



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



**Transporte lateral realizado por aves aquáticas
para o ambiente terrestre, em uma colônia no
Sul do Brasil**

Felipe Caseiro-Silva

Orientador: Leandro Bugoni

Rio Grande

2021



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



**Transporte lateral realizado por aves aquáticas para ambiente
terrestre, em uma colônia no Sul do Brasil**

Aluno: Felipe Caseiro-Silva

Orientador: Leandro Bugoni

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

Rio Grande

2021

Ficha Catalográfica

C337t Caseiro-Silva, Felipe.

Transporte lateral realizado por aves aquáticas para ambiente terrestre, em uma colônia no Sul do Brasil / Felipe Caseiro-Silva. – 2021.

75 f.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Rio Grande – FURG, Programa de Pós-Graduação em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais, Rio Grande/RS, 2021.

Orientador: Dr. Leandro Bugoni.

1. Estuários 2. Guildas Tróficas 3. Isótopos Estáveis 4. Matéria Alóctone 5. Vetores Biológicos I. Bugoni, Leandro II. Título.

CDU 598.4

Catálogo na Fonte: Bibliotecário José Paulo dos Santos CRB 10/2344



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE - FURG
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - ICB
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA DE AMBIENTES
AQUÁTICOS CONTINENTAIS



ATA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO DE MESTRADO EM BIOLOGIA DE AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS – Nº 006/2021

Às 14:00 hs (quatorze horas) do dia 29 (vinte e nove) do mês de outubro de 2021 (dois mil e vinte e um), via Webconferência, reuniram-se docentes, discentes e comunidade em geral, para a Defesa Pública de Dissertação de Mestrado do acadêmico Felipe Caseiro Silva. A dissertação intitulada **“Transporte lateral mediado por aves aquáticas para ambiente terrestre em uma colônia estuarina no Sul do Brasil”** foi avaliada pela Banca Examinadora composta pelo Prof^o Dr. Leandro Bugoni (Orientador), Prof. Dr. Alexandre Miranda Garcia (FURG) e Prof^a Dra. Fátima Carolina Recalde Ruiz (UNAE/UNESP). Após a defesa e arguição pública, a Banca Examinadora reuniu-se, para deliberação final, e considerou o acadêmico **APROVADO**. Desta forma, a acadêmica concluiu mais uma das etapas necessárias para a obtenção do grau de **MESTRE EM BIOLOGIA DE AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS**. Nada mais havendo a tratar, às 17:00h (**dezessete horas**) foi lavrada a presente ata, que lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Banca Examinadora, pelo Acadêmico e pelo Coordenador do Curso.

Documento assinado digitalmente
gov.br FELIPE CASEIRO SILVA
Data: 29/10/2021 23:32:57-0300
Verifique em <https://verificador.iti.br>

Felipe Caseiro Silva

Prof^o Dr. Leandro Bugoni

Prof. Dr. Alexandre Miranda Garcia

Prof^a Dra. Fátima Carolina Recalde Ruiz

Prof^o Dr. Rogério Tubino Vianna

Coordenador do Curso

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, Vera Regina Silva e Rudiclai da Costa Silva, que sempre apoiaram e acreditaram nas minhas escolhas. Que deram suporte, apoiando e sabendo lidar comigo nos dias estressantes ao longo dessa etapa difícil que foi o mestrado.

Ao meu orientador, Leandro Bugoni, pelos ensinamentos, profissionalismo, puxões de orelha e pela paciência que teve com as dificuldades que apresentei ao longo do desenvolvimento do trabalho.

Aos amigos de laboratório, Cindy Barreto, Cinthia Negrine e Fernando Faria, por cooperarem com o trabalho sem pedir nada em troca. Por terem me auxiliado e tirado as pequenas e grandes dúvidas que iam surgindo e por terem sido fundamentais na conclusão.

À CAPES pela concessão de bolsa de mestrado.

Ao CNPq pela concessão a recursos do Projeto Universal que possibilitaram as saídas de campo e a pesquisa.

Aos colegas de Laboratório de Aves Aquáticas e Tartarugas Marinhas, em especial a Aline Barbosa, Bruno Linhares, Fernanda Valls, Juliana Gaiotto, Larissa Alvariz, Leonardo Soares e Márcio Repenning pelo suporte.

Ao Laboratório de Florística – FURG, em especial ao William Matzenauer, pelo auxílio da identificação da vegetação coletada.

Aos amigos, Francisco Eliseu, Omar Entiauspe, Saulo Pino, Saimon Bueno e Yan Gowert, que me acompanham desde a graduação, e foram amizades fundamentais nos momentos bons e ruins.

Às amigas fortes e sólidas que construí durante este processo, Andréa Moraes, Patrícia Buratto e Vinícius Mendes, que foram e são pessoas especiais, fundamentais e que nunca se cansaram de apoiar e ouvir as reclamações, dando forças quando eu acreditava não ter mais.

A todos amigos e colegas da turma de mestrado, Amanda, Celomar, Gabriela, Luiz, Raissa, Tamires, Tauana, pelo apoio ao longo do percurso, pelas trocas e companheirismo.

À minha amiga Raíssa Quadros, que não cansou de ouvir as infinitas reclamações que fiz, por sempre apoiar e dar forças, e me fez acreditar em mim quando nem eu acreditava.

À minha amiga Rubia Ramos, que mesmo à distância me escutava falar do mestrado e sempre tinha algum comentário engraçado, que amenizava o peso da situação e lembrava que não dá para levar as coisas tão a sério.

E por último, mas não menos importante, um agradecimento para as minhas gatas, Amora e Marcela, que mesmo não falando foram companhias importantes nos dias difíceis.

RESUMO

Organismos móveis e migratórios podem atuar como bons vetores de transporte de matéria e energia entre os ambientes. Como exemplo, temos o papel das aves aquáticas, que em períodos reprodutivos agrupam-se em colônias, onde concentram matéria e energia oriundas de áreas próximas. O alimento obtido em ambientes úmidos próximos, somado às carcaças de filhotes que morrem e ao guano, podem enriquecer e aumentar a produtividade local. A análise de isótopos estáveis (AIE) auxilia a obtenção de informações sobre o conteúdo carregado e depositados no ambiente terrestre devido às diferenças isotópicas entre o ambiente receptor e de origem. No presente estudo, analisamos um ambiente colonial, na Ilha dos Marinheiros, Rio Grande – RS, Brasil. O ambiente é ocupado por sete espécies de aves aquáticas de grande porte, em parte do ano, e foi comparado a amostras de um ambiente controle, de características semelhantes, porém sem colônia. Foram amostrados dois períodos, com a colônia ativa e quando o local da colônia não está ocupado pelas aves aquáticas. Foram realizadas AIE em amostras de solo, vegetação, invertebrados e sangue de aves terrestres a fim de rastrear o fluxo de carbono e nitrogênio nos diversos compartimentos ecossistêmicos. Além disso, os grupos foram divididos em guildas tróficas, a fim de verificar a assimilação da matéria transportada. Os resultados indicaram que solo e todos os grupos de organismos analisados do ambiente de colônia são enriquecidos em ^{15}N . Já para ^{13}C , o enriquecimento foi notado apenas em solo e aves. Além disso, mesmo durante os períodos de ausência da colônia, o enriquecimento se manteve, demonstrando persistência e efeitos duráveis do material alóctone. Análises das cadeias tróficas indicam que o enriquecimento chega até os níveis tróficos mais altos do ambiente. Apesar disso, fatores como guilda trófica parecem influenciar nesses resultados. Os modelos de mistura bayesianos indicam que organismos de ambos os ambientes apresentam probabilidade de assimilação de matéria estuarina. Com exceção de aves insetívoras, todas as guildas de aves e de invertebrados apresentaram maior assimilação de matéria estuarina no ambiente de colônia, quando comparado ao ambiente controle. Conclui-se que colônias de aves promovem o enriquecimento dos ambientes, mesmo em ambientes ricos como matas palustres, beneficiando toda a teia trófica.

Palavras-chave: estuários, guildas tróficas, isótopos estáveis, matéria alóctone, vetores biológicos.

ABSTRACT

Mobile and migratory organisms can act as good vectors for the transport of matter and energy between environments. As an example, there is the role of waterbirds, which during reproductive periods group together in colonies, where they concentrate matter and energy from nearby areas. Food obtained from nearby wetlands, in addition to dying chick carcasses and guano, can enrich and increase local productivity. Stable isotope analysis (SIA) aids in obtaining information about the contents carried and deposited in the terrestrial environment due to the isotopic differences between the receiving environment and the source. In the present study, we analyze a colonial environment, at Ilha dos Marinheiros, Rio Grande - RS, Brazil. The environment is occupied by seven species of large waterbirds part of the year and was compared to samples from a control environment of similar characteristics, but without a colony and in a period when the colony site is not occupied by waterbirds. SIA was performed on samples of soil, vegetation, invertebrates, and blood from land birds in order to trace the flux of carbon and nitrogen in the various ecosystem compartments. In addition, the groups were divided into trophic guilds in order to verify the assimilation of the transported matter. The results indicated that soil and all analyzed groups of organisms from the colony environment are enriched in ^{15}N . For ^{13}C , enrichment was noted only in soil and birds. Moreover, even during periods of absence from the colony, the enrichment was maintained, demonstrating persistence and lasting effects. Trophic web analyses indicate that enrichment reaches the higher trophic levels of the environment. However, factors such as trophic guild seem to influence these results. Bayesian mixture models indicate that organisms from both environments are likely to assimilate estuarine matter. With the exception of insectivorous birds, all guilds showed greater assimilation of estuarine matter in the colony area, when compared to the control environment. It is concluded that bird colonies promote the enrichment of environments, even in rich environments such as swamp forests, benefiting the entire trophic web.

Key-words: allochthonous matter, biological vectors, estuaries, stable isotopes, trophic guilds.

APRESENTAÇÃO

Esta dissertação foi dividida em 3 partes, sendo elas, introdução geral, um capítulo em formato de artigo científico, e considerações finais junto a perspectivas futuras. Na introdução geral são apresentadas informações a respeito do fluxo de matéria entre os ambientes, características e funcionamento de colônias de aves aquáticas, bases conceituais sobre isótopos estáveis e sua utilização para estudos ecológicos, assim como a caracterização do ambiente de estudo, os objetivos e as hipóteses. A segunda parte, composta pelo capítulo 1, corresponde a um manuscrito em forma de artigo, que analisou o enriquecimento isotópico de solo, vegetação, invertebrados e aves terrestres em um ambiente utilizado por uma colônia de aves aquáticas, e comparou a um ambiente de controle, sem colônia. O manuscrito segue as normas de formatação da revista *Oecologia*. A última parte da dissertação apresenta as considerações finais, retomando as hipóteses, e falando sobre as perspectivas futuras do estudo.

SUMÁRIO

RESUMO	v
ABSTRACT	vi
APRESENTAÇÃO	vii
LISTA DE TABELAS	xi
INTRODUÇÃO GERAL	11
Fluxo de matéria entre os ecossistemas.....	11
Aves aquáticas e suas colônias	13
Isótopos estáveis e suas aplicações	14
Sistema de estudo.....	17
OBJETIVO GERAL	22
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	23
HIPÓTESES	23
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS DA INTRODUÇÃO GERAL	23
CAPÍTULO 1	31
Introduction	34
Materials and methods	36
Study area	36
Sampling.....	37
Stable Isotope Analysis (SIA)	38
Data analysis	38
Results	40
Discussion	43
References	48
Tables and figures	55
Supplementary material	62
CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPECTIVAS	72
Anexos.....	74

LISTA DE FIGURAS

INTRODUÇÃO GERAL

Figura 1. Mapa da área de estudo na Ilha dos Marinheiros, Estuário da Lagoa dos Patos, estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Estrelas vermelhas indicam as áreas de estudo na colônia de aves aquáticas e área controle.

Figura 2. Ambiente de colônia (à esquerda), e de controle (à direita). É possível observar que ambos os ambientes apresentam densa vegetação, porém o corpo d'água do ambiente colonial encontra-se eutrofizado.

