99.9 ± 8.5 m; Fig. 2b) and autumn (102.2 ± 9.5 m; Fig. 2c). The former was most likely influenced by the large number of cyclonic events and frontal systems observed during the spring and winter seasons. Such weather phenomena were positively related to a short-term beach narrowing up to 91%, as observed on November 9 (7.9 m; Fig. 2a), May 25 and June 5 (13.7 m and 18.7 m, respectively; Fig. 2c), and August 2 (15.4 m; Fig. 2d).

During the most extreme event recorded in this beach-monitoring program (August 19–20), the sampling expedition had to be canceled due to the action of a very strong frontal system associated with an extratropical cyclone that hit the coast (Fig. 2d). Strong winds from the SW quadrant (14.0 – 20.0 m s⁻¹) and high SE waves at the beach (2–3 m) and over the ocean (3–4 m) piled up a massive volume of water towards the coast and dislodged the entire swash zone to the base of the dunes, which was eroded several meters (personal observation).

3.2. Stranding events

Five macrobenthic stranding events were detected, located at ten different sites several kilometers apart (Fig. 3): three stranding sites were registered during both the Spring A (1–3) and Spring B (1–3) expeditions; one during the Summer D expedition; two during the Autumn C expedition (1–2); and another during the Winter D expedition.

The largest stranding areas were detected during the Spring B expedition, comprising approximate areas of 1,802 m², 1,358 m² and 1,755 m² and located approximately 34–44 m from the waterline to between the upper mesolittoral and supralittoral zones (Fig. 4). Other smaller areas were also located near the dune bases, e.g., 16 m (Spring A3) and 19 m (Autumn C1). A wide intra-/inter-seasonal variation in swash width was observed (Fig. 4) ranging from 5–8 m (Spring B), 12–15 m (Spring A) and 18 m (Winter D), with the latter denoting a more intense wave climate.

Well- to very well-selected fine sands (average size between 0.149 and 0.210 mm) were registered over the stranding areas, regardless of the season. The organic

matter percentage within the sediment was generally low (ca. 0.28%) except in the Winter D event (1.18%). The higher winter value coincided with the deposition of the surf-zone diatom *Asterionellopsis glacialis*, forming dense brown patches over the upper mesolittoral/supralittoral zones. The average sediment percolation ($3.37\text{--}7.11 \cdot 10^{-3} \text{ cm s}^{-1}$) and penetrability (7.33–12.50 cm) were variable over space and time as a natural response to different precipitation rates registered previously to sampling expeditions (accumulated rainfall: Summer D=0.6 mm and Winter D=52.8 mm).

The detection of macrobenthic strandings coincided with moderate to strong winds (average 3.9 m s^{-1} ; gusts 13.2 m s^{-1}) from the SW–E quadrants (56.8–78.1%). A significant piling of water against the shore was found mainly associated with the action of the winds, following two distinct patterns (Fig. 5): (i) unidirectional and intense SW winds (Spring A: up to 13.0 m s^{-1} ; Spring B: 10.1 m s^{-1}) or E winds with short-term oscillations (Summer D: 7.8 m s^{-1}); and (ii) prevailing SE winds (Autumn C: 5.8 m s^{-1}) or SW winds (Winter D: 9.0 m s^{-1}) experiencing an abrupt and intense rotation to the E–NE quadrants (up to 13.2 m s^{-1}) by the action of post-frontal systems (which were subsequently responsible for a later transport of water towards offshore).

3.3. Stranded macrobenthic fauna

Fifteen infaunal/epifaunal macrobenthic taxa were found stranded within the upper mesolittoral/supralittoral zones, as follows (Tab. 2): Annelida (four Polychaeta species), Arthropoda (at least seven Crustacea species), Mollusca (three Bivalvia species) and Nemertea (class Anopla). In addition, some stranding events outside that 40-km-long monitoring area were observed and therefore registered using a qualitative approach: patchy high abundances of the infralittoral bivalves *Amiantis purpurata* (Lamarck, 1818) and *Mactra isabelleana* d'Orbigny, 1846; of the gastropods *Buccinanops monilifer* (Kiener, 1834) and *B. uruguayensis* (Pilsbry, 1897) and massive strandings of the fast-swimming/back-burrowing crab *Arenaeus cribrarius* (Lamarck, 1818).

The largest abundances within the stranding sites were of the polychaetes *Spio* (= *Scolecopsis*) *gaucha* (15,949 individuals) and *Thoracophelia* (= *Euzonus*) *furcifera* (2,186 ind.); the bivalves *Amarilladesma mactroides* (14,934 ind.) and *Donax hanleyanus* (1,861 ind.); the amphipods Phoxocephalopsidae (1,704 ind.), Platyschnopidae (1,162 ind.) and *Bathyporeiapus bisetosus* (263 ind.); and the isopod

Exciorolana armata (632 ind.), all accounting for ~99% of the stranded macrobenthos. Nevertheless, both polychaete species cannot be considered stranded fauna (see Discussion). Higher losses were registered during the spring (8,362 to 53,968 ind. m⁻²) and summer (8,355 ind. m⁻²) stranding events due to the high densities of *A. mactroides* recruits (up to 19,022±7,197 ind. m⁻²). However, lower densities of stranded organisms during the autumn (1,190 to 5,520 ind. m⁻²) and winter (4,566 ind. m⁻²) strandings were mainly related to the lower densities of stranded *E. armata* adults in addition to *A. mactroides* and *D. hanleyanus* in different size classes (Tab. 2).

The yellow clam *Amarilladesma mactroides* was frequently registered within the stranding areas regardless of the season. Expressive rates of stranded recruits and juveniles were found throughout the warm season events, especially during the spring (Fig. 6a). A higher frequency of *A. mactroides* adults (46–71 mm of *apSL*) was also related to spring events, although the largest adults (52–76 mm *apSL*) have been observed in autumn. The age structure of those stranded *A. mactroides* demonstrated that young individuals of age 0 (<41–43 mm *apSL*) were extremely common and comprised 100% during the summer event. Individuals of ages 4+ to 6+ (64–74 mm *apSL*) were common in the spring and autumn events, whereas young individuals of ages 1+ to 3+ (41–63 mm *apSL*) were common during the winter event (Fig. 6a).

Another bivalve, the wedge clam *Donax hanleyanus*, was also frequently registered within the stranding areas, especially during the events of spring (mostly juveniles) and summer (mostly recruits and adults), although some recruit/juvenile individuals (<10.0 mm *apSL*) were observed in the cold season events (Fig. 6b). Those adult bivalves larger than 15 mm *apSL* were almost exclusively recorded in the warm-season stranding events, when the largest individuals were found (26–27 mm *apSL*). Regarding the age structure of those stranded *D. hanleyanus*, only individuals of age 1+ (22.5–28.5 mm *apSL*) or younger were registered throughout this beach-monitoring program (Fig. 6b).

The number of stranded *Exciorolana armata* isopods was relatively high but decreased significantly from warm to cold season stranding events (Fig. 7a). A remarkable predominance of adult isopods (up to 9.2 mm *BL*) was found within the stranding areas compared with the reduced frequency of recruit/juvenile individuals (2–3 mm *BL*). A similar pattern was also registered for those stranded *Emerita brasiliensis*, the occurrence of which was limited to the warm season events (Fig. 7b). Only

juvenile/adult individuals (8.0–25.1 mm *CL*) were registered within the stranding areas, following a male/female sex ratio of 1:4 (the most ovigerous).

3.4. Temporal variation of the stranded macrobenthic assemblages

Analysis on Similarity Profile (SIMPROF) revealed a significant grouping of samples into sixteen subgroups ($p < 0.05$) that were temporally rather than spatially based (and even a combination of both); nevertheless, the spatial approach and its inherent ecological significance were beyond the scope of the present work.

The CLUSTER analysis showed a preliminary arrangement of samples following temperature patterns, i.e., warm season events *vs.* cold season events (52% similarity; $p < 0.01$; $R = 0.494$) and a secondary one following seasonal patterns (61% similarity; $p < 0.01$; $R = 0.708$). This latter arrangement was also found through the MDS analysis (Fig. 8), with significant intra-seasonal (Spring A *vs.* B) and inter-seasonal dissimilarities (all ANOSIM $p < 0.01$) related to the macrobenthic structure of the stranding events.

The SIMPER analysis revealed the macrobenthic species seasonally responsible for such dissimilarities to be those that are naturally abundant across the intertidal zone (Tab. 3), except the gammarid amphipods (infralittoral) and the polychaetes *Spio gaucha* and *Thoracophelia furcifera* (see Discussion). Stranding events detected in the warm seasons (spring/summer) were mainly characterized by the occurrence of *Amarilladesma mactroides* juveniles/recruits (spring A & B), in addition to *Donax hanleyanus*, polychaetes (mainly *S. gaucha*) and *Excirolana armata* (summer).

In contrast, stranding events detected during the cold seasons (autumn/winter) were marked by the presence of *A. mactroides* (adults for autumn; all size classes for winter), polychaetes (mainly *T. furcifera* for autumn) and *D. hanleyanus* juveniles/recruits (winter). The amphipods *Bathyporeiapus bisetosus* and Phoxocephalopsidae were responsible for the dissimilarities of both spring events (Tab. 3), whereas Phoxocephalopsidae (autumn) and Platyischnopidae (winter) contributed significantly to these cold-season dissimilarities.

4. Discussion

Extreme weather events are often unpredictable processes that operate on large spatial-temporal scales and, consequently, are not amenable to rigorous manipulative experimental designs (Harris *et al.*, 2011). High frequency expeditions were systematically executed, resulting in the accurate detection of ten macrobenthic stranding sites that were seasonally distributed. Conversely, the number of strandings detected and the bio-ecological characteristics of each event may have been negatively biased by some methodological issues.

One possible underestimation factor could be related to the spatial-temporal distribution of the coastal birds used as “remote detecting tools” of stranding sites. The patterns of avifauna distribution over the southern Brazilian coast are seasonally influenced by human disturbance and prey availability, particularly during the warm seasons: the American Oystercatcher *Haematopus palliatus* feeds mainly on the *Amarilladesma mactroides*, whereas the Red-Knots *Calidris canutus* and *C. alba* feed on both *Donax hanleyanus* and *Emerita brasiliensis* (Harrington *et al.*, 1986; Vooren & Chiaradia, 1990; Scherer & Petry, 2012). As a result, large bird populations feeding along the beach are more frequent in the spring/summer than in the autumn/winter, increasing the power of detecting strandings during the warmer seasons, despite the massive presence of tourists.

The seasonal predation pressure exerted by the avifauna in addition to the downshore predation of *Ocypode quadrata* crabs (Wolcott, 1978; Leber, 1982b) can adversely affect the estimation of macrobenthic densities within the stranding sites. Taking into account these predation rates, accurately quantifying the population outputs resulting from stranding events alone or establishing a reasonable relationship between stranded/remaining populations (*i.e.*, not stranded) is impossible unless experiments of predator exclusion and/or specific monitoring programs involving tagged individuals are simultaneously executed (Dugan & McLachlan, 1999).

Another possible underestimation factor is related to the along-shore transport of sand and the NE–SW coastline orientation. The seasonal prevalence of N–E winds (during warm seasons) and the sporadic occurrence of NE winds influenced by post-frontal systems (during cold seasons) may establish a significant aeolian transport of sand, covering and burying the stranded organisms. This issue was previously reported

as a possible cause of the inaccurate detection of *Ocypode quadrata* burrows in the southern Brazil (Neves & Bemvenuti, 2006b).

Storms and rainfall events prior/during sampling expeditions may also have negatively affected the recognition of strandings, reducing the capacity of visual detection or altering/removing those cues and marks left by stranded individuals (*e.g.*, breathing holes of bivalves and movement tracks of isopods and mole crabs). This situation is most likely aggravated during the cold seasons, during which high precipitation rates are often associated with cyclogenesis and frontal systems (Gan & Rao, 1991; Rodrigues *et al.*, 2004).

The sampling protocol executed herein enabled us to demonstrate the chronic effects of successive weather events that determine macrobenthic strandings over time but not the acute effects of each event on the occurrence of strandings. Some evidence indicates that strong erosive processes and significant changes in beach morphology are mainly related to long-lasting storm surges rather than their intensity, given the elapsed time of the momentum exchange between the atmosphere and the ocean surface: 6–48 h after cyclogenesis (Saraiva *et al.*, 2003; Parise *et al.*, 2009). Further investigations related to macrobenthic strandings should, therefore, consider the intensity, erosive potential and, most importantly, duration of the extreme weather event (Dolan & Davis, 1992; Zielinski, 2002; Mendoza & Jiménez, 2006; Lewis *et al.*, 2013).

The beach morphodynamics along this coastline have mainly been found to be regulated by the frequency and intensity of weather events (Calliari *et al.*, 1998), altering the morphodynamic state of a beach not only in the short/medium-term (Serau & Calliari, 2003) but also seasonally: spring/summer accretion profiles (low swell) versus autumn/winter erosive profiles (storm waves) as a result of wind regimes and predominant waves (Calliari & Klein, 1993; Barletta & Calliari, 2003). The morphodynamic states registered herein changed from *TBR* (spring) to *RBB* (other seasons), intermediate beaches with well-developed berms and more convex profiles (Short & Wright, 1983; Wright & Short, 1984). The occurrence of strandings may therefore be more intense during reduced energy states, particularly the *TBR* state, as the intertidal fauna became permanently trapped in the upper-beach *e.g.*, behind berms and/or along the beach runnels formed by those sand bars moved onshore (after storms) and welded onto the beach, where the waterline can only reach during extremely high tides or storm surges (Santos, 1991).