CAPÍTULO 1

Fig. 1 Map of the study area on Marinheiros Island, with indication of the colony and control points

Fig. 2 Stable isotopic values of $\delta^{15}\text{N}$ in soil, vegetation, invertebrates, and blood of land birds, from the colony and control environment, during the summer and winter seasons. Values indicate the mean (central bars) and standard deviation (rectangles), with minimum and maximum values (outer lines)

Fig. 3 Mean $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values and standard deviation of omnivorous, omnivorous-detritivorous and carnivorous invertebrates, blood of omnivorous and insectivorous birds, in the colony and control environment, during summer (A, B) and winter (C, D), respectively, and potential food sources

Fig. 4 Stable isotopic values of $\delta^{13}\text{C}$ in soil, invertebrates, and blood of land birds, from the colony and control environment, during the summer and winter seasons. Values indicate the mean (central bars) and standard deviation (rectangles), with minimum and maximum values (outer lines)

Fig. 5 Probability of assimilation of estuarine source, at colony and control points, during summer and winter seasons, by local consumers

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

Table 1 Summary of ANOVA results of soil, vegetation, invertebrates, and land birds, with $\delta^{15}\text{N}$ values from generalized linear models (GLM) (Supplementary Material Table S3)

Table 2 Summary of ANOVA results of soil, invertebrates, and land birds, with $\delta^{13}\text{C}$ values from generalized linear models (GLM) (Supplementary Material Table S4)

Table S1 Mean $\pm$ SD of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values classification and n of samples of soil, vegetation, invertebrates and land birds during summer and winter in the years 2018 and 2019

Table S2 Trophic discrimination factors (TDF) of carbon and nitrogen isotopic values used in the mixture models, for consumer tissues from control and colony environments

Table S3 Coefficient of the selected generalized linear models (GLM) of soil, vegetation, invertebrates, and land birds, the colony site, and control, for $\delta^{15}\text{N}$ values

Table S4 Coefficients of the generalized linear models (GLM) selected from soil, invertebrates, and land birds, from colony site and control, for $\delta^{13}\text{C}$ value

INTRODUÇÃO GERAL

Fluxo de matéria entre os ecossistemas

Em estudos ecológicos, a conectividade pode ser definida como o fluxo de matéria, nutrientes, energia ou organismos (Tischendorf & Fahrig, 2000; Lafage *et al.*, 2019) dentro de um ambiente, ou entre ambientes adjacentes. Dentro de um ambiente, o fluxo ocorre através de suas estruturas físicas ou biológicas, que promovem a conexão dentro da paisagem (Tischendorf & Fahrig, 2000). Como exemplo, pode ser citada a conexão dentro de matas, onde organismos utilizam os corredores de árvores para deslocar-se, carregando matéria de um ponto a outro dentro do ambiente (Pardini *et al.*, 2005). Entretanto, ambientes próximos também estão suscetíveis a realizarem fluxos entre si (Fariña *et al.*, 2003). Como exemplo, há os ambientes aquáticos e terrestres adjacentes, que possuem suas fronteiras ecossistêmicas bem demarcadas, mas que estão interligados por fluxos, de forma que efeitos ou impactos em um ambiente podem gerar consequências no outro (Nakano & Murakami, 2001; Fariña *et al.*, 2003; McCaffery & Eby, 2006).

A entrada (*input*) de matéria e energia pode ocorrer de forma longitudinal, lateral ou vertical, e somada à escala temporal, e influenciar as características de produtividade e depósito de matéria nos ambientes receptores (Gonçalves-Jr. *et al.*, 2006). Como exemplos de fluxo longitudinal, podemos citar o fluxo hidrológico que promove a conectividade ao longo dos rios, fundamental para a distribuição de nutrientes ao sistema ripário (Jacobs *et al.*, 2007). Por outro lado, o fluxo lateral ocorre através de eventos como inundações e fluxos de água subterrâneos promovem o transporte lateral de detritos e nutrientes para as planícies de inundação e habitats ribeirinhos (Schindler & Smits, 2016). Além desses, representando o fluxo vertical, temos a quedas de folha e detritos, matéria orgânica dissolvida, matéria orgânica particulada e escoamento do solo também promovem a conectividade entre os ambientes (Polis *et al.*, 1997; Savage, 2019).

Essas características podem ser alteradas sazonalmente, devido a períodos chuvosos e eventos hidrológicos (Gonçalves-Jr. *et al.*, 2006). Redes alimentares em ambientes tais como córregos, rios, lagos e estuários, que recebem detritos alóctones, são fortemente influenciadas em sua qualidade ecológica pela entrada oriunda de suas zonas ribeirinhas (Polis *et al.*, 1997; Gonçalves-Jr. *et al.*, 2006). O fluxo energético que chega em um ambiente receptor, é fator importante que pode promover o aumento da

produtividade primária e secundária (Schindler & Smits, 2016), sendo chamado também de subsídio alóctone. Apesar dos ambientes aquáticos receberem maior quantidade de subsídios terrestres, a qualidade dos subsídios aquáticos que entram para o ambiente terrestre é maior, resultando em contribuições proporcionais (Schindler & Smits, 2016). Isso se deve a dois principais motivos: (i) diferenças na composição dos produtores primários de cada ambiente; (ii) a maioria dos subsídios em sistemas continentais são oriundos de consumidores aquáticos, que se alimentam de animais, os quais são mais ricos em nutrientes e lipídios do que a matéria derivada de plantas, que são os principais subsídios terrestres a chegar ao meio aquático (Schindler & Smits, 2016).

Os vetores que promovem o transporte podem ser abióticos ou bióticos (Polis *et al.*, 1997). Vetores abióticos funcionam passivamente, através de fluxos hidrológicos, escoamento de matéria entre ambientes aquáticos e terrestres, promovendo a conectividade (Polis *et al.*, 1997; Jacobs *et al.*, 2007). Por outro lado, vetores bióticos ocorrem de forma ativa, como exemplo através de larvas aquáticas, que ao fazerem metamorfose, emergem e ficam disponíveis para animais insetívoros e generalistas terrestres (Ballinger & Lake, 2006; Schindler & Smits, 2016). Ambientes ripários podem ser locais importantes como fonte de recursos para diversos animais vertebrados e invertebrados (Ballinger & Lake, 2006). Aves e mamíferos, que ao se alimentarem em um ambiente e excretarem e defecarem em outro, realizam fluxo lateral e enriquecem nutricionalmente e energeticamente os ambientes que recebem o aporte (Polis *et al.*, 1997; Savage, 2019). O enriquecimento pode acarretar uma maior taxa de crescimento da vegetação e de corais próximos do ambiente (Caut *et al.*, 2012; Savage, 2019). Além disso, o aporte pode alterar a dinâmica da teia trófica, influenciando a densidade da população de alguns organismos, como besouros, aranhas e gerar aumento da biomassa dos organismos do ambiente receptor (Polis & Hurd, 1995a; Polis *et al.*, 1997; Caut *et al.*, 2012; Sánchez-Piñero & Polis, 2000).

Portanto, o nível de mobilidade dos vetores bióticos pode ser um fator limitante na movimentação da matéria (Fariña *et al.*, 2003). Organismos pouco móveis com restrições quando se deparam com algumas barreiras físicas, como falésias ou densa vegetação, acabam limitando o seu potencial de transporte da matéria para além da barreira (Polis & Hurd, 1996; Fariña *et al.*, 2003). Por outro lado, animais que possuem alta mobilidade, como as aves e mamíferos, tendem a ultrapassar as fronteiras ecossistêmicas (Fariña *et al.*, 2003).

Aves aquáticas e suas colônias

Animais móveis e migratórios podem atuar como bons transportadores de matéria e energia (Polis *et al.*, 1997; Korobushkin, 2014). Como exemplo, temos o importante papel de aves aquáticas no transporte de subsídios entre os ecossistemas (Green & Elmberg, 2014). As aves forrageiam em ambientes aquáticos, alimentando-se de peixes e invertebrados (Polis *et al.*, 1997), e ao se deslocar para ambiente terrestre, carregam parte dessa matéria consigo (Keatley *et al.*, 2009).

Em períodos reprodutivos, estes animais possuem estratégias para maximizar as chances de sobrevivência de sua prole, agrupando-se muitas vezes em densas colônias (Frederick, 2002). Essas colônias aumentam a proteção contra predação (Frederick, 2002), além de serem localizadas em ambientes específicos, para que consigam obter alimento para os filhotes e para elas mesmas nas áreas próximas (Britto & Bugoni, 2015). O forrageamento ocorre nos ambientes úmidos adjacentes fazendo com que haja um fluxo de matéria entre os ecossistemas (e.g. Faria *et al.*, 2016). Sendo assim, aves aquáticas podem tornar-se vetores de matéria entre o ambiente aquático, onde se alimentam, e o ambiente terrestre, onde reproduzem (Green & Elmberg, 2014). A determinação e quantificação da entrada de matéria aquáticas nas colônias fornece informações sobre seu impacto nos ambientes que as abrigam (Horn *et al.*, 2019).

As colônias podem aumentar consideravelmente a entrada de nutrientes, além daqueles produzidos localmente, alterando a produtividade do local em que são estabelecidas (Sánchez-Piñero & Polis, 2000). O transporte realizado pode, portanto, causar dependência das teias tróficas terrestres ao aporte desses nutrientes (Stapp *et al.*, 1999). Os impactos positivos exercidos na produtividade e diversidade dos locais, como ambientes terrestres, são realizados primariamente através do depósito de guano (Green & Elmberg, 2014). A intensidade dessas entradas pode variar amplamente (Polis *et al.*, 1997), influenciando na qualidade da água e do solo, como também nas comunidades biológicas do ambiente receptor (Polis *et al.*, 1997; Keatley *et al.*, 2009). Isto ocorre porque o guano é rico em nutrientes como nitrogênio e fósforo, que são importantes por serem limitantes em ambientes terrestres, além de promover a ciclagem de carbono (Polis *et al.*, 1997; Kolb *et al.*, 2010). Estimou-se que em uma colônia de 300 indivíduos da garça-vaqueira *Bubulcus ibis*, ocorra o depósito de até 4,8 kg de nitrogênio, 7,1 kg de fósforo e 56,3 kg de cálcio em um período de um ano (Ávila *et al.*, 2019). A entrada nutricional desencadeia períodos de floração da vegetação mais extensos, além de folhas enriquecidas em nitrogênio (Onuf *et al.*, 1997). A matéria

alóctone depositada no ambiente é passada para a teia trófica local e pode chegar até níveis tróficos mais altos (Kolb *et al.*, 2010). Desta forma, o guano beneficia os produtores primários, aumentando sua qualidade nutricional, transferindo essa carga para herbívoros que consomem detritos de plantas e sementes, e assim sucessivamente ao longo da cadeia trófica (Caut *et al.*, 2012; Savage, 2019). Apesar dos benefícios, o acúmulo excessivo de compostos nitrogenados pode gerar a guanotrofia, que causa desfolhamento e morte da vegetação. Esta consequência é um dos motivos que pode levar ao abandono da colônia, à degradação e perda de habitat reprodutivo (Ávila *et al.*, 2019). Portanto, o grau de importância e efeitos da entrada para o ecossistema receptor varia de acordo com a qualidade e quantidade dos nutrientes transportados (Schindler & Smits, 2016).

Além das excretas, as aves também realizam a transferência através de penas, ovos, regurgitados, restos de alimento e carcaças de aves e filhotes que morrem no local (Polis *et al.*, 1997; Caut *et al.*, 2012). Em ambientes áridos, o fluxo nutricional mediado por aves que a utilizam como áreas de descanso ou reprodutivas, passa a ser fundamentais para consumidores terrestres (Stapp *et al.*, 1999). Estudos apontam uma maior disponibilidade de nutrientes, gerando maior abundância de besouros em ilhas com colônias, em comparação a ilhas sem colônias (Sánchez-Piñero & Polis, 2000). Neste cenário, a entrada de recursos aquáticos realizado por aves demonstrou ser um processo chave para a teia trófica de ilhas e zonas costeiras (Sánchez-Piñero & Polis, 2000), e muitas vezes esse serviço é capaz de manter a biodiversidade destes locais (Green & Elmberg, 2014). Dessa forma, a análise das comunidades destes ambientes pode ajudar a elucidar de que forma esses organismos lidam com o aporte nutricional (Correa & Winemiller, 2014).

Isótopos estáveis e suas aplicações

Os isótopos são átomos de um mesmo elemento químico, com mesmo número de prótons, mas com diferentes números de nêutrons em seu núcleo, resultando em uma diferença na massa atômica (Peterson & Fry, 1987; Fry, 2006; Martinelli *et al.*, 2009). Estes podem ser classificados como instáveis ou estáveis. São classificados como instáveis quando emitem partículas e sofrem decaimento radioativo, sendo também chamados de radioisótopos (Axmann & Zapata, 1990; Fry, 2006). Já os isótopos estáveis não sofrem decaimento mesmo eras após sua formação, sendo os mais utilizados nos estudos ambientais e ecológicos (Fry, 2006). Isótopos estáveis (IE) de

baixa massa correspondem a 95% da composição dos elementos mais utilizados nos estudos ecológicos, como hidrogênio (H), carbono (C), nitrogênio (N), oxigênio (O) e enxofre (S) (Fry, 2006). Estes elementos funcionam como traçadores naturais, potencialmente úteis para elucidar os ciclos elementares e auxiliar no estudo de transporte de matéria, uma vez que ocorrem mudanças previsíveis da composição dos isótopos conforme passam pelos compartimentos da biosfera (Fry, 2006).

A diferença na massa atômica possibilita a análise de razão isotópica entre isótopos leves e pesados (por exemplo $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ou $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$). A análise é feita através de um espectrômetro de massa de razão isotópica acoplado a um analisador elementar (Pereira & Benedito, 2007). A notação utilizada para expressar a abundância entre isótopos leves e pesados é representada por delta minúsculo (δ), expressa em partes por mil (‰) (Fry, 2006). As composições isotópicas, para C e N, são calculadas e analisadas a partir de valores padrões, por exemplo, para C, o padrão utilizado é o VPDB (*Vienna Pee Dee Belemnite*), e para N, é o N_2 atmosférico (Bond & Hobson, 2012).

Assim, os valores de isótopos pesados de carbono em relação ao isótopo leve, comparado com padrões internacionais, são expressos como $\delta^{13}\text{C}$ e permite rastrear a origem da matéria que flui entre os compartimentos, com base nas diferenças dos ciclos fotossintéticos dos produtores primários (Rounick & Winterbourn, 1986; Pereira & Benedito, 2007). As plantas com ciclo fotossintético do tipo C3 apresentam valores de $\delta^{13}\text{C}$ distintos em relação a plantas C4 (Fry, 2006). Plantas do tipo C3, representadas por árvores, arbustos e algumas gramíneas, são comumente encontradas em ambientes terrestres florestais (Peterson & Fry, 1987). Por outro lado, plantas C4, como gramíneas tropicais de ambientes salinos, e plantas aquáticas, são predominantes em ambientes campestres e ambientes aquáticos (Peterson & Fry, 1987). Apesar de ambas obterem o carbono do CO_2 atmosférico, nas plantas C3, a enzima responsável pela carboxilação, ribose-1,5 bifosfato carboxilase (Rubisco), possui elevado fracionamento, resultando em valores baixos, de $\delta^{13}\text{C}$ entre -34 e -22‰ (Peterson & Fry, 1987; Pereira & Benedito, 2007). Já em plantas C4, a enzima de carboxilação, fosfoenolpiruvato (PEP) carboxilase, discrimina menos o ^{13}C , se comparado à Rubisco, resultando em valores de $\delta^{13}\text{C} = -16$ e -7‰ (Peterson & Fry, 1987; Pereira & Benedito, 2007). Ainda, existem plantas com sistema CAM, encontradas em ambientes áridos, que realizam esse processo através da via metabólica dos ácidos crassuláceos (CAM), uma associação das duas enzimas citadas, resultando em valores intermediário, de $\delta^{13}\text{C}$ entre -10 e -28‰

(Pereira & Benedito, 2007). Portanto, análises de $\delta^{13}\text{C}$ são úteis para investigar a utilização de recursos com assinaturas isotópicas distintas de cada ambiente (Dalerum *et al.*, 2016). Os tecidos dos consumidores, por sua vez, apresentam valores semelhantes da sua fonte de alimentação, tornando possível analisar a fonte de carbono utilizada nas cadeias alimentares (DeNiro & Epstein, 1978).

O agrupamento de organismos em guildas tróficas - grupos que exploram a mesma classe de recursos (Root, 1967), em associação a análises isotópicas, possibilita verificar a utilização dos recursos, de acordo com a preferência alimentar (Layman *et al.*, 2012; Hamer *et al.*, 2015). Desta forma, permite rastrear a matéria utilizada pelos grupos, e comparar entre ambientes com e sem influência das aves (Caut *et al.*, 2012). Diversos estudos analisaram o enriquecimento de invertebrados de variadas guildas tróficas e predadores em ilhas com diferentes graus de influência por aves (Stapp & Polis, 2003; Caut *et al.*, 2012). Além disso, estudos com guildas tróficas de aves já foram realizados a fim de verificar a variação alimentar dentro dos grupos, devido à variação de disponibilidade de alimento ao longo do tempo (Villegas *et al.*, 2021).

Outro elemento utilizado em estudos ecológicos é o nitrogênio, indicador útil da posição trófica dos organismos nos ambientes em que vivem. Isto ocorre pois existe um fracionamento isotópico realizado pelas enzimas durante o metabolismo, da alimentação à excreção, fazendo com que ocorra uma eliminação maior de isótopos leves se comparado aos pesados (Peterson & Fry, 1987). Consequentemente, cada transferência entre presa e consumidor, ou seja, a cada nível trófico, ocorre um acúmulo de ^{15}N nos tecidos, gerando um aumento de 2‰ a 5‰ nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ no tecido do consumidor em relação ao seu alimento (DeNiro & Epstein, 1981; Peterson & Fry, 1987). Além disso, ambientes utilizados por aves tendem a ser enriquecidos em ^{15}N , devido à acumulação de guano (Stapp *et al.*, 1999; Stapp & Polis, 2003). Isso ocorre porque as aves ocupam posições tróficas elevadas e, devido ao ^{14}N ser mais volátil, faz com que ocorra um acúmulo de ^{15}N no ambiente (Caut *et al.*, 2012). Estudos apontaram que produtores e consumidores de ilhas com áreas de descanso de aves, apresentavam enriquecimento de ^{15}N em relação a ilhas vizinhas com mesmas características, porém com ausência de aves (Mizutani *et al.*, 1985; Stapp *et al.*, 1999; Caut *et al.*, 2012). Sendo assim, os valores isotópicos de nitrogênio podem servir como ferramenta para detectar os efeitos da entrada de nutrientes nas teias tróficas, assim como seus efeitos espaciais e temporais (Kelly *et al.*, 2000; Caut *et al.*, 2012). Adicionalmente, altos valores podem ser indicativos de solos antropogênicos ou estarem relacionados a áreas

urbanizadas (Peterson & Fry, 1987; Pereira & Benedito, 2007). Devido a compostos nitrogenados, como o nitrato, derivado de esgotos e ambientes associados a pecuária e agricultura serem enriquecidos em ^{15}N , o ambiente apresenta valores elevados quando comparado a solos naturais (Lima, 2009).

Área de estudo

A Planície Costeira do Rio Grande do Sul foi formada no período Quaternário, durante sucessivas regressões e transgressões marinhas. Possui aproximadamente 640 km de extensão, abrangendo 22.740 km² de terras emersas e 14.260 km² de superfícies de lagoas e lagunas, num total de 37.000 km² (Schwarzbold & Schäfer, 1984). A atual linha de costa da Planície Costeira estende-se desde Torres, ao norte, até a desembocadura do Arroio Chuí, ao sul. Possui uma série de ambientes aquáticos característicos, como áreas úmidas, lagoas e riachos (Schäfer, 1992; Albertoni *et al.*, 2007).

Nesta região, localiza-se o estuário da Lagoa dos Patos, no estado do Rio Grande do Sul, que ocupa uma área de 10.000 km², com uma zona estuarina ocupando 10% desta área (1022 km²) (Möller & Fernandes, 2010). O clima da região é classificado como subtropical temperado, com temperaturas médias mensais, entre 9,5 °C e 27 °C (Vieira, 1983). Os meses mais chuvosos na região são julho a setembro, com precipitação média anual de 1252 mm (Vieira, 1983). Esta região conecta-se com o Oceano Atlântico através de um canal (800 m de largura, 18 m de profundidade), margeado pelos molhes da barra do Rio Grande (Möller & Fernandes, 2010). A salinidade do estuário sofre influência das correntes, dependendo principalmente da direção e intensidade do vento e da pluviosidade (Costa *et al.*, 1998).

Os ambientes estuarinos são zonas de transição, onde ocorrem trocas entre águas marinhas e zonas de água doce (Day *et al.*, 1989). O fluxo hidrológico pode ocorrer na direção do continente ou do mar, fazendo com que organismos dos dois ambientes tenham acessos aos recursos, refletindo nos seus valores isotópicos (Possamai *et al.*, 2020). A água doce que chega na Lagoa dos Patos flui de rios localizados na porção norte da planície costeira (Möller & Fernandes, 2010; Condini *et al.*, 2019). Fluxos fluviais sazonais influenciam a maior ou menor intrusão de água doce para dentro do estuário, e regulam a entrada de peixes de água doce e peixes marinhos e geram alterações nas redes tróficas (Garcia *et al.*, 2007; Vieira *et al.*, 2010). Estudos com

peixes que vivem em zona de água doce, demonstram que seus valores isotópicos vão de $\delta^{13}\text{C} = -29$ a -21‰ , enquanto peixes de região estuarina possuem valores de $\delta^{13}\text{C} = -23$ a -15‰ (Garcia *et al.*, 2007). Algumas dessas espécies usam a área durante um período, enquanto outros utilizam por toda a vida (Garcia *et al.*, 2007). Estes valores são refletidos em predadores que forrageiam nesses ambientes, e demonstram o gradiente de valores isotópicos encontrado ao longo do ambiente de água doce até o estuarino (Mont'alverne *et al.*, 2016; Possamai *et al.*, 2020). Em períodos de *El Niño* ocorre maior entrada de água doce, devido às cheias provocadas pelas intensas chuvas (Garcia *et al.*, 2007). O aumento no aporte de água doce gera diminuição de salinidade e diminuição na entrada de alguns peixes marinhos, como da tainha, *Mugil liza*, provocando alterações nas redes tróficas (Possamai *et al.*, 2020).

Além dos fluxos hidrológicos, há a entrada de matéria ribeirinha para dentro do ambiente aquático, o que faz com que haja um empobrecimento de ^{13}C da matéria orgânica particulada (POM) e da matéria orgânica particulada em suspensão (SOM) (Spano *et al.*, 2014). A POM e a SOM do ambiente estuarino tiveram valores de $\delta^{13}\text{C} = -22,81$ e $-18,81\text{‰}$, respectivamente. Na região de água doce, na parte superior do estuário, os valores médios de POM e SOM foram, respectivamente, $\delta^{13}\text{C} = -21,03$ e $-22,83\text{‰}$, demonstrando pequena variação nos valores (Pereyra *et al.*, 2016).

A vegetação aquática é fonte de alimento típica para organismos do ambiente estuarino, composta por gramas marinhas, pântanos salgados e de água doce, marismas, fitoplâncton, e altas densidades de macroalgas bentônicas (Garcia *et al.*, 2016). O ambiente estuarino é constituído, predominantemente, por *Spartina* spp., *Juncus* spp., *Scirpus* e bancos de *Ruppia maritima*. Já em zonas de água doce, há predominância de espécies flutuantes e típicas de pântanos de água doce (Copertino & Seeliger 2010). Devido à diferença de produtores na base da cadeia trófica ao longo desse ambiente, os valores de $\delta^{13}\text{C}$ diferem, sendo a zona de água doce empobrecida em comparação à zona estuarina (Garcia *et al.*, 2007; Mont'alverne *et al.*, 2016; Pereyra *et al.*, 2016.).

Na região estuarina existem oito ilhas principais e, dentre essas, a maior é a Ilha dos Marinheiros (Fig. 1), também a maior ilha do estado, com uma área de 62 km^2 (Quintela *et al.*, 2009, 2018). O ambiente da ilha é composto por campos alagadiços, uma lagoa rasa, cordões de dunas e mantos arenosos, com alguns pontos de mata paludosa (Quintela *et al.*, 2009). Estes tipos de matas, também conhecidas como matas palustres, caracterizam-se por apresentar alagamentos permanentes ou temporários, margens pouco definidas e solo rico em matéria orgânica vegetal (Waechter, 1990). A

vegetação que comumente cresce nesses ambientes, é composta por espécies capazes de crescer em situação de saturação hídrica. O solo hidromórfico desses ambientes são resultados do afloramento do lençol freático e eventos sazonais de inundações associados à elevação do nível d'água dos ambientes adjacentes (Junk & Sparks, 1989). Esses eventos, que ocorrem em pulsos, são caracterizados por ocorrer sazonalmente, geram maiores disponibilidades de recursos que são carregadas junto à água (Luz-Agostinho *et al.*, 2008). Estudos a respeito da fauna e flora destacam a ilha como importante área para a conservação (Quintela *et al.*, 2018). Relacionado à avifauna, das 704 espécies registradas para o estado do Rio Grande do Sul (Franz *et al.*, 2018), a Lagoa dos Patos apresenta o registro de 268, representando 65 famílias, das quais 73% são residentes (Dias *et al.*, 2016). Além disso, ambientes estuarinos são considerados favoráveis para pouso e forrageamento de diversas aves, especialmente as de zonas úmidas, o que explica a existência de colônias de aves aquáticas na região (Weller, 1999; Gianuca, 2010).

Na ilha, existe uma colônia mista de colhereiros e garças, em uma zona de mata palustre (Fig. 2). A mata encontra-se próxima a ambiente de agricultura familiar, e a 300 m do estuário (Britto & Bugoni, 2015). A vegetação da colônia é composta em 70% do território pelas árvores branquilha-brasiliense *Sebastiana brasiliensis* e pau-de-leite *Sapium glandulosum* (Faria *et al.*, 2016). Outras espécies arbóreas como corticeira-do-banhado *Erythrina crista-galli*, aroeira-vermelha *Schinus terebinthifolius*, salgueiro *Salix humboldtiana* e figueira *Ficus cestriifolia*, além de algumas moitas de bambus *Bambus* sp. também compõe a flora local (Gianuca, 2010). Por ser um terreno utilizado para agricultura até 1970, possui canais de irrigação em diversas direções, atualmente preenchidos por água e lama (Gianuca, 2010).