The occurrence of storm surges along the southern Brazilian coast is mainly related to a rapid intensification of frontal systems combined with strong cyclogenesis and associated winds (often from the southern quadrants) that can force the ocean against the shore (Marone & Camargo, 1994). High frequencies of frontal systems and extratropical cyclones were registered in the present study throughout the spring and winter seasons, and this could be related to the proximity of important South American cyclogenesis centers (Gan & Rao, 1991; Reboita *et al.*, 2010), that are very active during the winter (Uruguayan coast) but also during the summer (Argentinean coast). Regarding the intensity of such events, Barletta & Calliari (2003) demonstrated that a higher frequency of weak/significant storms is found during the warm seasons in contrast to those rare but severe/extreme storm events (wave heights of 2.0–5.5 m) registered during the cold seasons.

Analyzing the dominant wind patterns before the occurrence/detection of macrobenthic strandings and the bio-ecological characteristics associated with each event, we may assume that intense and long-lasting SW–E winds throughout the warm seasons determined a higher frequency and intensity of strandings due to the intensification of storm surge events. Even at a lower scale, the occurrence of strandings during the cold seasons was presumably influenced by the alignment between the intense SW–SE winds and the incident SE waves (Figueiredo, 2013; Ortega *et al.*, 2013), increasing dislodgement, passive movements and organism trapping due to high-energy waves and across-shore erosive potential (Bernardi *et al.*, 1987; Tabajara *et al.*, 2004).

Regardless of the season, strong southerly winds (SW–SE quadrants) are found to be responsible for the development of storm surge events along the southernmost Brazilian coast (Saraiva *et al.*, 2003). An increasing frequency (47%), intensity ($1.46 \pm 0.08 \text{ mm y}^{-1}$) and duration (~ 3 days) of positive storm surge events caused by strong SE winds have been observed for the last decades along the Argentinean coast (D’Onofrio *et al.*, 2008). Synoptic situations associated with strong SE winds were registered year-round (although less frequently during the winter) over the Rio de la Plata estuary, in addition to an increasing trend of southeasterly storms (Escobar *et al.*, 2004). Evaluating the effects of long-term trends in the climate and morphodynamic variability of the Uruguayan coast, Ortega *et al.* (2013) demonstrated a growing frequency of storms related to wind-speed anomalies (WSA) and increasing southerly wind speeds. A significant increase in swash width over time (and its positive relationship with WSA)

suggests an unstable erosive environment for filter-feeding clams and crustaceans (Ortega *et al.*, *up. cit.*) and, thus, an increasing exposure of stranding events associated with strong SW–E winds (López *et al.*, 2008).

However, even if all of those morphodynamic/weather conditions so far discussed are attained, the occurrence of strandings will be fundamentally modulated in both frequency and intensity by the behavioral patterns of those stranded endangered species in addition to the spatial-temporal availability of macrobenthic fauna across the beach profile. Sandy beach populations may exhibit a well-defined structure with significant across-/along-shore variations (James & Fairweather, 1996) that can be randomly found in dense patches – *e.g.*, *Emerita brasiliensis* and *Excirolana armata* (McLachlan & Hesp, 1984; Giménez & Yannicelli, 1997) – or dense beds – *e.g.*, *Amarilladesma mactroides* and *Donax hanleyanus* (Olivier *et al.*, 1971; Penchaszadeh & Olivier, 1975). This patchy aggregation raises the necessity of monitoring the occurrence of stranding events over tens of km within the upper-beach zones.

The deposit-feeder polychaete *Thoracophelia furcifera* is commonly found along the upper/mid-intertidal zones from southern Brazil (Neves & Bemvenuti, 2006a; Neves *et al.*, 2007; Otegui *et al.*, 2012) and northern Uruguay (Defeo *et al.*, 1992a; Brazeiro & Defeo, 1996) in depths generally greater than 10 cm. Within these upper-beach zones, Opheliid polychaetes can burrow horizontally under relatively stable conditions but may actively respond to changes in beach topography to prevent excessive burial or dislodgment in heavy storm situations (Seike, 2008). Given the spatial-temporal stability of such species across the beach profile (Brazeiro & Defeo, 1996), the occurrence of *T. furcifera* within the stranding sites may be strongly, but not exclusively, biased by its natural distribution rather than influenced by the extreme weather events monitored herein.

The expressive abundance of another species – the polychaete *Spio gaucha* – could also be biased by its spatial-temporal distribution across the beach profile. Endemic throughout southern Brazil, Uruguay and northern Argentina exposed sandy shores, this small polychaete (approximately 20 mm) is commonly found over the mesolittoral zone, reaching densities of up to 100,000 ind. m⁻² during spring and early summer (Santos, 1991; 1994). Under normal conditions, *S. gaucha* constructs a weak cohesive tube within the first 20 cm of sand but may extend this penetration depth up to 80 cm in response to desiccation (Santos, 1991). Spionidae polychaetes such as *Scolecipis* sp. predominantly feed on suspended particles but may opportunistically

change to a shallow deposit-feeding behavior under still environmental conditions (Pardo & Amaral, 2004). Given the reduced size of the species and its shallow infaunal behavior, its multiannual life cycle (Santos, 1994) and high year-round abundance across the mesolittoral zone (Neves *et al.*, 2007; 2008), the presence of *S. gaucha* within the stranding sites cannot be accurately quantified, being almost impossible to separate the stranded individuals from those members of the normally distributed population.

Intertidal migrants tend to maintain the most advantageous location across the beach profile to maximize their food intake and reproductive outputs – benefits that may be counteracted by the energetic cost of migration, predation and the risk of being stranded (Gibson, 2003). Although intertidal migrants can perform Swash-Mediated Active Movements to optimize such positions (*SMAM sensu* Giménez & Yannicelli, 1997), other species/organisms with reduced body size may be passively flushed out and/or washed up farther the beach by the passive transport of waves (Brazeiro & Defeo, 1996; Defeo *et al.*, 2001) and thus have to present behavioral mechanisms to survive strandings under severe hydrodynamic conditions (*e.g.*, strong winds/storms) and return to the established zonation patterns (Jones & Hobbins, 1985).

Macrobenthic strandings can inflict size/sex-dependent mortalities given the zonation and intraspecific distribution of some intertidal migrant species, in which recruits/juveniles are located higher up the beach and adults are found in the lower parts (Defeo *et al.*, 1986; McLachlan & Jaramillo, 1995; Gaspar *et al.*, 2002; Bergonci & Thomé, 2008). Conversely, small/young individuals can also burrow faster than large/adult ones (McLachlan & Young, 1982; McLachlan *et al.*, 1995; Defeo *et al.*, 2001; Nel *et al.*, 2001), increasing at a certain level their capacity to avoid multiple swashes and, ultimately, evade strandings. Remarkably, this distribution pattern can be observed for *Emerita brasiliensis* populations: although small individuals (males and juvenile females) remain in the swash zone, large adult females can regulate their positions in the lower intertidal/infralittoral zones (Defeo *et al.*, 2001).

Across-shore passive dislodgement and strandings may additionally threaten those intertidal active species during their early life-stages, when burrowing capacity is directly proportional to the animal's size. We therefore assume – for those small/young individuals – an elevated exposure to the swash features (*e.g.*, emersion/desiccation, wave turbulence, and salinity/temperature variations), a reduced capacity of horizontal (crawling) and vertical (burrowing) active displacements, a lower ability to withstand

hydrodynamics and consequently an increasing exposure to stranding events compared with large/adult organisms.

The yellow clam *Amarilladesma mactroides* displays a shallow behavior within the first cm layers during post-settled/juvenile stages; however, it reaches 15–40 cm of depth as adults (Coscarón, 1959; Narchi, 1981), thus reducing the exposure to strandings and subsequent mortality. Conversely, *Donax hanleyanus* has short siphons and actively burrows up to 5 cm even as adults (Penchaszadeh & Olivier, 1975), presenting a shallow swash-ride behavior (*Donax* spp. in Ellers, 1995) also observed in those fast-swimming *Exciorolana* spp. (Yanicelli *et al.*, 2002) and fast-burrowing *Emerita* spp. (Cubit, 1969; Dugan *et al.*, 2000; Lastra *et al.*, 2004), which are all intertidal migrants that may actively balance the risk of being stranded, especially when young.

Burrowing is a key adaptation for several macrobenthic species inhabiting sandy shores (Ansell & Trevallion, 1969; Trueman & Ansell, 1969; McLachlan *et al.*, 1995), but the ability to perform this vertical displacement (and ultimately to avoid strandings) can be highly influenced by environmental factors, such as the water temperature (Ansell & McLachlan, 1980; McLachlan & Young, 1982) and substrate characteristics (Alexander *et al.*, 1993; Dugan *et al.*, 2000; Yanicelli *et al.*, 2002; Nel *et al.*, 2001; de la Huz *et al.*, 2002), in addition to the swash features and hydrodynamics (McArdle & McLachlan, 1991; 1992).

Gastropods *Bullia* sp. and bivalves *Donax* spp. can only burrow within water-saturated sands and may experience an increased burrowing time in sediments with low water content (Brown & Trueman, 1991). The burrowing times of the cirolanids *Exciorolana armata* and *E. braziliensis* were found to be affected by sediment grain size and thixotrophy but not by temperature or current velocity (Yanicelli *et al.*, 2002). However, moderately low water temperatures (10–13°C) and an intense wave climate had significant effects on the burrowing performances of *Donax* spp., increasing their mortality rates due to strandings when facing low temperatures and rough sea conditions (McLachlan & Young, 1982).

The macrobenthic strandings registered throughout this beach-monitoring program were mainly, but not exclusively, associated with the warm seasons (spring/summer), and such seasonal variability can be closely related to the temporal distribution of the macrofauna inhabiting this subtropical sandy shore. Along the southernmost Brazil, temporal variations in the macrobenthic assemblages are

positively influenced by recruitment events and the seasonal migration of species into the swash zone (during warm seasons). Conversely, such assemblages are negatively influenced by the emigration of species to deeper waters (during cold seasons), natural mortality (by predation, massive strandings and mud depositions) and anthropic activities (Neves *et al.*, 2008; Silva *et al.*, 2008). As a general pattern, assemblages from temperate/subtropical regions have a high temporal variability in abundance and diversity (Leber, 1982b; Haynes & Quinn, 1995; Jaramillo *et al.*, 1996), which are both influenced by the seasonality of the recruitments (Defeo, 1996).

The expressive abundance of the amphipod *Bathyporeiapus bisetosus* within the spring strandings could be related to recruitment events and to the shallow seasonal distribution of the *Bathyporeiapus* genus across the beach profile, presenting a high abundance in both mesolittoral/infralittoral zones during spring (Borzzone & Souza, 1997; Neves *et al.*, 2007; 2008). Haustoriid, Phoxocephalopsid and Platyischnopid amphipods can be abundantly found in shallow waters during the winter and early spring (Leber, 1982b; Souza & Gianuca, 1995; Borzzone & Souza, 1997; Neves *et al.*, 2008), increasing the probability of being stranded. Epifaunal amphipods generally show a significant increase in abundance towards the swash zone, suggesting that most amphipod species found over the intertidal are not residents but infralittoral organisms stranded by intense wave activity (Charvat *et al.*, 1990).

Behavioral changes and vertical migration towards the lower swash zone during periods of minimum growth (*i.e.*, winter season) are reported for *Excirolana armata* (de Alava & Defeo, 1991), movements that may correspond to the metabolic adjustment of cirrolanids to lower temperatures, changes in food concentration, abundance of predators and reproduction processes (Fish, 1970; Jones, 1970a; b). This migratory behavior is also supposedly exhibited by adult populations of *Emerita* (Edwards & Irving, 1943; Bowman & Dolan, 1985) and *Donax* (Leber, 1982a; b; Nelson *et al.*, 1993), likely associated with their seasonal rhythm of activities. Although not quantitatively supported and so far contradictory, massive displacements towards the infralittoral are also performed by *Amarilladesma mactroides* populations from fall to late winter (Fiori *et al.*, 2004) to liberate gametes (Coscarón, 1959), achieve a better metabolic adjustment under starvation and minimal growth (Olivier *et al.*, 1971; Defeo *et al.*, 1992b), evade extremely cold temperatures (Defeo *et al.*, 1986) and/or escape from the harsh climate of waves, avoiding overwintering in shallow waters and consequently preventing mass strandings.

Mortality rates regarding the early stages of *Amarilladesma mactroides* are particularly very high given the predation pressures exerted by top predators (seabirds and fishes), the intraspecific “predation-by-filtration” of adults and the influence of stranding phenomena (Olivier *et al.*, 1971). However, a great biotic potential of population recovery is demonstrated for the species as a quasi-continuous recruitment season near 32°S (Fiori & Defeo, 2006). Density-dependent factors and stochastic environmental events are found to be equally responsible for temporal fluctuations in *A. mactroides* populations, in which density-dependent relationships and intraspecific interactions can play a significant role in the survivorship of all age-classes: whereas the survival rates of recruits are reduced by intra-cohort interactions, the decreasing survival rates of adults are directly related to the density of young individuals (Lima *et al.*, 2000).

If so, reductions in *A. mactroides* recruits/juveniles due to stranding events might ensure a short-term adult survivorship but could consequently lead to long-term recruitment failures due to the massive outputs of immature individuals. Regardless of the season, almost every stranded *Amarilladesma mactroides* had a size of less than 43 mm, the mean size at first maturity for individuals approximately 1 year old (Masello & Defeo, 1986). This also holds true for *Donax hanleyanus* given the large number of stranded individuals with a shell length shorter than 13–15 mm, the estimated mean size at first maturity (Gil & Thomé, 2004). On the other hand, almost all stranded *Excirolana armata* and *Emerita brasiliensis* were already sexually mature *i.e.*, larger than 4.66 mm for *E. armata* (Petracco *et al.*, 2010) and larger than 4.44 mm (males) and 20.26 mm (females) for *E. brasiliensis* (Delgado & Defeo, 2006).