A colônia é ocupada por aves aquáticas Pelecaniformes de grande porte que inclui garça-branca-grande *Ardea alba*, garça-moura *Ardea cocoi*, garça-vaqueira *Bubulcus ibis*, garça-azul *Egretta caerulea*, garça-branca-pequena *Egretta thula*, socó-dorminhoco *Nycticorax nycticorax*, socó-caranguejeiro *Nyctanassa violacea* (todos Ardeidae), além de colhereiros *Platalea ajaja* – Threskiornithidae (Gianuca, 2010). Os Pelecaniformes possuem dependência de ambientes aquáticos rasos e costeiros por terem sua alimentação e reprodução associadas a estes ambientes (Frederick, 2002). Apesar de encontrarem-se próximas ao ambiente estuarino, as aves podem se alimentar em ambientes límnicos existentes dentro e fora da ilha (Britto & Bugoni, 2015), além de ambientes terrestres e marinhos (Faria *et al.*, 2016). A ocupação da colônia ocorre do

início de agosto até o final de janeiro, com exceção de *A. cocoi* que utiliza o local também como dormitório, durante todo o ano (Gianuca, 2010).

Estudos relacionados à dieta de aves demonstram que aves como *A. cocoi*, habitante da colônia, apresentaram valores médios de $\delta^{13}\text{C} = -15,1 \pm 0,8\text{‰}$ e $\delta^{15}\text{N} = 13,5 \pm 0,6\text{‰}$ (Faria *et al.*, 2016). Valores próximos a estes são encontrados em algumas de suas possíveis presas, como *Micropogonias furnieri* (corvina) com $\delta^{13}\text{C} = -15,0 \pm 0,8\text{‰}$ e $\delta^{15}\text{N} = 13,2 \pm 0,5\text{‰}$ e *Odontesthes argentinensis* (peixe-rei) $\delta^{13}\text{C} = -10,9 \pm 4,8\text{‰}$ e $\delta^{15}\text{N} = 13,5 \pm 3,9\text{‰}$ (Faria *et al.*, 2016). Outras espécies, como *A. alba* e *P. ajaja*, habitantes do mesmo local, apresentaram valores de $\delta^{13}\text{C} = -22,2 \pm 3,4\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N} = 10,0 \pm 1,7\text{‰}$ e $\delta^{13}\text{C} = -25,4 \pm 1,5\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N} = 8,1 \pm 0,4\text{‰}$, respectivamente (Britto & Bugoni, 2015). A diferença nos valores é explicada pela área de forrageio, visto que a garça-moura utiliza predominantemente o ambiente estuarino, os colhereiros utilizam as zonas de água doce e a garça-branca-grande ambos os ambientes (Britto & Bugoni, 2015; Faria *et al.*, 2016). Assim como a área de forrageio tem influência nos valores isotópicos no sangue dos consumidores de cada ambiente, o depósito de matéria assimilada por esses organismos também altera os valores do ambiente terrestre receptor.

Outro ponto amostrado, utilizado como ambiente/área controle do presente estudo, não possui presença de aves aquáticas em nenhum período do ano e encontra-se a 5 km em linha reta da colônia. Também é uma mata palustre (200 × 200 m), terminando em área de marisma com predominância de samambaias, *Acrostichum danaeifolium*, e palha-cortadeira, *Cyperus* spp. Esta mata está em recuperação desde a década de 1980, tendo sido usada como área de cultivo em períodos anteriores, contendo canais e baixios alagados em períodos chuvosos. Apresenta em sua composição, aroeira-vermelha, corticeira-do-banhado, figueiras de grande porte e jerivás *Syagrus romanzoffiana* de grande porte, tratando-se de mata em estágio avançado de sucessão (Fig. 2).

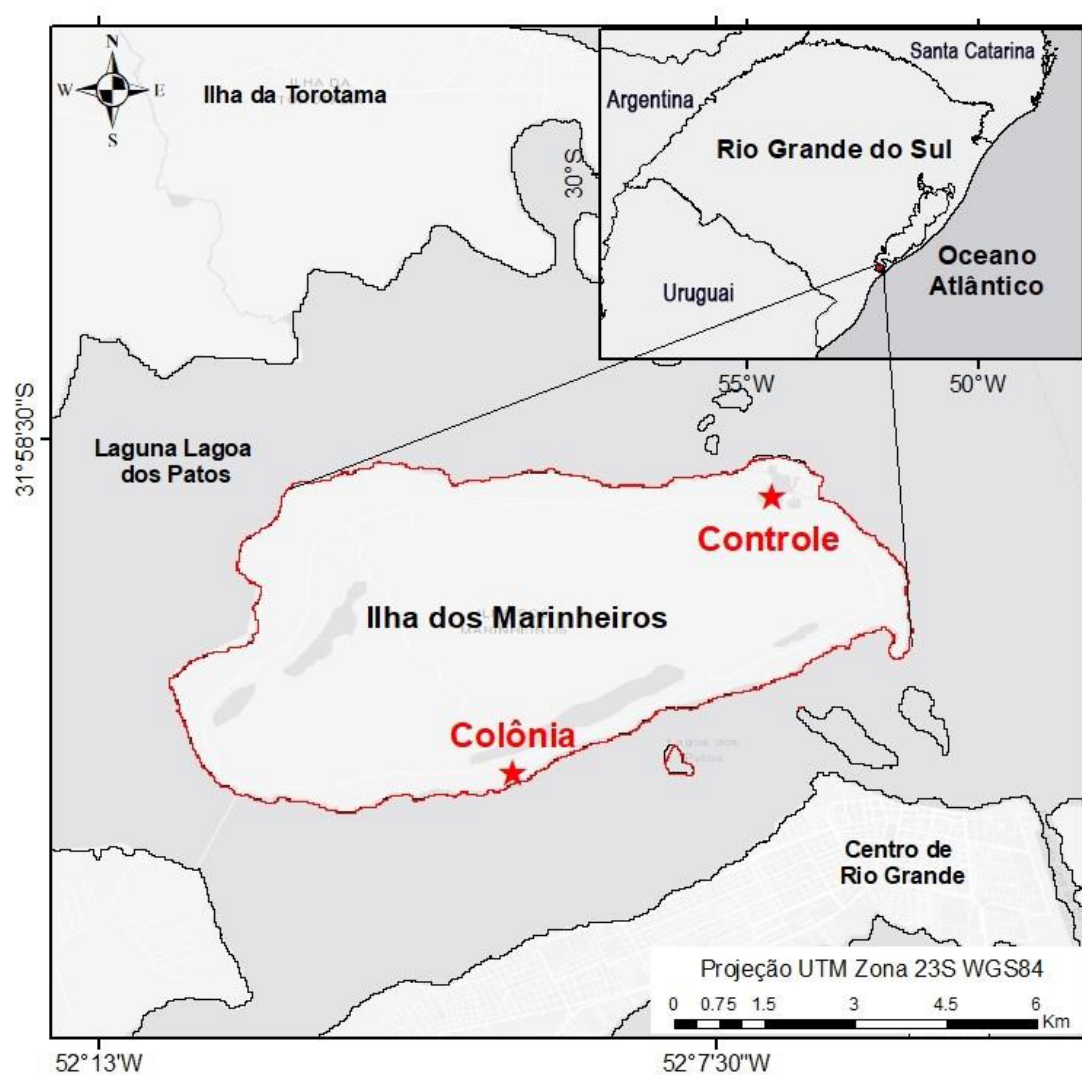


Figura 1. Mapa da área de estudo na Ilha dos Marinheiros, Estuário da Lagoa dos Patos, estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Estrelas vermelhas indicam as áreas de estudo na colônia de aves aquáticas e área controle.



Figura 2. Ambiente de colônia (à esquerda), e de controle (à direita). É possível observar que ambos os ambientes apresentam densa vegetação, porém o corpo d'água do ambiente colonial encontra-se eutrofizado.

Compreender a extensão do enriquecimento de nutrientes gerado por colônias de aves é essencial para a compreensão e conservação da biodiversidade, por permitir entender como os ambientes funcionam. O fluxo de matéria entre os ambientes aquáticos e terrestres, e seus impactos em zonas áridas e ilhas marinhas, já foi demonstrado em diversos estudos (Stapp *et al.*, 1999; Sánchez-Pinero & Polis, 2000). A realização de estudos semelhantes em ambientes distintos é importante para maior compreensão desses processos (Caut *et al.*, 2012). No entanto, são desconhecidos estudos realizados em ilhas estuarinas. O fluxo entre ambientes, como matas palustres e ambientes estuarinos, ainda carece desse tipo de informação, e a utilização de IE para rastrear o fluxo de matéria e energia carregada para o ambiente palustre, dentro de um estuário, mediado por aves, pode elucidar questões a respeito de como esse transporte altera a disponibilidade de recursos, e como isto afeta a estrutura trófica destas comunidades.

OBJETIVO GERAL

Determinar a influência da matéria transportada por aves coloniais estuarinas para o ambiente terrestre em diferentes grupos de organismos.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Verificar se o transporte realizado por aves aquáticas para dentro de uma colônia estuarina gera enriquecimento isotópico.
2. Verificar se há enriquecimento de $\delta^{15}\text{N}$ de cada compartimento (solo, plantas C3, invertebrados e aves terrestres) do ambiente de colônia, em comparação ao ambiente controle devido ao transporte.
3. Verificar se o enriquecimento gerado por aves aquáticas se mantém no ambiente de colônia mesmo durante o período não reprodutivo.
4. Determinar os padrões de dissipação da matéria estuarina ao longo dos níveis tróficos no ambiente terrestre insular.
5. Examinar a assimilação de matéria estuarina entre guildas de aves terrestres residentes e de guildas dos invertebrados.

HIPÓTESES

1. O transporte de matéria gera enriquecimento isotópico estuarino nos organismos da colônia.
2. Solo, plantas, invertebrados e aves residentes do ambiente de colônia serão enriquecidos em ^{15}N em comparação ao ambiente controle.
3. O enriquecimento terrestre mediado por aves coloniais no período reprodutivo estará presente no ambiente de colônia mesmo durante o período não reprodutivo.
4. A dissipação de matéria estuarina obtida em áreas de forrageio chegará até os níveis tróficos mais altos no ambiente de colônia.
5. A assimilação da matéria estuarina ocorrerá apenas no ambiente de colônia.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS DA INTRODUÇÃO GERAL

- Albertoni, E. F., Prellvitz, L. J. & Palma-Silva, C. (2007) Macroinvertebrate fauna associated with *Pistia stratiotes* and *Nymphoides indica* in subtropical lakes (South Brazil). *Brazilian Journal of Biology*, 67:499-507.
- Ávila, D. D., Benitez, E. A. C. & Ferrer-Sánchez, Y. (2019) Modelación del efecto de la reproducción colonial de *Bubulcus ibis* (Aves: Ardeidae) en el flujo de biomasa y energía de los manglares costeros. *Revista de Biología Tropical*, 67:784-809.

- Axmann, H. & Zapata, F. (1990) Stable and radioactive isotopes. In G. Hardarson (ed.), Training course series, no. 2. Use of nuclear techniques in studies of soil-plant relationship. International Atomic Energy Agency, Vienna, Austria, 9-23.
- Ballinger, A. & Lake, P. S. (2006) Energy and nutrient fluxes from rivers and streams into terrestrial food webs. *Marine and Freshwater Research*, 57:15-28.
- Bond, A. L. & Hobson, K. A. (2012) Reporting stable-isotope ratios in ecology: recommended terminology, guidelines and best practices. *Waterbirds*, 35:324-331.
- Britto, V. O. & Bugoni, L. (2015) The contrasting feeding ecology of great egrets and Roseate Spoonbills in limnetic and estuarine colonies. *Hydrobiologia*, 744:187-210.
- Caut, S., Angulo, E., Pisanu, B., Ruffino, L., Faulquier, L., Lorvelec, O., Chapuis, J., Pascal, M., Vidal, E. & Courchamp, F. (2012) Seabird modulations of isotopic nitrogen on islands. *PLoS ONE*, 7:e39125.
- Copertino, M, Seeliger, U. (2010) Hábitats de *Ruppia maritima* e de macroalgas. Chapter 8 in: Seeliger U, Odebrecht C, editors. O Estuário da Lagoa dos Patos: um século de transformações. Rio Grande, Brazil: FURG, p 91–98.
- Costa, C. S. B., Seeliger, U. & Kinas, P. G. (1988) The effect of wind velocity and direction on the salinity regime in the lower Patos Lagoon estuary. *Ciência e Cultura*, 40:909-912.
- Concini, M. V., Pereyra P. E. R., Garcia, A. M., Saint’Pierre, T. D., Ceni, G., Lugo, R., Fontoura, N. F., Vieira, J. P. & Albuquerque, C. Q. (2019) Use of freshwater by an estuarine-resident marine catfish: Evidence from gonadal and otolith chemistry analyses. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 99:1667-1674.
- Correa, S. B. & Winemiller, K. O. (2014) Niche partitioning among frugivorous fishes in response to fluctuating resources in the Amazonian floodplain forest. *Ecology*, 95:210-224.
- Day, J. W., Hall, C. S., Kem, W. M. & Yáñez-Arancibia, A. (1989) Estuarine ecology. New York, John Wiley and Sons.