In addition to the intraspecific interactions, an interspecific competition for both space and resources is widely registered between *Amarilladesma mactroides* and *Donax hanleyanus* populations throughout the Southwestern Atlantic (Penchaszadeh & Olivier, 1975; Defeo & de Alava, 1995; Defeo, 2003), where population peaks of *D. hanleyanus* are directly correlated to *A. mactroides* population crashes (Herrmann *et al.*, 2009). Negative correlations are also found between *D. hanleyanus* and *Emerita brasiliensis* populations, in which density peaks of the wedge clam can be associated with periods of low density of mole crabs, suggesting an intra-guild competition at subtropical/tropical lower latitudes where *A. mactroides* is absent (Souza & Gianuca, 1995; Cardoso & Veloso, 2003). Competitive interactions during burrowing can significantly increase the exposure of *Mesodesma donacium* and *E. analoga* individuals to stranding events along

the Chilean coast (Dugan *et al.*, 2004), a negative interaction also reported for *Donax* spp. and *E. talpoida* populations along the Northwestern Atlantic (Leber, 1982a; b).

Climate variability and massive mortality events are found to affect Mesodesmatidae populations (*e.g.*, *Amarilladesma mactroides* and *M. donacium*) along the South American coast, in which these predominant clams (in terms of biomass) are usually replaced by their subordinated competitors *Donax* spp. and *Emerita* spp. in both Pacific (Arntz *et al.*, 1987) and Atlantic sandy shores (Defeo, 2003). Massive strandings of *Mesodesma donacium* clams and high population reductions involving *Donax obesulus* (= *D. peruvianus*) and *E. analoga* were observed during *El Niño* events along the Peruvian coast (Arntz & Valdivia, 1985), significantly affecting the interspecific equilibrium of the entire macrobenthic assemblage. Based on recent climatology (1900–1997) studies, both the frequency and intensity of North Atlantic hurricane activities were found to be higher during neutral/strong *ENSO-La Niña* years but suppressed during strong *ENSO-El Niño* years (Bove *et al.*, 1998). For the Southwestern Atlantic, a higher frequency of cyclogenesis was registered during the *El Niño* years (Gan & Rao, 1991; Grimm *et al.*, 1998) in addition to an increase in the occurrence of frontal systems (especially cold fronts) over southernmost Brazil during *La Niña* years (Pereira *et al.*, 2011).

A significant increase in tropical cyclogenesis (as long-lasting and intense storms and cyclones) has been attributed to the predicted/observed effects of global warming (Emanuel, 2005; Webster *et al.*, 2005). Studies on global climate variability have proposed not only a significant relationship between the North Atlantic Oscillation (*NAO*) and anomalies in the global tropical cyclone activity (Elsner & Kocher, 2000) but also an inverse relationship between intense hurricanes (Saffir-Simpson 3 or higher) and weak *NAO* events (Elsner *et al.*, 2000). Higher North Atlantic hurricane activities have been attributed to the increasing Sea Surface Temperatures (*SST*) associated with the Atlantic Multidecadal Oscillation (*AMO*; Goldenberg *et al.*, 2001). In fact, significant correlations between increasing warm anomalies in the *SST* and hurricane activities (associated with increasing wind speeds) have been suggested for the Northwestern Pacific coast (Knutson *et al.*, 1998), which may ultimately lead to macrobenthic strandings.

5. Conclusions

Strong and constant SW winds (regardless the season) and increased macrobenthic abundance in shallow waters due to recruitment events and/or migratory behavior (in the warm spring/summer seasons) were found to be responsible for the increasing risk of strandings along this subtropical sandy shore in addition to the rough climate of waves (in the cold autumn/winter seasons). The stranding events seasonally detected may significantly influence the population dynamics of the intertidal migrants and alter the ecological equilibrium of the entire community due to shifting variations in the composition of the macrobenthic assemblages, especially regarding *Amarilladesma mactroides* and its main competitors, *Donax hanleyanus* and *Emerita brasiliensis*.

However, we need to examine these findings with extreme caution because snapshot studies – *i.e.*, those with a short temporal replication – are strongly criticized (Brazeiro & Defeo, 1996; Defeo & Rueda, 2002). Long-term monitoring is therefore essential to establish the full range of ecological impacts regarding macrobenthic strandings on sandy shores. Whether interannual variations and stochasticity of global scale phenomena can exert a direct/indirect influence on the frequency and intensity of strandings should be carefully addressed, and if an effect is observed, their role in modulating such events should be determined.

The occurrence of stranding events and their negative impacts operating at the assemblage level have yet to be discovered at different latitudes and under different morphodynamic states and climate change scenarios. Aiming to foresee the climate impacts upon the macrobenthic compartments, further investigations on sandy shore strandings should be used to elaborate upon refined ecological models similar to previously established geo-physical models (Zhang *et al.*, 2004; Mcleod *et al.*, 2010).

6. References

- Alexander, R.R., Stanton, R.J., Dodd, J.R., 1993. Influence of sediment grain size on the burrowing of bivalves: correlation with distribution and stratigraphic persistence of selected Neogene clams. *Palaios* 8(3): 289-303.
- Ansell, A.D., McLachlan, A., 1980. Upper temperature tolerances of three molluscs from South African sandy beaches. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 48, 243-251.
- Ansell, A.D., Trevallion, A., 1969. Behavioural adaptations of intertidal molluscs from a tropical sandy beach. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 4, 9-35.
- Arntz, W.E., Valdivia, E., 1985. Incidencia del fenómeno *El Niño* sobre los mariscos en el litoral Peruano. *Boletín Instituto del Mar del Peru (SI)*: 91-101.
- Arntz, W.E., Brey, T., Tarazona, J., Robles, A., 1987. Changes in the structure of a shallow sandy-beach community in Peru during an *El Niño* event. *South African Journal of Marine Science* 5, 645-658.
- Alves, E.S., Pezzuto, P.R., 2009. Effect of cold fronts on the benthic macrofauna of exposed sandy beaches with contrasting morphodynamics. *Brazilian Journal of Oceanography* 57(2): 73-96.
- Balestri, E., Vallerini, F., Lardicci, C., 2006. A qualitative and quantitative assessment of the reproductive litter from *Posidonia oceanica* accumulated on a sand beach following a storm. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 66, 30-34.
- Barletta, R.C., Calliari, L.J., 2003. An assessment of the atmospheric and wave aspects determining beach morphodynamic characteristics along the central coast of RS state, Southern Brazil. *Journal of Coastal Research* 35(SI): 300-308.
- Bender, M.A., Knutson, T.R., Tuleya, R.E., Sirutis, J.J., Vecchi, G.A., Garner, S.T., Held, I.M., 2010. Modeled impact of anthropogenic warming on the frequency of intense Atlantic hurricanes. *Science* 327, 454-458.
- Bergamino, L., Lercari, D., Defeo, O., 2011. Food web structure of sandy beaches: temporal and spatial variation using stable isotope analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 91(4): 536-543.
- Bergonci, P.E.A., Thomé, J.W., 2008. Vertical distribution, segregation by size and recruitment of the yellow clam *Mesodesma mactroides* Deshayes, 1854 (Mollusca,

- Bivalvia, Mesodesmatidae) in exposed sandy beaches of the Rio Grande do Sul state, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 68(2): 297-305.
- Bernardi, H., Cordazzo, C.V., Costa, C.S.B., 1987. Efeito de ressacas sobre *Blutaparon portulacoides* (St. Hill.) Mears, nas dunas costeiras do sul do Brasil. *Ciência e Cultura* 39(5/6): 545-547.
- Borzzone, C.A., Souza, J.R.B., 1997. Estrutura da macrofauna bentônica no supra, meso e infralitoral de uma praia arenosa do sul do Brasil. *Oecologia Brasiliensis* 3, 197-212.
- Bove, M.C., Elsner, J.B., Landsea, C.W., Niu, X., O'Brien, J.J., 1998. Effect of *El Niño* on U.S. landfalling hurricanes, revisited. *Bulletin of the American Meteorological Society* 79(11): 2477-2482.
- Bowman, M.L., Dolan, R., 1985. The relationship of *Emerita talpoida* to beach characteristics. *Journal of Coastal Research* 1(2): 151-163.
- Brazeiro, A., Defeo, O., 1996. Macroinfauna zonation in microtidal sandy beaches: is it possible to identify patterns in such variable environments? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 42, 523-536. doi: 10.1006/ecss.1996.0033.
- Brown, A.C., McLachlan, A., 2002. Sandy shore ecosystems and the threats facing them: some predictions for the year 2025. *Environmental Conservation* 29(1): 62-77.
- Brown, A.C., Trueman, E.R., 1991. Burrowing of sandy-beach molluscs in relation to penetrability of the substratum. *Journal of Molluscan Studies* 57(1): 134-136.
- Calliari, L.J., Klein, A.H.F., 1993. Características morfodinâmicas e sedimentológicas das praias oceânicas entre Rio Grande e Chuí, RS. *Pesquisas em Geociências* 20(1): 48-56.
- Calliari, L.J., Klein, A.H.F., Barros, F.C.R., 1996. Beach differentiation along the Rio Grande do Sul coastline (Southern Brazil). *Revista Chilena de Historia Natural* 69, 485-493.
- Calliari, L.J., Tozzi, H.A.M., Klein, A.H.F., 1998. Beach morphology and coastline erosion associated with storm surge in Southern Brazil - Rio Grande to Chuí, RS. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 70(2): 231-247.
- Cardoso, R.S., Veloso, V.G., 2003. Population dynamics and secondary production of the wedge clam *Donax hanleyanus* (Bivalvia: Donacidae) on a high-energy, subtropical beach of Brazil. *Marine Biology* 142, 153-162.

- Camargo, M.G., 2006. SysGran: um sistema de código aberto para análises granulométricas do sedimento. *Revista Brasileira de Geociências* 36(2): 371-378.
- Campello, F.D., Saraiva, J.M.B., Krusche, N., 2004. Periodicity of atmospheric phenomena occurring in the extreme south of Brazil. *Atmospheric Science Letters* 5, 65-76.
- Caputo, H.P., 1973. Permeabilidade de solos. In: *Mecânica de Solos e Suas Aplicações*. Livros Técnicos e Científicos, Rio de Janeiro, pp. 75-86.
- Charvat, D.L., Nelson, W.G., Allenbaugh, T.A., 1990. Composition and seasonality of sand-beach amphipod assemblages of the east coast of Florida. *Journal of Crustacean Biology* 10(3): 446-454.
- Cisneros, K.O., Smit, A.J., Laudien, J., Schoeman, D.S., 2011. Complex, dynamic combination of physical, chemical and nutritional variables controls spatio-temporal variation of sandy beach community structure. *PLOS ONE* 6(8): e23724.
- Clarke, K.R., 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18, 117-143.
- Clarke, K.R., Gorley, R.N., 2006. *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E., Plymouth, 192 pp.
- Clarke, K.R., Warwick, R.M., 2001. *Changes in Marine Communities: an Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. PRIMER-E., Plymouth, 173 pp.
- Clarke, K.R., Somerfield, P.J., Gorley, R.N., 2008. Testing of null hypotheses in exploratory community analyses: similarity profiles and biota-environment linkage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 366, 56-69.
- Cochôa, A.R., Lorenzi, L., Borzone, C.A., 2006. A influência da passagem de uma frente meteorológica na distribuição da macrofauna bentônica mesolitoral de uma praia arenosa exposta. *Tropical Oceanography* 34(2): 59-71.
- Colombini, I., Chelazzi, L., 2003. Influence of allochthonous input on sandy beach communities. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 41, 115-159.
- Contreras, H., Jaramillo, E., Quijon, P., 2000. Life history of *Emerita analoga* (Stimpson) (Anomura, Hippidae) in a sandy beach of northern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 73, 705-715.
- Coscarón, S., 1959. La "almeja amarilla" (*Mesodesma (T.) mactroides* Deshayes) de la Costa de la Provincia de Buenos Aires. *Agro Publicación Técnica* 1(3): 1-66.

- Crocker, R.A., 1968. Distribution and abundance of some intertidal sand beach amphipods accompanying the passage of two hurricanes. *Chesapeake Science* 9(3): 157-162.
- Cubit, J., 1969. Behavior and physical factors causing migration and aggregation of the sand crab *Emerita analoga* (Stimpson). *Ecology* 50(1): 118-123.
- Dadon, J.R., 2005. Changes in the intertidal community structure after a mass mortality event in sandy beaches of Argentina. *Contributions to Zoology* 74(1/2): 27-39.
- Davies, B.E., 1974. Loss-on-ignition as an estimate of soil organic matter. *Soil Science Society of America Journal* 38, 150-151.
- de Alava, A., Defeo, O., 1991. Distributional pattern and population dynamics of *Excirolana armata* (Isopoda: Cirolanidae) in a Uruguayan sandy beach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 33, 433-444.
- de la Huz, R., Lastra, M., López, J., 2002. The influence of sediment grain size on burrowing, growth and metabolism of *Donax trunculus* L. (Bivalvia: Donacidae). *Journal of Sea Research* 47, 85-95.
- Defeo, O., 1996. Recruitment variability in sandy beach macroinfauna: much to learn yet. *Revista Chilena de Historia Natural* 69, 615-630.
- Defeo, O. 1998. Testing hypotheses on recruitment, growth, and mortality in exploited bivalves: an experimental perspective. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* 125: 257-264.
- Defeo, O., 2003. Marine invertebrate fisheries in sandy beaches: an overview. *Journal of Coastal Research* 35(SI): 56-65.
- Defeo, O., de Alava, A., 1995. Effects of human activities on long-term trends in sandy beach populations: the wedge clam *Donax hanleyanus* in Uruguay. *Marine Ecology Progress Series* 123, 73-82.
- Defeo, O., McLachlan, A., 2011. Coupling between macrofauna community structure and beach type: a deconstructive meta-analysis. *Marine Ecology Progress Series* 433, 29-41.
- Defeo, O., Rueda, M., 2002. Spatial structure, sampling design and abundance estimates in sandy beach macroinfauna: some warnings and new perspectives. *Marine Biology* 140, 1215-1225.
- Defeo, O., Layerle, C., Masello, A., 1986. Spatial and temporal structure of the yellow clam *Mesodesma mactroides* (Deshayes, 1854) in Uruguay. *Medio Ambiente (Chile)* 8, 48-57.

- Defeo, O., Jaramillo, E., Lyonnet, A., 1992a. Community structure and intertidal zonation of the macroinfauna on the Atlantic coast of Uruguay. *Journal of Coastal Research* 8(4): 830-839.
- Defeo, O., Ortiz, E., Castilla, J.C., 1992b. Growth, mortality and recruitment of the yellow clam *Mesodesma mactroides* on Uruguayan beaches. *Marine Biology* 114, 429-437.
- Defeo, O., Gomez, J., Lercari, D., 2001. Testing the swash exclusion hypothesis in sandy beach populations: the mole crab *Emerita brasiliensis* in Uruguay. *Marine Ecology Progress Series* 212, 159-170.
- Defeo, O., McLachlan, A., Schoeman, D.S., Schlacher, T.A., Dugan, J., Jones, A., Lastra, M., Scapini, F., 2009. Threats to sandy beach ecosystems: a review. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 81, 1-12.
- Delgado, E., Defeo, O., 2006. A complex sexual cycle in sandy beaches: the reproductive strategy of *Emerita brasiliensis* (Decapoda: Anomura). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 86, 361-368.
- Diaz, A.F., Studzinski, C.D., Mechoso, C.R., 1998. Relationships between precipitation anomalies in Uruguay and Southern Brazil and sea surface temperature in the Pacific and Atlantic Oceans. *Journal of Climate* 11, 251-271.
- Dolan, R., Davis, R.E., 1992. An intensity scale for Atlantic Coast northeast storms. *Journal of Coastal Research* 8(4): 840-853.
- D'Onofrio, E.E., Fiore, M.M.E., Pousa, J.L., 2008. Changes in the regime of storm surges at Buenos Aires, Argentina. *Journal of Coastal Research* 24(1A): 260-265.
- Du Preez, H.H., McLachlan, A., Marais, J.F.K., Cockcroft, A.C., 1990. Bioenergetics of fishes in a high-energy surf-zone. *Marine Biology* 106, 1-12.
- Dugan, J.E., McLachlan, A., 1999. An assessment of longshore movement in *Donax serra* Röding (Bivalvia: Donacidae) on an exposed sandy beach. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 234, 111-124.
- Dugan, J.E., Hubbard, D.M., Lastra, M., 2000. Burrowing abilities and swash behavior of three crabs, *Emerita analoga* Stimpson, *Blepharipoda occidentalis* Randall, and *Lepidopa californica* Efford (Anomura, Hippoidea), of exposed sandy beaches. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 255, 229-245.
- Dugan, J.E., Hubbard, D.M., McCrary, M.D., Pierson, M.O., 2003. The response of macrofauna communities and shorebirds to macrophyte wrack subsidies on exposed

- sandy beaches of Southern California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 58S, 25-40.
- Dugan, J.E., Jaramillo, E., Hubbard, D.M., Contreras, H., Duarte, C., 2004. Competitive interactions in macroinfaunal animals of exposed sandy beaches. *Oecologia* 139, 630-640.
- Edwards, G.A., Irving, L., 1943. The influence of temperature and season upon the oxygen consumption of the sand crab, *Emerita talpoida* Say. *Journal of Cellular and Comparative Physiology* 21(2): 169-182.
- Ellers, O., 1995. Behavioral control of swash-riding in the clam *Donax variabilis*. *Biological Bulletin* 189, 120-127.
- Elsner, J.B., Kocher, B., 2000. Global tropical cyclone activity: a link to the North Atlantic oscillation. *Geophysical Research Letters* 27(1): 129-132.
- Elsner, J.B., Liu, K.-B., Kocher, B., 2000. Spatial variations in major U.S. hurricane activity: statistics and a physical mechanism. *Journal of Climate* 13, 2293-2305.
- Elsner, J.B., Kossin, J.P., Jagger, T.H., 2008. The increasing intensity of the strongest tropical cyclones. *Nature* 455, 92-95.
- Emanuel, K.A., 2005. Increasing destructiveness of tropical cyclones over the past 30 years. *Nature* 436, 686-688.
- Emery, K.O., 1961. A simple method of measuring beach profiles. *Limnology and Oceanography* 6, 90-93.
- Escobar, G., Vargas, W., Bischoff, S., 2004. Wind tides in the Río de la Plata estuary: meteorological conditions. *International Journal of Climatology* 24, 1159-1169.
- Evans, K., Thresher, R., Warneke, R.M., Bradshaw, C.J.A., Pook, M., Thiele, D., Hindell, M.A., 2005. Periodic variability in cetacean strandings: links to large-scale climate events. *Biology Letters* 1(2): 147-150.
- Feagin, R.A., Sherman, D.J., Grant, W.E., 2005. Coastal erosion, global sea-level rise, and the loss of sand dune plant habitats. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3(7): 359-364.
- Figueiredo, S.A., 2013. Modelling climate change effects in southern Brazil. *Journal of Coastal Research* 65(SI): 1933-1938.
- Fiori, S.M., Cazzaniga, N.J., 1999. Mass mortality of the yellow clam, *Mesodesma mactroides* (Bivalvia: Mactracea) in Monte Hermoso beach, Argentina. *Biological Conservation* 89, 305-309.

- Fiori, S.M., Defeo, O., 2006. Biogeographic patterns in life-history traits of the yellow clam, *Mesodesma mactroides*, in sandy beaches of South America. *Journal of Coastal Research* 22(4): 872-880.
- Fiori, S.M., Cazzaniga, N.J., Estebenet, A.L., 2004. Winter distribution, density and size of *Mesodesma mactroides* (Bivalvia, Mactracea) in Monte Hermoso beach (Argentina). *Brazilian Journal of Oceanography* 52(1): 1-9.
- Fish, S., 1970. The biology of *Eurydice pulchra* (Crustacea: Isopoda). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 50(3): 753-768.
- Folk, R.L., Ward, W.C., 1957. Brazos River bar: a study in the significance of grain size parameters. *Journal of Sedimentary Petrology* 27(1): 3-26.
- Gallucci, F., Netto, S.A., 2004. Effects of the passage of cold fronts over a coastal site: an ecosystem approach. *Marine Ecology Progress Series* 281, 79-92.
- Gan, M.A., Rao, V.B., 1991. Surface cyclogenesis over South America. *Monthly Weather Review* 119(5): 1293-1302.
- Gaspar, M.B., Chícharo, L.M., Vasconcelos, P., Garcia, A., Santos, A.R., Monteiro, C.C., 2002. Depth segregation phenomenon in *Donax trunculus* (Bivalvia: Donacidae) populations of the Algarve coast (southern Portugal). *Scientia Marina* 66(2): 111-121.
- Gianuca, N.M., 1997. Benthic beach invertebrates. In: Seeliger, U., Odebrecht, C., Castello, J.P. (Eds.), *Subtropical Convergence Environments: the Coast and Sea in the Southwestern Atlantic*. Springer, Berlin, pp. 114-117.
- Gibbs, R.J., Matthews, D., Link, D.A., 1971. The relationship between sphere size and settling velocity. *Journal of Sedimentary Petrology* 41(1): 7-18.
- Gibson, R.N., 2003. Go with the flow: tidal migration in marine animals. *Hydrobiologia* 503, 153-161.
- Gil, G.M., Thomé, J.W., 2004. Proporção sexual e comprimento de concha na primeira maturação sexual em *Donax hanleyanus* Philippi (Bivalvia, Donacidae) no Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 21(2): 345-350.
- Giménez, L., Yannicelli, B., 1997. Variability of zonation patterns in temperate microtidal Uruguayan beaches with different morphodynamic types. *Marine Ecology Progress Series* 160, 197-207.
- Goldenberg, S.B., Landsea, C.W., Mestas-Nuñez, A.M., Gray, W.M., 2001. The recent increase in Atlantic hurricane activity: causes and implications. *Science* 293, 474-479.

- Grant, D., 1985. Mass strandings of surf clams. *Underwater Naturalist* 15(3): 23-27.
- Grimm, A.M., Ferraz, S.E.T., Gomes, J., 1998. Precipitation anomalies in Southern Brazil associated with *El Niño* and *La Niña* events. *Journal of Climate* 11, 2863-2880.
- Harrington, B.A., Antas, P.T.Z., Silva, F., 1986. Northward shorebird migration on the Atlantic coast of southern Brazil. *Vida Silvestre Neotropical* 1, 45-54.
- Harris, L., Nel, R., Smale, M., Schoeman, D., 2011. Swashed away? Storm impacts on sandy beach macrofaunal communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 94, 210-221.
- Haynes, D., Quinn, G.P., 1995. Temporal and spatial variability in community structure of a sandy intertidal beach, Cape Paterson, Victoria, Australia. *Marine and Freshwater Research* 46, 931-942.
- Hennicke, J.C., Flachsbarth, K., 2009. Effects of cyclone Rosie on breeding red-tailed tropic birds *Phaethon rubricauda* on Christmas Island, Indian Ocean. *Marine Ornithology* 37, 175-178.
- Herrmann, M., Carstensen, D., Fischer, S., Laudien, J., Penchaszadeh, P.E., Arntz, W.E., 2009. Population structure, growth, and production of the wedge clam *Donax hanleyanus* (Bivalvia: Donacidae) from Northern Argentinean beaches. *Journal of Shellfish Research* 28(3): 511-526.
- Heymans, J.J., McLachlan, A., 1996. Carbon budget and network analysis of a high-energy beach/surf-zone ecosystem. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 43, 485-505.
- Holland, K.T., Vinzon, S.B., Calliari, L.J., 2009. A field study of coastal dynamics on a muddy coast offshore of Cassino beach, Brazil. *Continental Shelf Research* 29, 503-514.
- Holman, R.A., Stanley, J., 2007. The history and technical capabilities of Argus. *Coastal Engineering* 54, 477-491.
- Hubbard, D.M., Dugan, J.E., 2003. Shorebird use of an exposed sandy beach in Southern California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58S, 41-54.
- Hughes, C., Richardson, C.A., Luckenbach, M., Seed, R., 2009. Difficulties in separating hurricane induced effects from natural benthic succession: hurricane Isabel, a case study from Eastern Virginia, USA. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 85, 377-386.

- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), 2012. Managing the Risk of Extreme Events and Disasters to Advance Climate Change Adaptation. Cambridge University, New York, 582 pp.
- James, R.J., Fairweather, P.G., 1996. Spatial variation of intertidal macrofauna on a sandy ocean beach in Australia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 43, 81-107.
- Jaramillo, E., Stead, R., Quijon, P., Contreras, H., Gonzalez, M., 1996. Temporal variability of the sandy beach macroinfauna in south-central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 69, 641-653.
- Jaramillo, E., Dugan, J.E., Hubbard, D.M., Melnick, D., Manzano, M., Duarte, C., Campos, C., Sanchez, R., 2012. Ecological implications of extreme events: footprints of the 2010 earthquake along the Chilean Coast. *PLOS ONE* 7(5): e35348.
- Jones, D.A., 1970a. Factors affecting the distribution of the intertidal isopods *Eurydice pulchra* Leach and *E. affinis* Hansen in Britain. *Journal of Animal Ecology* 39(2): 455-472.
- Jones, D.A., 1970b. Population densities and breeding in *Eurydice pulchra* and *Eurydice affinis* in Britain. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 50(3): 635-655.
- Jones, D.A., Hobbins, C.S.C., 1985. The role of biological rhythms in some sand beach cirrolanid Isopoda. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 93, 47-59.
- Knutson, T.R., Tuleya, R.E., Kurihara, Y., 1998. Simulated increase of hurricane intensities in a CO₂-warmed climate. *Science* 279, 1018-1020.
- Krusche, N., Saraiva, J.M.B., Reboita, M.S., 2003. Normais Climatológicas Provisórias de 1991 a 2000 para Rio Grande, RS. FURG, Rio Grande, 84 pp.
- Lastra, M., Jaramillo, E., López, J., Contreras, H., Duarte, C., Rodríguez, J.G., 2004. Population abundances, tidal movement, burrowing ability and oxygen uptake of *Emerita analoga* (Stimpson) (Crustacea, Anomura) on a sandy beach of South-Central Chile. *Marine Ecology* 25(1): 71-89.
- Leber, K.M., 1982a. Bivalves (Tellinacea: Donacidae) on a North Carolina beach: contrasting population size structures and tidal migrations. *Marine Ecology Progress Series* 7, 297-301.
- Leber, K.M., 1982b. Seasonality of macroinvertebrates on a temperate, high wave energy sandy beach. *Bulletin of Marine Science* 32(1): 86-98.