- Dalerum, F., Hellström, P., Miranda, M., Nyström, J., Ekenstedt, J., & Angerbjörn, A. (2016) Network topology of stable isotope interactions in a sub-arctic raptor guild. *Oecologia*, 182:511-518.
- DeNiro, M. J. & Epstein, S. (1981) Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Ecology*, 45:341-351.
- Dias R. A., Maurício G. N. & Bugoni L. (2017) Birds of the Patos Lagoon Estuary and adjacent ocean waters, southern Brazil: species assemblages and conservation implications. *Marine Biology Research*, 13:108-120.
- Faria, F. A., Augusto S. C., Gianuca, D. & Bugoni, L. (2016) Cocoi heron (*Ardea cocoi*) connects estuarine, coastal, limnetic and terrestrial environments: an assessment based on conventional dietary and stable isotope analysis. *Estuaries and Coasts*, 39:1271-1281.
- Fariña, J. M., Salazar, S., Wallem, K. P., Witman, J. D. & Ellis, J. C. (2003) Nutrient exchanges between marine and terrestrial ecosystems: the case of the Galapagos sea lion *Zalophus wolfebaeckii*. *Journal of Animal Ecology*, 72:873-887.
- Franz, I., Agne, C. E., Bencke, G. A., Bugoni, L. & Dias, R. A. (2018) Four decades after Belton: a review of records and evidences on the avifauna of Rio Grande do Sul, Brazil. *Iheringia, Série Zoologia*, 108:e2018005.
- Frederick, P. C. (2002) Wading birds in the marine environment. In Schreiber, E. A., J. Burger (eds), *Biology of marine birds*. CRC Press, Boca Raton.
- Fry, B. (2006) *Stable Isotope Ecology*. New York: Springer.
- Garcia, A. M., Claudino, M. C., Mont'Alverne, R., Pereyra, P. E. R., Copertino, M. & Vieira, J. P. (2016) Temporal variability in assimilation of basal food sources by an omnivorous fish at Patos Lagoon Estuary revealed by stable isotopes (2010–2014). *Marine Biology Research*, 13:98-107.
- Garcia, A. M., Hoeninghaus, D. J., Vieira, J. P. & Winemiller, K. O. (2007) Isotopic variation of fishes in freshwater and estuarine zones of a large subtropical coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 73:399-408.

- Garcia, A., Vieira, J. P. & Winemiller, K. (2001) Dynamics of the shallow-water fish assemblage of the Patos Lagoon Estuary (Brazil) during cold and warm ENSO episodes. *Journal of Fish Biology*, 59:1218-1238.
- Gianuca, D. (2010) Ecologia reprodutiva de oito espécies de Ciconiiformes em uma colônia no estuário da Lagoa dos Patos. Dissertação de Mestrado em Oceanografia Biológica, FURG.
- Gonçalves-Jr., J. F., França, J. S. & Callisto, M. (2006) Dynamics of allochthonous organic matter in a tropical Brazilian headstream. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49:967-973.
- Green, A. J. & Elmberg J. (2014) Ecosystem services provided by waterbirds. *Biological Reviews*, 89:105-122.
- Hamer, K. C., Newton, R. J., Edwards, F. A., Benedick, S., Bottrell, S. H. & Edwards, D. P. (2015) Impacts of selective logging on insectivorous birds in Borneo: the importance of trophic position, body size and foraging height. *Biological Conservation*, 188:82-88.
- Horn, S., De la Vega, C., Asmus, R., Schwemmer, P., Enners, L., Garthe, S., Haslob, H., Binder, K. & Asmus, H. (2019) Impact of birds on intertidal food webs assessed with ecological network analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 219:107-119.
- Jacobs, S. M., Bechtold, J. S., Biggs, H. C., Grimm, N. B., Lorentz, S., McClain, M. E., Naiman, R. J., Perakis, S. S., Pinay, G. & Scholes, M. C. (2007) Nutrient vectors and riparian processing: a review with special reference to African semiarid savanna ecosystems. *Ecosystems*, 10:1231-1249.
- Junk, W. J., Bayley P. B. & Sparks R. E. (1989) The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 106:110-127.
- Kelly, J. F. (2000) Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal of Zoology*, 78:1-27.

- Keatley, B. E., Douglas, M. S. V., Blais, J. M., Mallory, M. L. & Smol, J. P. (2009) Impacts of seabird-derived nutrients on water quality and diatom assemblages from Cape Vera, Devon Island. Canadian High Arctic. *Hydrobiologia*, 691:191-205.
- Kolb, G. S., Jerling, L. & Hambäck, P. A. (2010) The impact of cormorants on plant-arthropod food webs on their nesting Islands. *Ecosystems*, 13:353-366.
- Korobushkin, D. I. (2014) Role of allochthonous carbon in the energy of terrestrial invertebrate communities at different distances from the black sea and a freshwater lake (isotopic evidence). *Russian Journal of Ecology*, 45:223-230.
- Lafage, D., Bergman, E., Eckstein, R. L., Osterling, E. M., Sadler J. & Piccolo, J. J. (2019) Local and landscape drivers of aquatic-to-terrestrial subsidies in riparian ecosystems: a worldwide meta-analysis. *Ecosphere*, 10:e02697.
- Layman, C. A., Araujo, M. S., Boucek, R., Hammerschlag-Peyer, C. M., Harrison, E., Jud, Z. R., Matich, P., Rosenblatt, A. E., Vaudo, J. J., Yeager, L. A., Post, D. M. & Bearhope, S. (2012) Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biological Reviews*, 87:545-562.
- Luz-Agostinho, K. D. G., Agostinho, A. A., Gomes, L. C. & Júlio-Júnior, H. F. (2008) Influence of flood pulses on diet composition and trophic relationships among piscivorous fish in the upper Paraná River floodplain. *Hydrobiologia*, 607:187-198.
- Martinelli, L. A., Ometto, J. P. H. B., Ferraz, E. S., Victoria, R. L., Camargo, P. B. & Moreira, M. Z. (2009) Desvendando questões ambientais com isótopos estáveis. São Paulo: Oficina de Textos.
- McCaffery, M. & Eby, L. (2016) Beaver activity increases aquatic subsidies to terrestrial consumers. *Freshwater Biology*, 61:518-532.
- Mizutani, H., Kabaya, Y. & Wada, E. (1985) Ammonia volatilisation and high $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ratio in a penguin rookery in Antarctica. *Geochemical Journal*, 19:323-327.
- Möller, O. & Fernandes, E. (2010) Hidrologia e hidrodinâmica. In *O Estuário da Lagoa dos Patos: um século de transformações*, ed. U. Seeliger, C. Odebrecht, 17-27. Rio Grande: FURG.

- Mont'Alverne, R., Pereyra, P. E. R., & Garcia, A. M. (2016). Trophic segregation of a fish assemblage along lateral depth gradients in a subtropical coastal lagoon revealed by stable isotope analyses. *Journal of Fish Biology*, 89:770-792.
- Nakano, S. & Murakami, M. (2001) Reciprocal subsidies: dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98:166-170.
- Onuf, C. P., Teal, J. M. & Valiela, I. (1977) Interactions of nutrients, plant growth and herbivory in a mangrove ecosystem. *Ecology*, 58:514-526.
- Pardini, R., de Souza, S. M., Braga-Neto, R. & Metzger, J. P. (2005) The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic Forest landscape. *Biological Conservation*, 124:253-266.
- Pereira, A. L. & Benedito, E. (2007) Isótopos estáveis em estudos ecológicos: métodos, aplicações e perspectivas. *Revista Biociências*, 13:16-27.
- Pereyra, P. E. R., Mont'Alverne, R. & Garcia, A. M. (2016) Carbon primary sources and estuarine habitat use by two congeneric ariid catfishes in a subtropical coastal lagoon. *Zoologia*, 33:e20150075.
- Peterson, B. J. & Fry, B. (1987) Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18:293-320.
- Polis, G. A., Anderson, W. B. & Holt, R. D. (1997) Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28:289-316.
- Polis, G. A. & Hurd, S.D. (1996) Linking marine and terrestrial food webs: allochthonous input from the ocean supports high secondary productivity on small islands and coastal land communities. *American Naturalist*, 147:396-423.
- Possamai, B., Hoetinghaus, D. J., Odebrecht, C., Abreu, P. C., Moraes, L. E., Santos, A. C. A. & Garcia, A. M. (2020) Freshwater inflow variability affects the relative importance of allochthonous sources for estuarine fishes. *Estuaries and Coasts*, 43:880-893.

- Quintela, F. M., Corrêa, F., Pinheiro, R. M. & Loebmann, D. (2018) Ichthyofauna of Marinheiros Island, Patos Lagoon estuary, southern Brazil. *Biota Neotropica*, 18:e20170430.
- Quintela, F. M., Neves, L. F. M., Medvedovisky, I. G., Santos, M. B., Oliveira, M. C. L. M. & Figueiredo, M. R. C. (2009) Relação dos anfíbios da Ilha dos Marinheiros, estuário da Lagoa dos Patos, Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Biociências*, 7:231-233.
- Root, R. B. (1967) The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs*, 37:317-350.
- Rounick, J. S. & Winterbourn, M. J. (1986) Stable carbon isotopes and carbon flow in ecosystems: measuring ^{13}C to ^{12}C ratios can help trace carbon pathways. *BioScience*, 36:171-177.
- Sánchez-Piñero, F. & Polis, G. A. (2000) Bottom-up dynamics of allochthonous input: direct and indirect effects of seabirds on islands. *Ecology*, 81:3117-3132.
- Savage, C. (2019) Seabird nutrients are assimilated by corals and enhance coral growth rates. *Scientific Reports*, 9:4284.
- Schäfer, A. (1992) Ecological characteristics of the coastal lakes in southern Brazil: a synthesis. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 4:111-122.
- Scherer, J. F. M., Scherer, A. L. & Petry, M. V. (2010) Estrutura trófica e ocupação de hábitat da avifauna de um parque urbano em Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. *Biotemas*, 23:169-180.
- Schindler, D. E. & Smits, A. P. (2016) Subsidies of aquatic resources in terrestrial ecosystems. *Ecosystems*, 20:78-93.
- Schwarzbold, A. & Schäfer, A. (1984) Gênese e morfologia das lagoas costeiras do Rio Grande do Sul-Brasil. *Amazoniana*, 9:87-104.
- Spano, S., Belem, A. L., Doria, R. N., Zucchi, M. R., Souza, J. R. B., Costa, A. B., Lentini, C. A. D. & Azevedo, A. E. G. (2014) Application of organic carbon and nitrogen stable isotope and C/N ratios as source indicators of organic matter of Nova

- Viçosa–Caravelas estuarine complex, southern Bahia, Brazil. *Brazilian Journal of Geology*, 44:13-21.
- Stapp, P., Polis G. A. & Sánchez-Piñero, F. (1999) Stable isotopes reveal strong marine and El Nino effects on island food webs. *Nature*, 401:467-469.
- Stapp, P. & Polis, G. A. (2003) Influence of pulsed resources and marine subsidies on insular rodent populations. *Oikos*, 102:111-123.
- Tischendorf, L. & Fahrig, L. (2000) On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos*, 90:7-19.
- Vieira, E. F. (1983) Rio Grande: geografia física, humana e econômica. Porto Alegre: Sagra.
- Vieira, J. P., Garcia, A. M., Moraes, L. A assembleia de peixes. In: Seeliger & Odebrecht. (Org.). O Estuário da Lagoa dos Patos: um século de transformações. 1ed., Rio Grande: FURG, 2010, v. 1, p. 1-180.
- Villegas, M., Soos, C., Jiménez-Uzcátegui, G., Matan, S. & Hobson, K. A. (2021) Isotopic niche segregation among Darwin's finches on Santa Cruz Island, Galápagos. *Diversity*, 13:147.
- Waechter, J. L. (1990) Comunidades vegetais das restingas do Rio Grande do Sul. In II Simpósio de Ecossistemas Brasileiros. Watanabe, s. (Coord.). ACIESP, São Paulo, 3:228-248.
- Weller, M. W. (1999) Wetland birds. Cambridge University Press, Cambridge.

CAPÍTULO 1

**Colonial waterbirds provide persistent subsidies to swamp forests along an
estuarine island food chain**

Manuscrito formatado de acordo com as normas da revista *Oecologia*.

Colonial waterbirds provide persistent subsidies to swamp forests along an estuarine island food chain

Felipe Caseiro-Silva¹, Fernando Azevedo Faria¹, Cindy Tavares Barreto¹, Cíntia Negrine Fernandez¹, Leandro Bugoni¹,

¹Laboratório de Aves Aquáticas e Tartarugas Marinhas (LAATM-FURG), Universidade Federal do Rio Grande-FURG, Rio Grande, Brazil

Author contributions: FCS and LB formulated the idea and developed the methodology. FCS, LB, FF, CB and CNF carried out the fieldwork. FCS, LB and FF analyzed the data. FCS wrote the manuscript. CB, CNF, FF and LB offered editorial advice.