- Lercari, D., Bergamino, L., Defeo, O., 2010. Trophic models in sandy beaches with contrasting morphodynamics: comparing ecosystem structure and biomass flow. *Ecological Modelling* 221, 2751-2759.
- Lewis, M., Schumann, G., Bates, P., Horsburgh, K., 2013. Understanding the variability of an extreme storm tide along a coastline. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 123, 19-25.
- Lima, M., Brazeiro, A., Defeo, O., 2000. Population dynamics of the yellow clam *Mesodesma mactroides*: recruitment variability, density-dependence and stochastic processes. *Marine Ecology Progress Series* 207, 97-108.
- López, R.A., Penchaszadeh, P.E., Marcomini, S.C., 2008. Storm-related strandings of mollusks on the northeast coast of Buenos Aires. Argentina. *Journal of Coastal Research* 244, 925-935.
- Lucrezi, S., Schlacher, T.A., Robinson, W., 2010. Can storms and shore armouring exert additive effects on sandy-beach habitats and biota? *Marine and Freshwater Research* 61, 951-962.
- Marone, E., Camargo, R., 1994. Marés meteorológicas no litoral do estado do Paraná: o evento de 18 de agosto de 1993. *Nerítica*. 8(1/2): 73-85.
- Martin, R.E., 1996. Storm impacts on loggerhead reproductive success. *Marine Turtle Newsletter* 73, 10-12.
- Masello, A., Defeo, O., 1986. Determinación de la longitud de primera madurez sexual en *Mesodesma mactroides* (Deshayes, 1854). *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay* 6(51): 387-395.
- Masselink, G., Short, A.D., 1993. The effect of tide range on beach morphodynamics and morphology: a conceptual beach model. *Journal of Coastal Research* 9, 785-800.
- Maynard, D.R., Chiasson, Y., 1988. Storm related mortality of lobsters, *Homarus americanus*, on the northern shore of Prince Edward Island, Canada. *Journal of Shellfish Research* 7(1): 169.
- McArdle, S.B., McLachlan, A., 1991. Dynamics of the swash zone and effluent line on sandy beaches. *Marine Ecology Progress Series* 76, 91-99.
- McArdle, S.B., McLachlan, A., 1992. Sand beach ecology: swash features relevant to the macrofauna. *Journal of Coastal Research* 8(2): 398-407.
- McLachlan, A., 1980a. The definition of sandy beaches in relation to exposure: a simple rating system. *South African Journal of Science* 76, 137-138.

- McLachlan, A., 1980b. Exposed sandy beaches as semi-closed ecosystems. *Marine Environmental Research* 4, 59-63.
- McLachlan, A., 1998. Interactions between two species of *Donax* on a high energy beach: an experimental approach. *Journal of Molluscan Studies* 64, 492-495.
- McLachlan, A., Brown, A.C., 2006. *The Ecology of Sandy Shores*. Academic Press, New York, 392 pp.
- McLachlan, A., Dorvlo, A., 2005. Global patterns in sandy beach macrobenthic communities. *Journal of Coastal Research* 21(4): 674-687.
- McLachlan, A., Hesp, P., 1984. Faunal response to morphology and water circulation of a sandy beach with cusps. *Marine Ecology Progress Series* 19, 133-144.
- McLachlan, A., Jaramillo, E., 1995. Zonation on sandy beaches. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 33, 305-335.
- McLachlan, A., Young, N., 1982. Effects of low temperature on the burrowing rates of four sandy beach molluscs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 65, 275-284.
- McLachlan, A., Erasmus, T., Dye, A.H., Wooldridge, T., Van der Horst, G., Rossouw, G., Lasiak, T.A., McGwynne, L., 1981. Sand beach energetics: an ecosystem approach towards a high energy interface. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 13, 11-25.
- McLachlan, A., Jaramillo, E., Defeo, O., Dugan, J., de Ruyck, A., Coetzee, P., 1995. Adaptations of bivalves to different beach types. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 187, 147-160.
- McLeod, E., Poulter, B., Hinkel, J., Reyes, E., Salm, R., 2010. Sea-level rise impact models and environmental conservation: a review of models and their applications. *Ocean Coastal Management* 53, 507-517.
- Méndez, S., 1995. Bivalve mortality on southwest Atlantic shores. *Harmful Algae News* 10/11, 12.
- Mendoza, E.T., Jiménez, J.A., 2006. Storm-induced beach erosion potential on the Catalonian coast. *Journal of Coastal Research* 48(SI): 81-88.
- Miller, L.P., O'Donnell, M.J., Mach, K.J., 2007. Dislodged but not dead: survivorship of a high intertidal snail following wave dislodgement. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 87, 735-739.

- Milton, S.L., Leone-Kabler, S., Schulman, A.A., Lutz, P.L., 1994. Effects of hurricane Andrew on the sea turtle nesting beaches of South Florida. *Bulletin of Marine Science* 54(3): 974-981.
- Moeller, C.C., Huh, O.K., Roberts, H.H., Gumley, L.E., Menzel, W.P., 1993. Response of Louisiana coastal environments to a cold front passage. *Journal of Coastal Research* 9(2): 434-447.
- Moffett, M.D., McLachlan, A., Winter, P.E.D., de Ruyck, A.M.C., 1998. Impact of trampling on sandy beach macrofauna. *Journal of Coastal Conservation* 4, 87-90.
- Narchi, W., 1981. Aspects of the adaptive morphology of *Mesodesma mactroides* (Bivalvia: Mesodesmatidae). *Malacologia* 21(2): 95-110.
- Nel, R., McLachlan, A., Winter, D.P.E., 2001. The effect of grain size on the burrowing of two *Donax* species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 265, 219-238.
- Nelson, W.G., Bonsdorff, E., Adamkewicz, L., 1993. Ecological, morphological and genetic differences between the sympatric bivalves *Donax variabilis* Say, 1822 and *Donax parvula* Philippi, 1849. *Veliger* 36(4): 317-322.
- Neves, F.M., Bemvenuti, C.E., 2006a. Spatial distribution of macrobenthic fauna on three sandy beaches from northern Rio Grande do Sul, southern Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography* 54(2): 135-145.
- Neves, F.M., Bemvenuti, C.E., 2006b. The ghost crab *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) as a potential indicator of anthropic impact along the Rio Grande do Sul coast, Brazil. *Biological Conservation* 133, 431-435.
- Neves, L.P., Silva, P.S.R., Bemvenuti, C.E., 2007. Zonation of benthic macrofauna on Cassino beach, southernmost Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography* 55(4): 293-307.
- Neves, L.P., Silva, P.S.R., Bemvenuti, C.E., 2008. Temporal variability of benthic macrofauna on Cassino beach, southernmost Brazil. *Iheringia Série Zoologia* 98(1): 36-44.
- Odebrecht, C., Rörig, L., Garcia, V.T., Abreu, P.C., 1995a. Shellfish mortality and a red tide event in southern Brazil. In: Lassus, P., Arzul, G., Erard, E., Gentien, P., Marcaillou, C. (Eds.), *Harmful Marine Algal Blooms*. Springer, New York, pp. 213-218.
- Odebrecht, C., Segatto, A.Z., Freitas, C.A., 1995b. Surf-zone chlorophyll *a* variability at Cassino beach, Southern Brazil. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 41, 81-90.

- Odebrecht, C., Bergesch, M., Rörig, L.R., Abreu, P.C., 2010. Phytoplankton interannual variability at Cassino beach, southern Brazil (1992-2007), with emphasis on the surf zone diatom *Asterionellopsis glacialis*. *Estuaries and Coasts* 33, 570-583.
- Olivier, S.R., Capezzani, D.A.A., Carreto, J.I., Christiansen, H.E., Moreno, V.J., Moreno, J.E.A., Penchaszadeh, P.E., 1971. Estructura de la comunidad, dinámica de la población y biología de la almeja amarilla (*Mesodesma mactroides* Deshayes, 1854) en Mar Azul (Pdo. de Gral. Madariaga, Buenos Aires, Argentina). Proyecto de Desarrollo Pesquero FAO Série Informes Técnicos 27, 1-90.
- Ortega, L., Celentano, E., Finkl, C., Defeo, O., 2013. Effects of climate variability on the morphodynamics of Uruguayan sandy beaches. *Journal of Coastal Research* 29(4): 747-755.
- Otegui, M.B.P., Blankensteyn, A., Pagliosa, P.R., 2012. Population structure, growth and production of *Thoracophelia furcifera* (Polychaeta: Opheliidae) on a sandy beach in Southern Brazil. *Helgoland Marine Research* 66, 479-488.
- Pardo, E.V., Amaral, A.C.Z., 2004. Feeding behavior of *Scolelepis* sp. (Polychaeta: Spionidae). *Brazilian Journal of Oceanography* 52, 75-79.
- Parise, C.K., Calliari, L.J., Krusche, N., 2009. Extreme storm surges in the south of Brazil: atmospheric conditions and shore erosion. *Brazilian Journal of Oceanography* 57(3): 175-188.
- Penchaszadeh, P.E., Olivier, S.R., 1975. Ecología de una población de "Berberecho" (*Donax hanleyanus*) en Villa Gesell, Argentina. *Malacologia* 15(1), 133-146.
- Pereira, N., Ribeiro, A.L., D'Incao, F., 2011. A influência dos fenômenos ENOS na ocorrência de frentes frias no litoral sul do Brasil. *Ciência e Natura UFSM* 33(1): 91-99.
- Pereira, P.S., Calliari, L.J., Barletta, R.C., 2010. Heterogeneity and homogeneity of southern Brazilian beaches: A morphodynamic and statistical approach. *Continental Shelf Research* 30, 270-280.
- Peterson, C.H., Bishop, M.J., Johnson, G.A., D'Anna, L.M., Manning, L.M., 2006. Exploiting beach filling as an unaffordable experiment: benthic intertidal impacts propagating upwards to shorebirds. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 338, 205-221.
- Petracco, M., Cardoso, R.S., Corbisier, T.N., 2010. Population biology of *Excirolana armata* (Dana, 1853) (Isopoda, Cirolanidae) on an exposed sandy beach in Southeastern Brazil. *Marine Ecology* 31, 330-340.

- Preen, A.R., Long, W.J.L., Coles, R.G., 1995. Flood and cyclone related loss, and partial recovery, of more than 1000 km² of seagrass in Hervey Bay, Queensland, Australia. *Aquatic Botany* 52, 3-17.
- Ramírez, F.C., Mianzan, H., Chiaverano, L., 2004. Varamientos y arribazones. In: Boschi, E.E. Cousseau, M.B. (Eds.). *La Vida Entre Mareas: Vegetales y Animales de las Costas de Mar Del Plata, Argentina*. Publicaciones Especiales INIDEP, Mar del Plata, pp. 59-64.
- Rao, V.B., Hada, K., 1990. Characteristics of rainfall over Brazil: annual variations and connections with the Southern Oscillation. *Theoretical and Applied Climatology* 42, 81-91.
- Reboita, M.S., Gan, M.A., Rocha, R.P., Ambrizzi, T., 2010. Regimes de precipitação na América do Sul: uma revisão bibliográfica. *Revista Brasileira de Meteorologia* 25(2): 185-204.
- Rodrigues, M.L.G., Franco, D., Sugahara, S., 2004. Climatologia de frentes frias no litoral de Santa Catarina. *Revista Brasileira de Geofísica* 22(2): 135-151.
- Ross, J.P., 2005. Hurricane effects on nesting *Caretta caretta*. *Marine Turtle Newsletter* 108, 13-14.
- Saloman, C.H., Naughton, S.P., 1977. Effect of hurricane Eloise on the benthic fauna of Panama City Beach, Florida, USA. *Marine Biology* 42, 357-363.
- Santos, P.J.P., 1991. Morphodynamical influence of a temporary freshwater stream on the population dynamics of *Scolelepis gaucha* (Polychaeta: Spionidae) on a sandy beach in Southern Brazil. *Bulletin of Marine Science* 48(3): 657-664.
- Santos, P.J.P., 1994. Population dynamics and production of *Scolelepis gaucha* (Polychaeta: Spionidae) on the sandy beaches of Southern Brazil. *Marine Ecology Progress Series* 110, 159-165.
- Saraiva, J.M.B., Bedran, C., Carneiro, C., 2003. Monitoring of storm surges on Cassino Beach, RS, Brazil. *Journal of Coastal Research* 35(SI): 323-331.
- Seike, K., 2008. Burrowing behaviour inferred from feeding traces of the Opheliid polychaete *Euzonus* sp. as response to beach morphodynamics. *Marine Biology* 153, 1199-1206.
- Serau, A.K., Calliari, L.J., 2003. Changes of an oceanic beach face in the extreme south of Brazil, during the passage of a coastal storm. *Journal of Coastal Research* 35(SI): 194-201.

- Scherer, A.L., Petry, M.V., 2012. Seasonal variation in shorebird abundance in the state of Rio Grande do Sul, southern Brazil. *Wilson Journal of Ornithology* 124(1): 40-50.
- Schlacher, T.A., Thompson, L., 2012. Beach recreation impacts benthic invertebrates on ocean-exposed sandy shores. *Biological Conservation* 147, 123-132.
- Schlacher, T.A., Richardson, D., McLean, I., 2008a. Impacts of off-road vehicles (ORVs) on macrobenthic assemblages on sandy beaches. *Environmental Management* 41, 878-892.
- Schlacher, T.A., Schoeman, D.S., Dugan, J., Lastra, M., Jones, A., Scapini, F., McLachlan, A., 2008b. Sandy beach ecosystems: key features, sampling issues, management challenges and climate change impacts. *Marine Ecology* 29(1): 70-90.
- Sheppard, N., Pitt, K.A., Schlacher, T.A., 2009. Sub-lethal effects of off-road vehicles (ORVs) on surf clams on sandy beaches. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 380, 113-118.
- Short, A.D., 1996. The role of wave height, period, slope, tide range and embaymentisation in beach classifications: as review. *Revista Chilena de Historia Natural* 69, 589-604.
- Short, A.D., Wright, L.D., 1983. Physical variability of sandy beaches. In: McLachlan, A., Erasmus, T. (Eds.), *Sandy Beaches as Ecosystems*. Junk, The Hague, pp. 133-144.
- Silva, P.S.R., Neves, L.P., Bemvenuti, C.E., 2008. Temporal variation of sandy beach macrofauna at two sites with distinct environmental conditions on Cassino beach, extreme southern Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography* 56(4): 257-270.
- Soares, A.G., Schlacher, T.A., McLachlan, A., 1997. Carbon and nitrogen exchange between sandy beach clams (*Donax serra*) and kelp beds in the Benguela coastal upwelling region. *Marine Biology* 127, 657-664.
- Sobral, F.N.C., Pereira, P.S., Cavalcanti, P.G., Guedes, R.M.C., Calliari, L.J., 2013. Intertidal bathymetry estimation using video images on a dissipative beach. *Journal of Coastal Research* 65(SI): 1439-1444.
- Sola, M.C.R., Paiva, P.C., 2001. Variação temporal da macrofauna bentônica sublitoral da praia da Urca (RJ) após a ocorrência de ressacas. *Revista Brasileira de Oceanografia* 49(1/2): 137-142.

- Souza, J.R.B., Gianuca, N.M., 1995. Zonation and seasonal variation of the intertidal macrofauna on a sandy beach of Paraná state, Brazil. *Scientia Marina* 59(2): 103-111.
- Tabajara, L.L., Martins, L.R., Almeida, L.E.S.B., 2004. Respostas e recomposição das praias e dunas após sequência de ciclones extratropicais. *Gravel* 2, 104-121.
- Tomazelli, L.J., Villwock, J.A., 1992. Considerações sobre o ambiente praias e a deriva litorânea de sedimentos ao longo do litoral norte do Rio Grande do Sul, Brasil. *Pesquisas em Geociências* 19(1): 3-12.
- Tozzi, H.A.M., Calliari, L.J., 2000. Morfodinâmica da Praia do Cassino, RS. *Pesquisas em Geociências* 27(1): 29-42.
- Trueman, E.R., Ansell, A.D., 1969. The mechanism of burrowing into soft substrates by marine animals. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 7, 315-366.
- von Storch, H., Woth, K., 2008. Storm surges: perspectives and options. *Sustainability Science* 3, 33-43.
- Vooren, C.M., Chiaradia, A., 1990. Seasonal abundance and behavior of coastal birds on Cassino beach, Brazil. *Ornithologia Neotropical* 1, 9-24.
- Walker, R.J., Keith, E.O., Yankovsky, A.E., Odell, D.K., 2005. Environmental correlates of cetacean mass stranding sites in Florida. *Marine Mammal Science* 21(2): 327-335.
- Webster, P.J., Holland, G.J., Curry, J.A., Chang, H.-R., 2005. Changes in tropical cyclone number, duration, and intensity in a warming environment. *Science* 309, 1844-1846.
- Wiley, J.W., Wunderle, J.M., 1993. The effects of hurricanes on birds, with special reference to Caribbean islands. *Bird Conservation International* 3, 319-349.
- Wolcott, T.G., 1978. Ecological role of ghost crabs, *Ocypode quadrata* (Fabricius) on an ocean beach: scavengers or predators? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 31, 67-82.
- Wolfaardt, A.C., Crofts, S., Baylis, A.M.M., 2012. Effects of a storm on colonies of seabirds breeding at the Falkland Islands. *Marine Ornithology* 40, 129-133.
- Wright, L.D., Short, A.D., 1984. Morphodynamic variability of surf zones and beaches: a synthesis. *Marine Geology* 56, 93-118.
- Yannicelli, B., Palacios, R., Giménez, L., 2002. Swimming ability and burrowing time of two cirrolanid isopods from different levels of exposed sandy beaches. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 273, 73-88.

Zhang, K.Q., Douglas, B.C., Leatherman, S.P., 2004. Global warming and coastal erosion. *Climatic Change* 64, 41-58.

Zielinski, G.A., 2002. A classification scheme for winter storms in the Eastern and Central United States with an emphasis on Nor'easters. *Bulletin of the American Meteorological Society* 83, 37-51.

7. Figures and tables

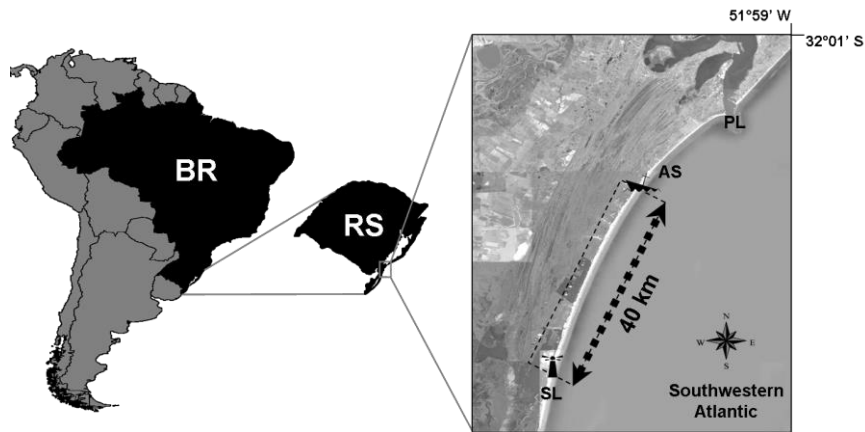


Figure 1. A subtropical exposed sandy shore in which the beach-monitoring program of macrobenthic strandings was executed. Monitoring/sampling expeditions were seasonally performed along an intermediate stretch of coast (40 km) located between the Altair Shipwreck (AS) and the Sarita Lighthouse (SL), south of the Patos Lagoon mouth (PL), Rio Grande do Sul state (RS), southernmost Brazil (BR). Satellite image extracted from Google Earth.

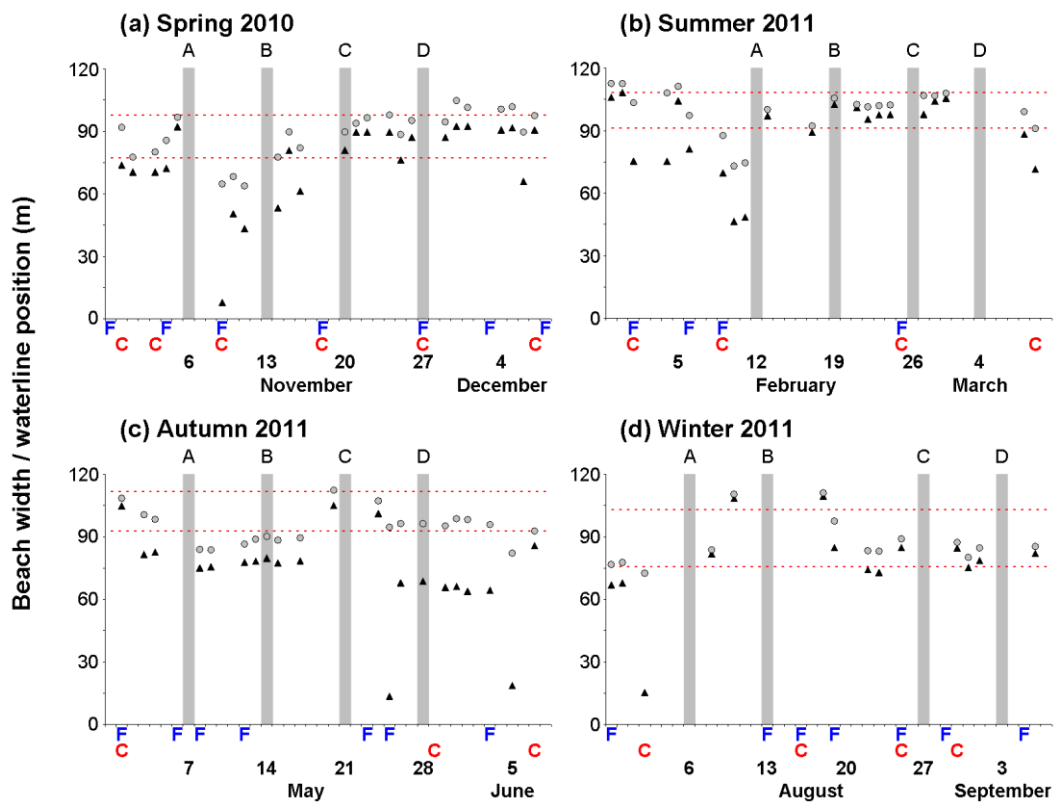


Figure 2. Short-term sea-level changes inferred here as beach-width variations. The bases of the dunes ($y=0$ m) were used as a default distance to estimate and compare the seasonal average (± 1 standard deviation; dotted red lines), daily average (gray circles) and minimum (black triangles) waterline positions, regardless of the season. Significant weather events were marked as subtropical/extratropical cyclones (red C) and frontal systems (blue F). The monitoring expeditions are shown as dark-gray bars (A to D).

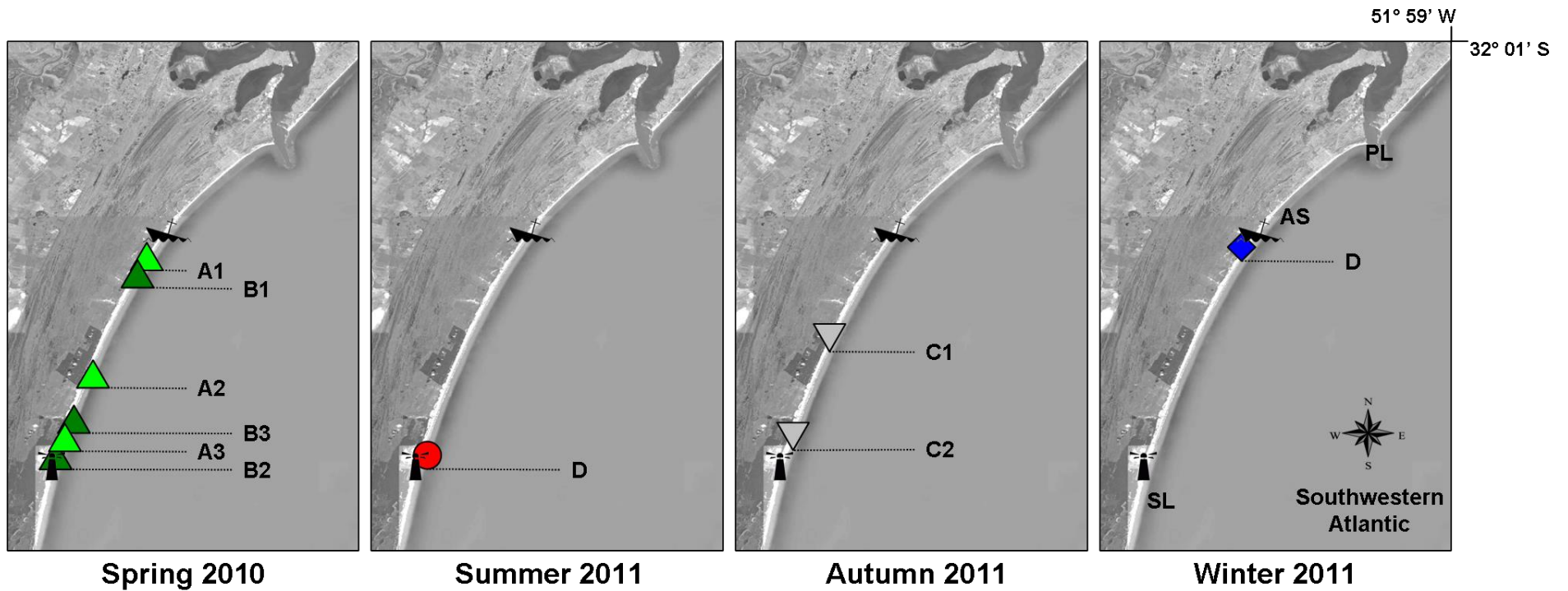


Figure 3. Macrobenthic stranding events seasonally detected throughout the beach-monitoring program. Expeditions and sites of stranding occurrence were tagged as Spring A (1–3), Spring B (1–3), Summer D, Autumn C (1–2) and Winter D. The position of the Patos Lagoon mouth (PL), the Altair Shipwreck (AS) and the Sarita Lighthouse (SL) are shown to show the spatial distribution of the stranding sites along the beach. Symbols are presented at an arbitrary scale. The satellite images were extracted from Google Earth.