Abstract

Due to their high mobility, large vertebrates act as good transporters of matter and energy. Waterbirds congregate in colonies to breed, while feed for themselves and chicks in surrounding aquatic and terrestrial environments, promoting nutritional pulses to the terrestrial environment. In the Lagoa dos Patos estuary, southern Brazil, a swamp forest on an estuarine island is used as a colony by spoonbills and seven species of herons. At this site, soil, plant, invertebrate, and tissue samples were collected from land birds and compared to the same organisms in a control swamp forest, with no colony. Generalized linear models indicated that $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values show positive effects when compared to the control area (spatial effect). The enrichment provided during the active colony period persists, well after the breeding period, especially for $\delta^{15}\text{N}$ which was higher in all compartments (temporal effect). Moreover, the enrichment of $\delta^{15}\text{N}$ occurred along the entire trophic chain (vertical effect) in the colony environment, including different guilds of invertebrates and land birds. For $\delta^{13}\text{C}$, on the other hand, the enrichment seems to lose strength, and factors such as trophic guild are shown to have greater explicability on values than site, especially in birds. Bayesian mixture models with terrestrial vs. estuarine endpoints demonstrated that all organisms from both colony and control environments had assimilated estuarine matter. Detritivorous invertebrates showed greater assimilation when compared to other guilds. This study demonstrates that nutrient-rich environments, such as palustrine forests, benefit from nearby aquatic and estuarine subsidies, and are nutritionally enriched in several dimensions.

Keywords: Allochthonous Matter; Biological Vectors; Lateral Transport; Stable Isotopes; Trophic Guilds

Introduction

Highly mobile and migratory animals, especially larger vertebrates, act as good transporters of matter and energy between environments (Polis et al. 1997; Korobushkin 2014) because mobility is associated with transport capacity (Fariña et al. 2003). Organisms with low mobility have limitations when encountering physical barriers, compared to highly mobile animals, such as birds and mammals, which tend to easily overcome ecosystem barriers (Fariña et al. 2003). Classic examples of flows between aquatic and terrestrial ecosystems are those promoted by bears, which transport salmon to forested environments on the shores during migration from sea to rivers (Hilderbrend et al. 1999), or waterbirds, which forage at sea, rivers, and lakes, but breed in colonies on land (Polis et al. 1997), where they carry part of the ingested and assimilated matter (Keatley et al. 2009).

Waterbirds are group together in colonies to increase protection from predators, in locations chosen because they have food for themselves and their young in nearby areas (Frederick 2002; Keatley et al. 2009; Britto and Bugoni 2015). Pelecaniformes (herons, spoonbills, and ibises), have a dependence on shallow aquatic environments for feeding and breeding (Frederick 2002). Foraging in the shallow environments adjacent to colonies results in flow from the aquatic to the terrestrial environment (Green and Elmberg 2014; Faria et al. 2016) with temporally and spatially intense inputs, characteristic of nutrient pulses. The intensity of matter and energy input, as well as spatial and temporal variation (Polis et al. 1997), influence the receiving biological communities as well as on the water and soil of the receiving environment (Polis et al. 1997; Keatley et al. 2009). The flow initially occurs through the deposition of guano, which can positively and rapidly impact the primary productivity and diversity of sites (Green and Elmberg 2014), both terrestrial and aquatic. This occurs because guano is rich in essential nutrients for producers, such as nitrogen and phosphorus, and thus increases primary productivity and generates impacts at the base of the trophic chain, which can propagate throughout the trophic web (Polis et al. 1997; Kolb et al. 2010). In this way, there is an increase in the nutritional quality of primary producers, transferring this nutritional load successively along the trophic chain (Caut et al. 2012; Savage 2019). In addition to guano, waterbirds also transfer matter and energy through nest building material, feathers, eggs, regurgitated food, and carcasses (Polis et al. 1997; Caut et al. 2012). In this way, bird colonies alter the dynamics of the local trophic web, influencing the population of detritivorous scavengers and predators, which feed on

animal matter (Sánchez-Piñero and Polis 2000; Caut et al. 2012). In this scenario, the transport of aquatic resources carried out by birds constitutes a key process for island trophic webs, often able to maintain the biodiversity of these sites (Sánchez-Piñero and Polis 2000; Green and Elmberg 2014).

Analysis of matter fluxes between environments elucidates questions regarding how organisms cope with pulses (Correa and Winemiller 2014). In this context, stable isotope analysis (SIA) is a useful tool for tracking transported matter and provide information about its impact on environments (Horn et al. 2019). Carbon ($\delta^{13}\text{C}$), allows tracking of matter flowing between ecosystem compartments, as plants with a C3 photosynthetic pathway exhibit distinct $\delta^{13}\text{C}$ values compared to C4 pathway plants (Fry 2006). The tissue of the consumers shows similar values to their food source, i.e. little isotopic discrimination along the trophic chain, which makes it possible to analyze the carbon source used (DeNiro and Epstein 1978; Stock et al. 2018) and thus determine whether there is input from external sources. Therefore, it is possible to infer the flow of matter through $\delta^{13}\text{C}$ analysis whenever there are isotopic differences in the composition of primary producers. In addition, strategies such as grouping organisms into trophic guilds, i.e. groups that exploit the same class of resources (sensu Root 1967), associated with isotopic analyses, makes it possible to verify the use of resources, according to the food preference of consumer groups (Layman et al. 2012; Hamer et al. 2015; Navarro et al. 2021; Villegas et al. 2021).

On the other hand, the $\delta^{15}\text{N}$ values are useful indicators of the trophic level of the organism in the environment where they live. This occurs because at each transfer between the food and the consumer, an accumulation of ^{15}N occurs in tissues, generating a 2‰ to 5‰ increase in $\delta^{15}\text{N}$ values in the consumer tissue relative to the previous trophic level (DeNiro and Epstein 1981; Peterson and Fry 1987). In addition, $\delta^{15}\text{N}$ values may be indicative of the assimilation of the nutrient load deposited by waterbirds in the receiving environment (Caut et al. 2012). Because colonial piscivorous birds occupy high trophic levels, their excreta are enriched in ^{15}N , relative to lower trophic levels (Caut et al. 2012). Several studies of plants, birds, rodents, arthropods, and lizards on marine islands occupied by bird colonies have demonstrated increased $\delta^{15}\text{N}$ of these groups relative to islands without colonies (e.g., Stapp et al. 1999; Stapp and Polis 2003; Caut et al. 2012). These studies have shown that transported allochthonous matter can be accessed by organisms living in the receiving environment (Savage 2019). There are several studies on the flux of matter in marine islands and arid

environments, which are typically poor environments and thus dependent on the allochthonous subsidy of energy and matter (e.g. Stapp et al. 1999; Sánchez-Pinero and Polis 2000; Kolb et al. 2010; Savage 2019). However, swamp forest regions and estuarine island environments, which have high productivity, still lack studies. Studies in distinct environments, in particular the effects of bird-mediated transport to non-oligotrophic receptor environments, is important to better understand these processes in environments with distinct characteristics (Caut et al. 2012). In this context, the present work aims to analyze patterns of matter dissipation mediated by waterbirds in a large colony and incorporated by organisms in the terrestrial environment in an estuarine island in Lagoa dos Patos, southern Brazil. Specifically, we hope to demonstrate that: i) birds carry energy and matter obtained from foraging areas to their nesting areas; ii) soil, plants, invertebrates and resident land birds from the colony environment will be enriched in ^{15}N compared to the control environment; iii) terrestrial enrichment mediated by colonial birds in the breeding season will be present in the colony environment latter on, during the non-breeding season; iv) the intense pulse of aquatic/estuarine matter dissipation will reach the highest trophic levels in the colony environment.

Materials and methods

Study area

This study was conducted on Marinheiros Island, located in the Patos Lagoon estuary, southern Brazil (Fig. 1). This is the largest island in the estuary, composed of wetlands, shallow lakes, dune ridges and sandy mats, and swamp forests (Quintela et al. 2009). The climate of the region is temperate subtropical, with minimum and maximum temperatures ranging from 9.5 °C to 27 °C, respectively (Vieira 1983). Higher precipitation occurs between July and September, with an annual average of 1522 mm (Vieira 1983). The colony of Pelecaniformes on Marinheiros Island is occupied by seven species of herons (Ardeidae): great egret *Ardea alba*, cocoi heron *Ardea cocoi*, cattle egrets *Bubulcus ibis*, little blue egret *Egretta caerulea*, little egret *Egretta thula*, black-crowned night-heron *Nycticorax nycticorax*, yellow-crowned night-heron *Nyctanassa violacea*, as well as roseate spoonbills *Platalea ajaja* (Threskiornithidae) (Gianuca 2010). Occupancy of the colony, with the exception of cocoi herons that uses the site year-round, occurs from late August to March (Gianuca 2010). The area is

approximately 150 × 100 m, separated from the estuarine environment by an approximately 70 m wide strip of *Scirpus giganteus* (Gianuca 2010). The colony area is predominantly composed of tree species with a C3 photosynthetic cycle (Faria et al. 2016), such as *Erythrina crista-galli*, *Schinus terebinthifolius* and *Ficus cestrifolia*.

Approximately 5 km from the colony area, on the opposite shore of the island, a swamp forest without waterbird colonies or roosts was chosen as a control area (Fig. 1), because of its floristic characteristics and similar proximity to the estuary shore. This area is 600 × 200 m, separated from the lagoon margin by a saltmarsh with a predominance of ferns *Acrostichum danaeifolium* and *Cyperus* spp. It also presents a predominance of C3 plant species, such as *S. terebinthifolius*, *E. crista-galli*, and large *Ficus* spp.. The colony and control areas are isolated from each other, even for the most mobile organisms such as land birds, demonstrated by individually marked birds in two years, without recapture between areas.

Sampling

Sampling occurred in two summers and two winters (2018 and 2019), corresponding to periods with and without waterbird breeding, respectively. Soil collection occurred in triplicate in each of the study environments at each sampling season. Soil samples were stored in plastic vials and frozen until preparation for isotopic analysis. Two to three buds of plants with C3 photosynthetic cycle (*A. danaeifolium*, *Crocasmia crocosmiiflora*, *Dioscorea* sp., *E. crista-galli*, *Heteranthera reniformis*, and *Hibiscus diversifolius*), predominant in both environments, were collected in each sampling period, stored in plastic bags and kept frozen until identification and preparation for isotopic analysis. Plants were identified using guides (Sobral 2006; Sobral et al. 2012) and with the help of specialists from the Floristics Laboratory - FURG.

Abundant invertebrates at both sampling sites were collected individually with tweezers by actively searching the soil and vegetation. After collection, they were stored in plastic jars and frozen until preparation for analysis. *Armadillidium* sp., *Camponotus* sp. ants, *Lycosa* sp., Scolopendridae and *Trichonephila clavipes* spiders were identified with support from experts.

In each sampling 30 individuals of various land bird species were captured in each study area (colony and control). Captures occurred using 6 mist nets (30 mm mesh size), 12 m long. After capture, birds were identified (Narosky and Yzurieta 2011; Timm and Timm 2016) and a few drops of blood were collected from the brachial artery

using a hypodermic syringe (Supplementary Material Table S1). Birds were individually marked with metal rings to avoid resampling, and released in the same area..

Stable Isotope Analysis (SIA)

Soil samples were oven-dried at 60 °C, ground with the aid of pistil and grail, acidified with 10% hydrochloric acid (HCL) to remove carbonates, washed in distilled water and oven-dried, and then weighed (2 mg) for isotopic analysis (Levin and Currin 2012). Plant tissues were washed with distilled water, dried in an oven for 24 h and then macerated using a pistil and graal and weighed (3 mg). Collected invertebrates had the entire body prepared for isotopic analysis, often by pooling several individuals, due to their small size. Because lipid-rich tissues are depleted in ^{13}C , lipids were extracted from samples in a Soxhlet apparatus, for 6 h, using petroleum ether as solvent (Bugoni et al. 2010). The samples were subsequently freeze-dried for 24 h, homogenized and weighed (1 mg) (Mancini and Bugoni 2014). Blood samples were freeze-dried for 24 h and weighed (0.7 mg). All samples were packed in tin capsules for analysis in an Isotope Ratio Mass Spectrometer (IRMS), coupled to an elemental analyzer, at the Integrated Analysis Center, Federal University of Rio Grande - FURG (CIA-FURG, Brazil). The internal laboratory standards (glutamic acid, caffeine and acetanilide) had a standard deviation of 0.1‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and 0.4‰ for $\delta^{15}\text{N}$.

Values were expressed by δ notation, in parts per thousand (‰), according to the equation proposed by Bond and Hobson (2012):

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

The standards used were VPDB (Vienna Pee Dee Belemnite limestone) for carbon and atmospheric air N_2 for nitrogen.