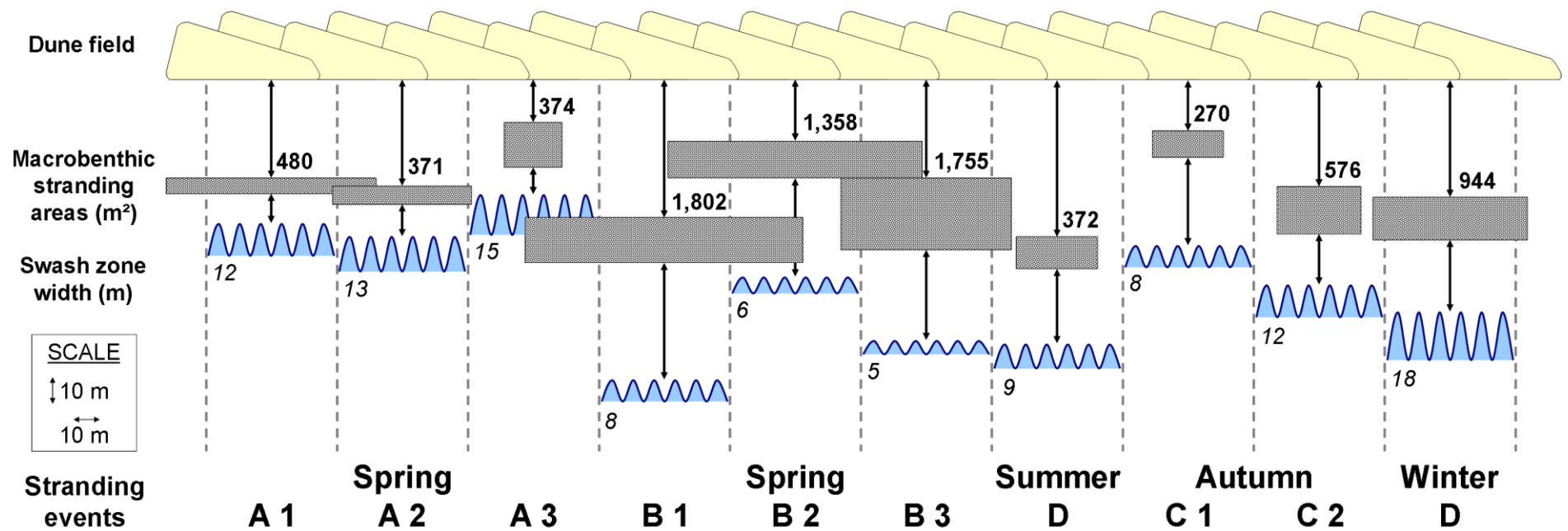


Figure 4. Schematic of the across-shore distribution of macrobenthic strandings sites seasonally detected from spring 2010 to winter 2011. The estimated area of strandings (bold numbers; m²), their relative location across the beach profile (from the waterline to the dune field) and the swash zone widths (italic numbers; m) are presented at the same scale (left small box).

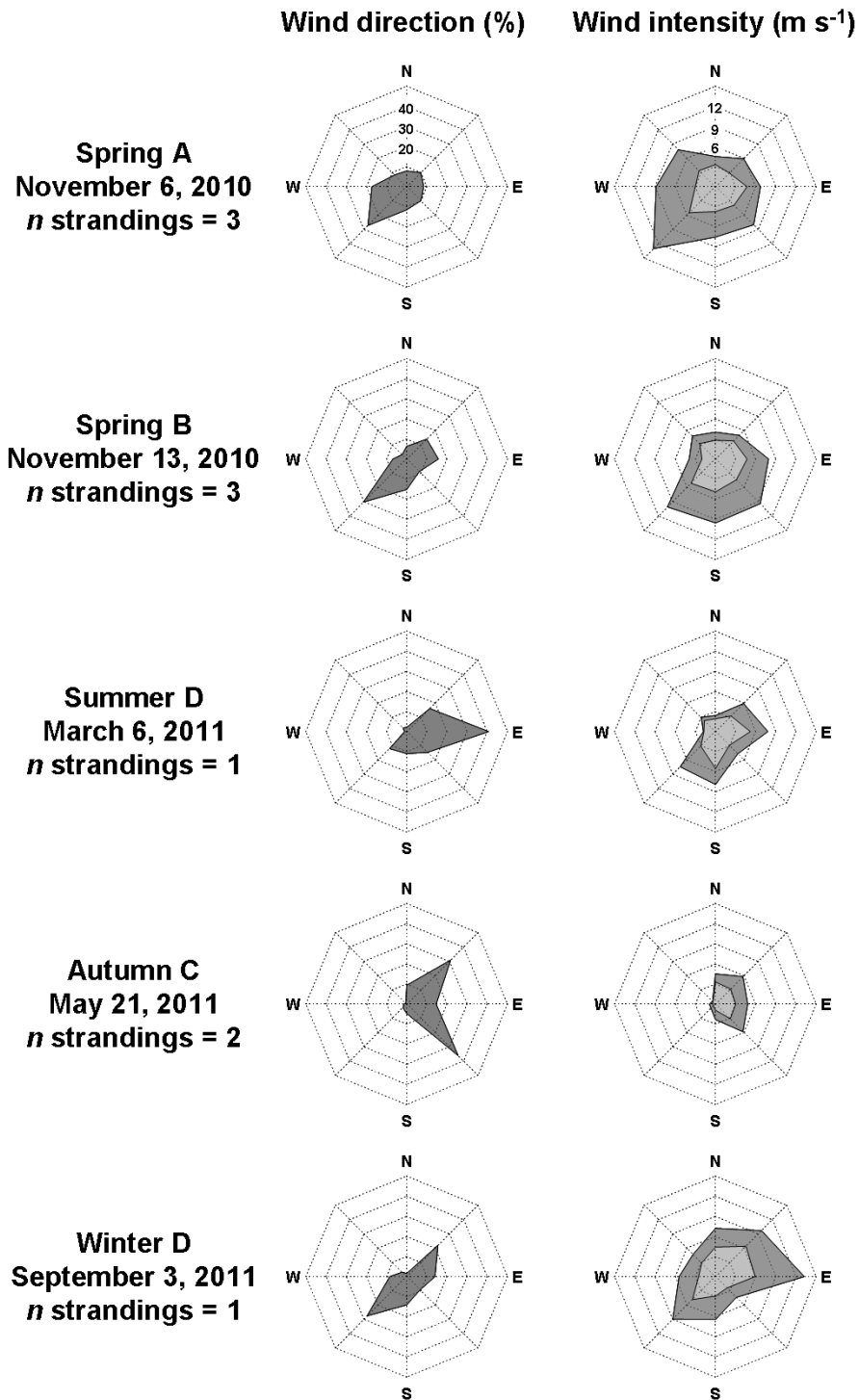


Figure 5. Wind-pattern characterization (across seven consecutive days) before the occurrence of macrobenthic strandings. The number of stranding sites detected was given for each event (seasonal expeditions A to D). Left: predominant wind direction (0–50%); Right: wind intensity (0–15 m s⁻¹), presented as the average speeds (inner area) and the maximum speeds (outer area).

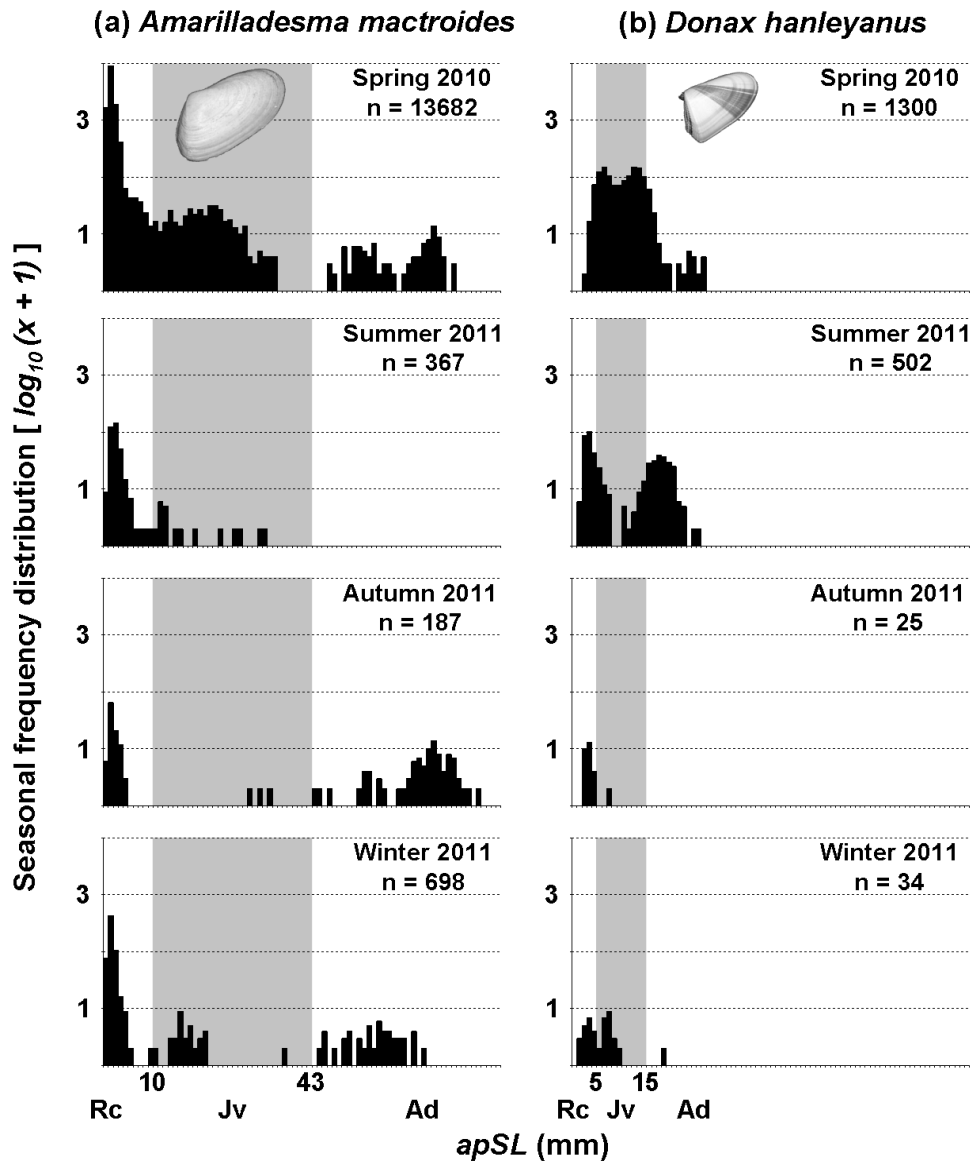


Figure 6. Seasonal-length frequency distribution of *Amarilladesma mactroides* (a) and *Donax hanleyanus* (b) registered within the stranding areas from spring 2010 to winter 2011. Individuals of both species were measured (total n) and divided by size class as recruits (Rc), juveniles (Jv) and adults (Ad). Gray areas indicate a shifting size class. $apSL$ = anterior-posterior shell length. The bivalve draws are presented in arbitrary scales and are copyrighted to Carlos Henckes (conchasbrasil.org.br).

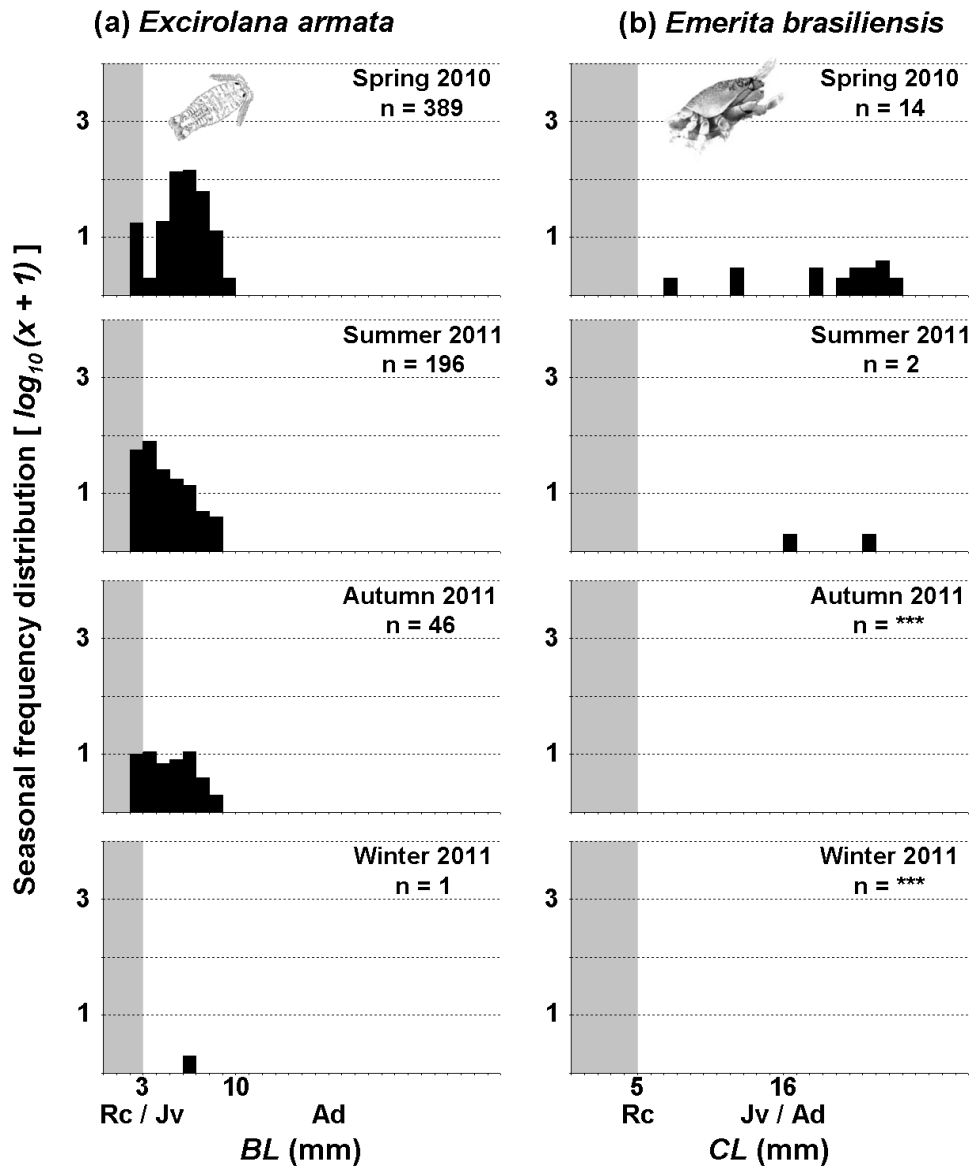


Figure 7. Seasonal-length frequency distribution of *Exciorolana armata* (a) and *Emerita brasiliensis* (b) registered within the stranding areas from spring 2010 to winter 2011. Individuals of both species were measured (total n) and divided by size class as recruits (Rc), juveniles (Jv) and adults (Ad). Gray areas indicate a shifting size class. BL = body length; CL = carapace length; ***: absence of stranded organisms. The crustacean draws are presented in arbitrary scales and are copyrighted to the respective owners.

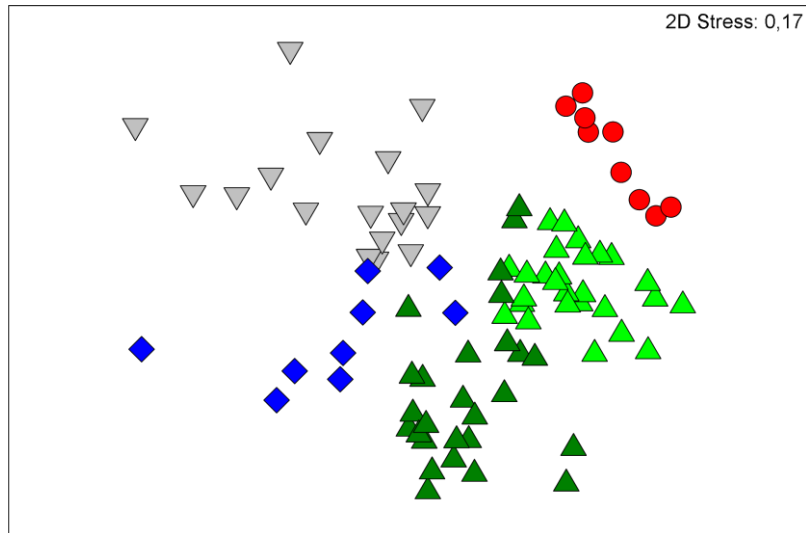


Figure 8. Two-dimensional MDS plot (on standardized and 4th-root transformed abundances) showing the significant intra-/inter-seasonal dissimilarities ($p < 0.01$; Global $R = 0.708$). The stranding events were tagged as spring A (\blacktriangle), spring B (\blacktriangle), summer D (\bullet), autumn C (∇) and winter D (\blacklozenge).

Table 1. Seasonal characterization of swash/surf zones, morphodynamic beach states and significant weather events registered monthly throughout this southernmost Brazilian monitoring program. Minimum, mean and maximum values are shown when available. A_t : air temperature; W_t : water temperature; Slp : beach slope; H_b : wave height; T : wave period; Ω : Dean's parameter; *Morph*: morphodynamic state; *Cy*: extratropical cyclones; *FS*: frontal systems.

		A_t (°C)	W_t (°C)	Slp (°)	H_b (cm)	T (s)	Ω	<i>Morph</i> (***)	Month	<i>Cy</i> (25-40°S)	<i>FS</i> (-32°S)
Spring 2010	Min	6.5	18.0	0.3	20	3.8			Oct	6	4
	Mean	19.3	21.1	2.2	60	9.6	3.189	TBR	Nov	6	4
	Max	31.8	23.0	3.8	100	14.6			Dec	2	5
Summer 2011	Min	13.6	23.0	0.3	40	4.6			Jan	2	4
	Mean	23.8	25.1	1.7	70	8.8	4.058	RBB	Feb	3	4
	Max	32.6	26.0	2.7	150	16.5			Mar	1	4
Autumn 2011	Min	3.4	17.0	1.6	40	4.6			Apr	2	5
	Mean	15.6	18.6	2.2	70	9.3	3.840	RBB	May	2	4
	Max	23.4	20.0	3.4	100	13.8			Jun	2	5
Winter 2011	Min	2.1	12.0	0.7	30	5.7			Jul	4	6
	Mean	12.6	13.5	1.8	60	8.5	3.601	RBB	Aug	4	5
	Max	21.2	14.0	2.8	70	12.5			Sep	3	6

(***) sensu Wright & Short (1984). TBR: Transverse Bar & Rip; RBB: Rhythmic Bar & Beach

Table 2. Composition, density (means±standard errors) and total abundance of the stranded macrobenthic fauna registered from spring 2010 to winter 2011. Some intertidal species were divided into size classes and presented as adults (Ad), juveniles (Jv) and recruits (Rc). The stranded taxonomic groups were Polychaeta (POL), Bivalvia (BIV), Amphipoda (AMP), Decapoda (DEC), Isopoda (ISO), and Nemertean of the class Anopla. T_{Dens} : total density; S_{Tax} : number of stranded taxa; T_{Abund} : total abundance. ***: Despite the densities, both species cannot be considered as stranded macrofauna (see Discussion).

Macrobenthic taxa	Spring			Spring			Summer	Autumn		Winter	T_{Abund}
	A 1	A 2	A 3	B 1	B 2	B 3	D	C 1	C 2	D	
ANNELIDA											
<i>Hemipodia californiensis</i> (POL)	11 (± 8)	4 (± 4)	4 (± 4)	22 (± 8)	115 (± 38)	18 (± 8)	11 (± 8)	4 (± 4)	50 (± 16)	11 (± 5)	69
<i>Sigalion cirrifer</i> (POL)	---	---	---	7 (± 7)	---	---	---	11 (± 8)	4 (± 4)	7 (± 5)	8
<i>Spio gaucha</i> (POL) (***)	810 (± 227)	154 (± 83)	430 (± 123)	32,254 (± 10,757)	8,953 (± 2,602)	7,806 (± 2,815)	3,294 (± 1,189)	32 (± 22)	3,089 (± 1,375)	341 (± 216)	15,949
<i>Thoracophelia furcifera</i> (POL) (***)	1,785 (± 362)	738 (± 290)	961 (± 208)	441 (± 264)	79 (± 59)	237 (± 62)	1,222 (± 215)	573 (± 230)	1,136 (± 223)	663 (± 302)	2,186
MOLLUSCA											
<i>Amarilladesma mactroides</i> (Ad) (BIV)	---	---	---	147 (± 42)	158 (± 53)	4 (± 4)	---	204 (± 35)	89 (± 23)	140 (± 29)	207
<i>A. mactroides</i> (Jv)	36 (± 14)	65 (± 16)	573 (± 123)	75 (± 28)	108 (± 51)	509 (± 196)	68 (± 24)	4 (± 7)	7 (± 7)	97 (± 34)	430
<i>A. mactroides</i> (Rc)	4,244 (± 863)	7,115 (± 692)	3,885 (± 403)	19,022 (± 7,197)	5,007 (± 1,340)	8,089 (± 962)	1,247 (± 463)	43 (± 15)	323 (± 52)	2,265 (± 547)	14,297
<i>Donax gemmula</i> (BIV)	---	---	---	54 (± 46)	---	7 (± 5)	---	---	---	72 (± 43)	37
<i>Donax hanleyanus</i> (Ad) (BIV)	90 (± 41)	258 (± 78)	11 (± 8)	18 (± 8)	4 (± 4)	---	753 (± 344)	---	---	4 (± 4)	317
<i>D. hanleyanus</i> (Jv)	835 (± 549)	2,760 (± 716)	233 (± 52)	47 (± 16)	32 (± 17)	50 (± 38)	247 (± 132)	---	4 (± 4)	68 (± 27)	1,193
<i>D. hanleyanus</i> (Rc)	47 (± 29)	161 (± 50)	97 (± 18)	4 (± 4)	---	14 (± 8)	799 (± 291)	14 (± 11)	72 (± 16)	50 (± 24)	351
ARTHROPODA											
<i>Ampelisca paria</i> (AMP)	---	4 (± 4)	---	---	---	---	---	---	---	4 (± 4)	2
<i>Bathyporeiapus bisetosus</i> (AMP)	154 (± 89)	387 (± 120)	65 (± 22)	115 (± 64)	97 (± 30)	122 (± 52)	4 (± 4)	---	---	---	263
PHOXOCEPHALOPSIDAE (AMP)	115 (± 26)	240 (± 52)	1,158 (± 192)	978 (± 407)	1,703 (± 496)	950 (± 175)	---	129 (± 37)	434 (± 87)	401 (± 72)	1,704
PLATYISCHNOPIIDAE (AMP)	7 (± 5)	18 (± 8)	86 (± 27)	663 (± 187)	1,634 (± 490)	1,039 (± 320)	---	111 (± 45)	201 (± 43)	405 (± 90)	1,162
<i>Emerita brasiliensis</i> (Jv / Ad) (DEC)	---	7 (± 5)	---	11 (± 8)	7 (± 5)	25 (± 15)	7 (± 5)	---	---	---	16
<i>Chiriscus giambiagiae</i> (ISO)	---	---	---	---	---	4 (± 4)	---	---	---	---	1
<i>Excrolana armata</i> (Ad) (ISO)	219 (± 34)	448 (± 105)	222 (± 47)	86 (± 37)	168 (± 58)	172 (± 60)	505 (± 87)	61 (± 19)	72 (± 31)	4 (± 4)	546
<i>E. armata</i> (Rc / Jv)	11 (± 5)	4 (± 4)	32 (± 21)	4 (± 4)	29 (± 17)	---	197 (± 46)	4 (± 4)	29 (± 17)	---	86
NEMERTEA											
Anopla spp.	---	4 (± 4)	---	22 (± 11)	29 (± 17)	18 (± 8)	---	---	11 (± 5)	36 (± 17)	33
T_{Dens}	8,362	12,366	7,756	53,968	18,122	19,065	8,355	1,190	5,520	4,566	
S_{Tax}	9	12	9	13	11	13	8	9	10	12	

Table 3. SIMPER results demonstrating the macrobenthic fauna responsible for the intra-/inter-seasonal grouping of stranding events (A to D). Some intertidal species were divided into size classes and presented as adults (Ad), juveniles (Jv) and recruits (Rc). ***: Although seasonally significant, neither species can be considered as stranded macrofauna (see Discussion).

SIMPER Species	Spring A	Spring B	Summer D	Autumn C	Winter D
<i>Spio gaucha</i> (***)	8.6	19.9	18.8	6.8	---
<i>Thoracophelia furcifera</i> (***)	13.9	4.1	17.1	23.0	6.4
<i>Amarilladesma mactroides</i> (Ad)	---	---	---	16.8	14.0
<i>A. mactroides</i> (Jv)	5.4	4.2	---	---	7.3
<i>A. mactroides</i> (Rc)	24.0	25.6	13.4	10.6	23.8
<i>Donax hanleyanus</i> (Ad)	---	---	10.2	---	---
<i>D. hanleyanus</i> (Jv)	12.3	---	---	---	4.5
<i>D. hanleyanus</i> (Rc)	---	---	11.1	---	4.6
<i>Bathyporeiapus bisetosus</i>	4.5	4.1	---	---	---
PHOXOCEPHALOPSIDAE	10.8	15.2	---	16.0	14.2
PLATYISCHNOPIDAE	---	11.8	---	13.0	17.3
<i>Excirolana armata</i> (Ad)	11.1	5.9	13.2	7.3	---
<i>E. armata</i> (Jv)	---	---	9.9	---	---

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A presente tese evidenciou a influência da morfodinâmica, das feições geomorfológicas (cúspides praias e sangradouros) e dos eventos meteorológicos (ciclones e sistemas frontais) sobre a estrutura das comunidades macrozoobentônicas que habitam a costa arenosa do extremo sul do Brasil.

Naquelas extensões de costa com estados morfodinâmicos intermediários, os atributos da macrofauna (riqueza e densidades) são maiores e permitem um maior número de níveis tróficos, gerando uma teia alimentar mais complexa que aquela observada em extensões de costa reflectivas.

A morfodinâmica praias e os diferentes perfis sazonais (acrescivos na primavera/verão e erosivos no outono/inverno) favorecem a formação e posterior detecção de cúspides praias no extremo do Brasil, influenciando a distribuição horizontal de populações macrozoobentônicas: bivalves nas áreas de baía e crustáceos nas cúspides.

Os padrões sazonais de precipitação e as características da planície costeira determinam a distribuição espaço-temporal de sangradouros, em que maiores fluxos de descarga diminuem a salinidade ao longo da costa e, conseqüentemente, alteram a composição e estrutura das comunidades macrozoobentônicas.

Fenômenos de embancamento foram detectados neste litoral em todas as estações do ano, sendo mais frequentes e intensos nas estações quentes. Fortes ventos de sudoeste, associados ou não a ciclones extratropicais e sistemas frontais, foram apontados como o principal fator causador de eventos de embancamento ao promover um significativo empilhamento de água na costa.

Estudos de longo prazo são de fundamental importância para a compreensão da ecologia do macrozoobentos, uma vez que os fenômenos estocásticos e os cenários de mudança climática podem influenciar negativamente a macrofauna, tanto em função das alterações na distribuição espaço-temporal de sangradouros (influenciando sua vazão e a salinidade na costa), como pela maior frequência/intensidade de embancamentos, neste e em outros litorais arenosos ao redor do globo.