Data analysis

The $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values were used to estimate contributions of estuarine and terrestrial matter in primary and secondary consumers of the colony environment in each of the seasons (summer and winter), as well as to verify how each trophic guild of birds and terrestrial invertebrates assimilated the allochthonous matter. To determine whether

there is vertical dissipation, i.e. along trophic levels, Bayesian isotopic mixing models were generated in R software using the ‘*simmr*’ package (Parnell and Inger 2016). As sources representing the terrestrial environment, we used the mean isotopic values of C3-cycle leaf buds from the control environment of each station, as the vegetation in the colony environment is under estuarine influence. As sources referring to nutrient input mediated by colonial birds, and potentially representing values from estuarine organisms, mean isotopic values of blood from great egret and cocoi heron (Britto and Bugoni 2015; Faria et al. 2016), both waterbirds present in the colony, were used. To evaluate assimilation, the trophic guilds of the organisms were used. The bird guilds were grouped according to classifications found in the literature as frugivores (feeding predominantly on fruits); granivores (predominantly seeds); insectivores (predominantly insects); omnivores (feeding on fruits, arthropods and small vertebrates); nectarivores (feeding on nectar). In addition, they were classified according to the habitat used as restricted habitat within the forest(RH); broad habitat (BH) (i.e., that feed both inside and outside the forest); migratory with restricted habitat (MRH), i.e., that live part of the year in the forest, where they feed; and migratory of broad habitat (MBH), i.e., that are not present in the region in winter, but in summer they feed both inside and outside the forest.

Invertebrates were grouped as to trophic guilds according to the literature (Oelbermann and Scheu 2002; Ronque 2003; Montesanto and Cividini 2017), into omnivorous-detritivorous, omnivorous, and carnivorous. The birds used in the mixing models were classified into the insectivorous and omnivorous trophic guilds, due to being the groups present in both environments with sufficient number of individuals for the analysis. Mixture models were constructed for each trophic guild of invertebrates and birds. As the source values in 2018 and 2019, did not differ between seasons and between areas ($p>0.05$), the consumers from the 2018 and 2019 seasons, were grouped into a single year. Trophic discrimination factors (TDF) source-consumer used for ΔC and ΔN , were selected according to the diet and tissue of the consumers (Supplementary Material Table S2).

To evaluate isotopic variation in soil samples, producers (C3 plants) and consumers (invertebrates and land birds), generalized linear models - GLMs (McCullogh and Searle 2001), were performed for $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$ values, except for plants, for which only $\delta^{15}N$ values were analyzed, as plants obtain carbon from

atmospheric air (Table 1). The factors used in all models were: site (2 levels - colony and control); season (2 levels - winter and summer); year (2 levels - 2018 and 2019). In addition, for plants, the species factor was included (6 levels - *A. danaeifolium*, *C. crocosmiiflora*, *Dioscorea* sp., *E. crista-galli*, *H. reniformis* and *H. diversifolius*). For invertebrates, the guild factor was included (3 levels - carnivores, omnivores, and omnivore-detritivores). For birds, the guild factors (5 levels - frugivore, granivore, insectivore, nectarivore, omnivore) and feeding area (4 levels - forest-restricted feeding area (RH); broad feeding area (BH); restricted feeding area migrants (MRH); broad feeding area migrants (MBH) were included. Several interactions among the factors were tested, subsequently keeping the statistically significant interactions with the best AIC of the model. The results of the GLMs had the residuals analyzed with ANOVA, to obtain the percentage of variation explained by the full model and by each factor.

Results

Spatial dissipation

Breeding waterbirds in the colony environment promoted nitrogen enrichment, as demonstrated by the strong effect in the GLM with $\delta^{15}\text{N}$ values (Table 1; Supplementary Material Table S2). The input of matter into the colony environment from, or mediated by, waterbirds was demonstrated when compared to the control site, for all ecosystem compartments soil, plants, invertebrates, and terrestrial birds (Table 1). The variable 'site' was significant, and the explicability in the variance of the data was 79%, 22%, 61%, and 15% for the models developed for soil, plant, invertebrate, and land bird data, respectively (Table 1). These results indicate enrichment by guano, tissues from birds and their prey, from estuarine areas, or nutrients with high $\delta^{15}\text{N}$ values, in the swamp forest, from soil to terrestrial birds (Fig. 2). The isotopic values of the organisms in the colony were graphically positioned in the upper region of the graph when compared to the control environment (Fig. 3a, c), reinforcing the enrichment by ^{15}N in this environment.

For $\delta^{13}\text{C}$ values, the 'colony' factor showed positive effects in the soil and land bird models. Despite this, there were negative effects on invertebrates for $\delta^{13}\text{C}$ (Supplementary Material Table S4). ANOVA of these models indicated that the 'colony' site explained the variation in $\delta^{13}\text{C}$ values by 26% for soil and 15% for birds (Table 2). For invertebrates the effect was opposite to the other compartments and,

although significant, the explicability of site was only 2.4% of the variation in data (Table 2). These results show a smaller difference in carbon when compared to nitrogen, but that can still be noticed in soil and bird tissues from the colony environment compared to the control area (Fig. 4).

Temporal dissipation

Temporal variation in $\delta^{15}\text{N}$ values (with and without waterfowl breeding, i.e. summer vs. winter) occurred only in invertebrates, with the season level ‘winter’ showing negative effects. The interaction between the factors ‘area’ and ‘season’, showed a positive effect on the colony in winter (Supplementary Material Table S3). Despite this, the ANOVA of this model did not show statistically significant for the season effect, but maintained significance in the interaction, although with low explicability, of only 2% (Table 1). These results indicate that soil, plants and land birds tend to maintain isotopic values, even in winter when waterbirds are absent, several months after the end of breeding. This pattern is corroborated graphically, as during winter the isotopic values of organisms from the colony environment maintained their positions at the top of the graph, thus indicating ^{15}N enrichment, when compared to the control (Fig. 3b, d). This shows that the nutrient pulse from the active colony is maintained throughout the year in the environment.

For $\delta^{13}\text{C}$ values, the only group that showed a significant difference in GLMs was land birds, which showed negative effects for the factor ‘season’ (Supplementary Material Table S4). In addition, the interaction between ‘area’ and ‘season’ showed positive effects. The ANOVA of the GLMs resulted in an explicability of the variation in the data of 2.2% for the season factor and 6.1% for the ‘area*season’ interaction (Table 2). Thus, there is a tendency for a reduction in $\delta^{13}\text{C}$ values in tissues of land birds during winter in the colony. However, even with this reduction, birds in the colony area continued to have higher values than those in the control during this period (Fig. 4).

Dissipation along the trophic chain (vertical)

Soil, vegetation, and invertebrates showed positive effects on $\delta^{15}\text{N}$ values in the colony area (Supplementary Material Table S3). In addition, plant species showed positive effects when compared to those in the control area. The positive effects occurred for both *Dioscorea* sp. and *C. crocosmiiflora*, i.e., both herbaceous plants and trees respond positively to nitrogen enrichment from allochthonous sources in the colony. The

ANOVA of the vegetation model with $\delta^{15}\text{N}$ values resulted in an explicability of 32.2% for the 'species' factor, and 22.3% for the 'area' factor (Table 1). Terrestrial birds showed positive effects, but despite this, the group of migratory birds of broad habitat (MBH), had negative effects on values. The ANOVA showed an explicability of 14.8% for the 'area' factor and 3.3% for the 'habitat' used by birds (Table 1). These results indicate that enrichment in the colony environment reaches up to the higher trophic levels of the environment.

For carbon isotopes, colony area showed positive effects for soil values and negative effects for invertebrate values. The omnivore-detritivore invertebrate guild had positive effects on values (Supplementary Material Table S4). ANOVA of these models resulted in 26.8% explicability for values in the colony soil. For invertebrates, area showed 2.4% of explicability, while guild showed 22% explicability of the variations in $\delta^{13}\text{C}$ values (Table 2). For birds, there was a positive effect on the mean $\delta^{13}\text{C}$ values compared to control. Nevertheless, similar to the result found for $\delta^{15}\text{N}$, there was a negative effect on migratory birds that do not exclusively use the colony forest for feeding (WFM). ANOVA indicated explicability of 3.2% and 8.1% for the 'habitat' and 'guild' factors, respectively (Table 2). The 'area' factor did not vary significantly. Similar to the result found for $\delta^{15}\text{N}$ values, the allochthonous carbon load seems to dissipate along the trophic web, but in the group of land birds, other factors seem to have a greater influence.

Bayesian mixture models

Bayesian mixture models with two endpoints - one terrestrial and one estuarine - showed that all consumers in both the control and colony environments have isotopic signature in their tissues from estuarine sources, or from other sources with values similar to those in the estuary (Fig. 5). The highest probability of assimilation of estuarine matter in tissues of invertebrates in the colony and control environments, respectively, were 45.7% to 40.5% (omnivores), 58.5% and 40.5% (omnivore-detritivores), and 51.6% and 37.1% (carnivores). Whereas for land birds, the highest probability of assimilation of estuarine matter in the colony and control environments were 35% and 37.4% (insectivores) and 44.2% and 36.8% (omnivores), respectively. Omnivorous-detritivorous invertebrates showed higher assimilation of estuarine source than terrestrial source in the colony environment in both seasons. Carnivorous invertebrates, on the other hand, showed greater assimilation of estuarine matter than

terrestrial sources in the colony only in summer. The other groups (omnivorous invertebrates, omnivorous birds, and insectivorous birds) showed greater assimilation of terrestrial matter compared to estuarine matter, even when sampled in the colony area (Fig. 5). Nevertheless, carnivorous invertebrates, omnivorous, omnivorous-detritivorous, and omnivorous birds, showed higher probability of assimilation from estuarine source when compared to the control site. Distinct from the previous results, the insectivorous bird group was the only group that showed lower estuarine source assimilation in the colony environment when compared to the control environment (Fig. 5).

Discussion

Analyses on several dimensions - spatial, temporal and along the trophic chain – and in different compartments of the colony and control area swamp forest ecosystems demonstrated that nutrient transport promoted by herons and spoonbills subsidizes the environment and the whole trophic web. This study demonstrates that the colony environment is enriched in ^{15}N and ^{13}C compared to the control environment, although this occurs to a lesser degree for ^{13}C (spatial dissipation). Resources remain in the environment even after the breeding season of waterbirds, demonstrating that the nutritional load deposited a pulse during spring-summer is a key resource for the trophic web of the swamp forest long afterwards (temporal dissipation). Furthermore, vertical analyses, along the trophic chain have shown that enrichment reaches the higher trophic levels. However, there are other important factors, such as the influence of the trophic guild and habitat feeding. Omnivore-detritivore invertebrates, for example, tend to be more enriched compared to other invertebrate groups. These results may indicate that because they are detritivorous, and consume available soil matter, they directly access the matter transported to the colony by waterbirds, assimilating more estuarine matter compared to other invertebrate guilds. Furthermore, migratory birds with large habitats showed lower isotopic values, and lower assimilation of estuarine matter when compared to other bird groups. This indicates that because they are migratory and not restricted to the colony forest, they use less enriched food resources, and therefore their tissues are less isotopically enriched when compared to the other groups of birds in the colony forest.

Spatial dissipation

The $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values in organisms and soil of the colony environment were higher compared to the control environment. Thus, the results indicate that local isotope enrichment occurs in the colony, mediated by waterbirds that breed there. The use of carbon isotope as a marker of matter flux in estuarine environments is infrequently used and often not recommended (e.g. Spano et al. 2014). Studies that analyzed estuarine aquatic environments concluded that the environment was depleted in ^{13}C (Barros et al. 2010; Pereyra et al. 2016). This occurs because these environments constantly receive terrestrial matter that runs off into the water, causing the environments' values to approach terrestrial values (Spano et al. 2014). Despite this, in the present study significant differences in $\delta^{13}\text{C}$ values were found between soil and birds in the colony environment when compared to the control, with colony organisms having more positive values, thus demonstrating its importance as a natural marker, complementary to nitrogen. The results demonstrate, therefore, that it is possible to detect ^{13}C enrichment generated by transport of estuarine matter to terrestrial environments, even when the receiving environment is very productive, as in swamp forests. Additionally, the regular breeding of herons at the site, year after year, can lead to saturation of the environment, making it isotopically well-marked. Similarly, $\delta^{15}\text{N}$ values in the soil, vegetation, invertebrates and birds in the colony environment showed higher values when compared to the control area. Other studies, conducted in oligotrophic receiving environments, demonstrate that bird colonies, through the deposition of guano and matter, tend to enrich the receiving environment (Polis et al. 1997; Kolb et al. 2010; Caut et al. 2012; Savage 2019). In the present study, enrichment was shown to also occur in a productive receptor environment, such as swamp forests. This probably occurs due to the intensity of load, with recurrent breeding at the same place, mediated by large and numerous large-sized waterbirds.

Because they occupy high trophic levels, predatory waterbirds have excreta enriched in ^{15}N (Caut et al., 2012). Thus, the guano and the deposited matter enriched in nitrogen are accessed by organisms of low trophic levels in the terrestrial environment, generating a cascade of enrichments upward in all higher trophic levels. Despite this, the study indicates that this deposit is distributed widely throughout the colony region, as everything from soil to vertebrates seems enriched. This spatial distribution in the colony environment occurs through biotic and abiotic vectors (Green and Elmberg 2013; Schindler and Smits, 2016; Griffiths et al. 2018; Gaiotto et al. 2020), with water-

saturated soil probably playing a key role, similar to water runoff in oligotrophic tropical islands (e.g. Sánchez-Piñero and Polis 2000; Gaiotto 2018).

Temporal dissipation

The $\delta^{15}\text{N}$ values were lower only for invertebrates compared to the control, while soil, plants, and land birds maintained or increased values even during winter, without the presence of the colonial waterbirds. This indicates that the pulse is so intense that the enrichment of the environment persists in the soil and vegetation. Similar studies on marine islands also indicate that once vegetation is isotopically enriched, the marine signature persists in terrestrial consumers, even in periods with no colonial seabirds presence (Stapp and Polis 2003; Caut et al. 2012; McLoughlin et al. 2016).

For $\delta^{13}\text{C}$ values, only land birds had a negative effect during the winter, although the demonstrable effect of estuarine input was smaller than that shown for $\delta^{15}\text{N}$. It is expected that with the pause in the matter input pulse, the enrichment loses strength and does not reach the higher trophic levels, such as birds. However, for both isotopes there is an indication that outside reproductive periods the soil and vegetation enable organisms in the environment to continue using matter of allochthonous origin. Other studies reinforce that guano carried by birds has the ability to enrich producers in the environment (Shatova et al. 2017; Savage 2019). However, plants obtain their carbon from atmospheric air and therefore the ^{13}C enrichment does not affect producers, but only the organisms that feed on carcasses of herons that die on the colony and food remains carried from the estuary. The $\delta^{13}\text{C}$ values of these organisms are derived from their feeding and reflect the values at the base of the trophic chain, i.e. producers (Craig 1953; DeNiro and Epstein 1978). Therefore, since vegetation carbon values are independent of the allochthonous input, carbon enrichment ends up being of limited influence on the trophic web. Nevertheless, even during winter, the colony presents higher carbon values when compared to winter in the control area, demonstrating the persisting temporal enrichment from waterbirds.

Additionally, the results demonstrate the depletion of ^{13}C in invertebrates in 2018 when compared to 2019. The results of the study may indicate that the dissipation of matter during winter in 2019 may have been influenced by El Niño, when longer periods of rainfall occur (Ciotti et al. 1995). The region is composed of palustrine forest, which has a characteristic of flooding at certain times of the year (Waechter 1990).

Other studies corroborate that part of the nutrient distribution in the environment is driven during flooded and wet periods (Schindler and Smits 2016; Li et al. 2017). This may indicate that in addition to transport by biotic vectors, abiotic factors such as rainfall and periods of flooding also contribute to the temporal dissipation of transported nutrients, similar to what occurs in oligotrophic environments (Gaiotto 2018).

Vertical dissipation and trophic guilds

Estuarine-derived nutrients were identified in the soil and tissues of all groups of organisms analyzed in the colony environment, and ^{15}N and ^{13}C enrichments were higher in the colony compared to the control. This indicates a link between the bird colony and the local trophic web, with dependence of the latter on allochthonous nutrient inputs from waterbirds. Both herbaceous plants and trees are enriched by the input of estuarine matter, with no significant differences between them. Only the fern group did not show significant enrichment in the colony environment, compared to the control. However, this plant group was collected at the extremities of the colony region, which may indicate that as the distance from the site of direct influence occurs, where there is a concentration of nests, the enrichment loses intensity. Similarly, other studies have also shown that distance from the source of matter, whether rivers, ocean, or colonies, is important for the dissipation of the isotopic signature (Caut et al. 2012; Korobushkin 2014; Gaiotto 2018).

In primary consumers, the average enrichment was maintained, when compared to soil and vegetation. However, when we separated into trophic guilds we observed differences in the assimilation of estuarine matter. Omnivorous invertebrates (ants) of the genus *Camponotus*, which feed predominantly on plant matter, invertebrates and fruits (Ronque et al. 2018), show reduced levels of estuarine matter assimilation during winter. The same occurred in carnivorous invertebrates, which do not feed directly on producers but have isotopic signatures of their prey (DeNiro and Epstein 1978). Nevertheless, in omnivorous-detritivorous groups (garden armadillos) opposite results were found, indicating enrichment during winter. From these results, it is suggested that omnivore-detritivores feed on sources other than matter from producers and local organisms, such as dead young and food scraps carried by birds (Markwell and Daugherty 2002). Furthermore, the fact that these organisms have isotopically enriched tissues during the winter may indicate that the guano and matter that is deposited during the colony's period of occurrence is distributed throughout the soil of the environment

(Schindler and Smits 2016; Polis et al. 1997; Savage 2019), becoming accessible to detritivorous organisms at a later time.

On the other hand, at higher trophic levels, terrestrial birds had enrichment in their blood of both ^{15}N and ^{13}C . However, assimilation between the trophic guilds of insectivorous and omnivorous birds indicated that insectivorous birds had greater assimilation of estuarine matter in the control environment when compared to the colony environment. The results may indicate that due to the enrichment of the colony site, there are more resources, and less competition between guilds within the forest. Previous studies indicated that resource scarce in a given environments tend to generate more competition among guilds, when compared to environments with abundant resources (Navarro et al. 2021). Furthermore, the greater assimilation of estuarine matter in the control environment by the insectivore guild may have occurred due to the boundaries of the forest being closer to the estuary when compared to the colony. Previous studies point out that invertebrate organisms emerging in aquatic environments are important sources for terrestrial consumers (Nakano and Murakami 2001; Schindler et al. 2016; Helfield and Naiman 2006; Recalde et al. 2021). Therefore, we conclude that even if the control area presents less resources, the omnivorous bird guild can find enough food within the forest, as they have a varied diet consisting of vegetables and invertebrates. Meanwhile, insectivorous birds, with a more restricted diet, need to use external feeding resources, associated with the estuarine environment, on the shores and tidal flats, found on the edges of the forest.

Additionally, migratory birds, with broad foraging habitat (MBH) and large displacements, i.e., that do not feed exclusively within the colony, tend to be less enriched than groups of photophobic birds, restricted to the forest. This group had lower enrichment of ^{13}C and ^{15}N , suggesting that the length of time organisms have been present in the environment also influences the level of enrichment acquired due to the shorter exposure time to enriched foods from the colonial environment (DeNiro and Epstein 1978; Zupcic-Moore 2017).

Conclusion

The results of the study demonstrate that waterbird colonies, embedded in estuarine environments, are capable of isotopically enriching the environment in which they are established, despite swamp forests are productive environments. The ^{13}C and ^{15}N enrichment was substantial in the colony environment when compared to the control

environment, even outside of the waterbird breeding periods. This pattern suggests that even swamp forest environments, which are known to be rich in organic matter and high primary productivity, benefit from the matter transported by birds, and that this nutrient load is maintained throughout the year. Furthermore, with the exception of the insectivorous bird trophic guild, all the others showed greater assimilation in the colony environment when compared to the control area. We conclude that the preservation of these colonies is important, since they are able to provide nutritional support for the entire local trophic web and thus its functioning. Thus, environmental impacts that lead waterbirds to stop using the environment for breeding could cause a reduction in the availability of resources, increasing competition and influencing the populations within the forest.

Acknowledgements Special thanks are due to the Floristic Laboratory, Federal University of Rio Grande - FURG, for the help in identifying the plant species collected. We also thank Aline Barbosa and Saulo Pino for their help in preparing maps. We would also like to thank Márcio Reppening, for his help in classifying the range of habitats used by the terrestrial birds collected, Amanda Travessas, Fernanda Valls, Francisco Eliseu, Juliana Gaiotto, Larissa Alvariz, and Leonardo Soares for their help in the field collection. This study was funded by the National Council for Scientific and Technological Development (CNPq) (No. 422759/2016-3). In addition, it was also financially supported by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) through an MSc Scholarship, process number: 88882.443721/2007-01 and 88882.443875/2019-01. L. Bugoni is research fellows from CNPq (grant 311409/2018-0).

References

- Barros GV, Martinelli LA, Novais TMO, Ometto JPHB, Zuppi GM (2010) Stable isotopes of bulk organic matter to trace carbon and nitrogen dynamics in an estuarine ecosystem in Babitonga Bay (Santa Catarina, Brazil). *Sci Total Environ* 408:2226–2232. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2010.01.060>
- Britto VO, Bugoni L (2015) The contrasting feeding ecology of Great Egrets and Roseate Spoonbills in limnetic and estuarine colonies. *Hydrobiologia* 744:187–210. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2076-1>

- Bond AL, Hobson KA (2012) Reporting stable-isotope ratios in ecology: recommended terminology, guidelines and best practices. *Waterbirds* 35:324–331. <https://doi.org/10.1675/063.035.0213>
- Bugoni L, McGill RAR, Furness RW (2010) The importance of pelagic longline fishery discards for a seabird community determined through stable isotope analysis. *J Exp Mar Biol Ecol* 291:190–200. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2010.06.027>
- Caut S, Angulo E, Pisanu B, Ruffino L, Faulquier L, Lorvelec O, Chapuis J, Pascal M, Vidal E, Courchamp F (2012) Seabird modulations of isotopic nitrogen on islands. *PLoS ONE* 7:e39125. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0039125>
- Ciotti AM, Odebrecht C, Fillmann G, Moller OO (1995) Freshwater outflow and Subtropical Convergence influence on phytoplankton biomass on the southern Brazilian continental shelf. *Cont Shelf Res* 15:1737–1756. [https://doi.org/10.1016/0278-4343\(94\)00091-z](https://doi.org/10.1016/0278-4343(94)00091-z)
- Correa SB, Winemiller KO (2014) Niche partitioning among frugivorous fishes in response to fluctuating resources in the Amazonian floodplain forest. *Ecology* 95:210–224. <https://doi.org/10.1890/13-0393.1>
- Craig H (1953) The geochemistry of the stable carbon isotopes. *Geochim Cosmochim Acta* 3:53–92. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(53\)90001-5](https://doi.org/10.1016/0016-7037(53)90001-5)
- DeNiro MJ, Epstein S (1981) Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim Cosmochim Acta* 45:341–351. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(81\)90244-1](https://doi.org/10.1016/0016-7037(81)90244-1)
- Faria FA, Augusto SC, Gianuca D, Bugoni L (2016) Cocoi heron (*Ardea cocoi*) connects estuarine, coastal, limnetic and terrestrial environments: an assessment based on conventional dietary and stable isotope analysis. *Est Coast* 39:1271–1281. <https://doi.org/10.1007/s12237-016-0073-5>
- Fariña JM, Salazar S, Wallem KP, Witman JD, Ellis JC (2003) Nutrient exchanges between marine and terrestrial ecosystems: the case of the Galapagos sea lion *Zalophus worlabecki*. *J Anim Ecol* 72:873–887. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00760.x>
- Feldhaar H, Gebauer G, Blüthgen N (2009) Stable isotopes: past and future in exposing secrets of ant nutrition (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecol News* 13:3–13
- Frederick PC (2002) Wading birds in the marine environment. In: Schreiber EA, Burger J (eds) *Biology of marine birds*. CRC Press, Boca Raton, pp 618–655.

- Fry (2006) Stable isotope ecology, 1st edn. Springer, New York
- Gaiotto JV (2018) Influência do transporte de matéria marinha por aves sobre teias tróficas insulares. Master Dissertation, Instituto de Oceanografia, Universidade Federal do Rio Grande – FURG, Rio Grande, Rio Grande do Sul, Brazil.
- Gaiotto JV, Abrahão CR, Dias RA, Bugoni L (2020) Diet of invasive cats, rats and tegu lizards reveals impact over threatened species in a tropical island. *Perspect Ecol Conserv* 18:294–303. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2020.09.005>
- Griffiths HM, Ashton LA, Walker AE, Hasan F, Evans TA, Eggleton P, Parr CL (2018) Ants are the major agents of resource removal from tropical rainforests. *J Anim Ecol* 87:293–300. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12728>
- Gianuca D (2010) Ecologia reprodutiva de oito espécies de Ciconiiformes em uma colônia no estuário da Lagoa dos Patos. Master Dissertation, Instituto de Oceanografia, Universidade Federal do Rio Grande – FURG, Rio Grande, Rio Grande do Sul, Brazil.
- Green AJ, Elmberg J (2014) Ecosystem services provided by waterbirds. *Biol Rev* 89:105–122. <https://doi.org/10.1111/brv.12045>
- Hamer KC, Newton RJ, Edwards FA, Benedick S, Bottrell SH, Edwards DP (2015) Impacts of selective logging on insectivorous birds in Borneo: the importance of trophic position, body size and foraging height. *Biol Conserv* 188:82–88. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.09.026>
- Helfield JM, Naiman RJ (2006) Keystone interactions: salmon and bear in riparian forests of Alaska. *Ecosystems* 9:167–180. <https://doi.org/10.1007/s10021-004-0063-5>
- Herrera LGM, Reyna JCE (2007) Stable carbon and nitrogen isotopic discrimination in whole blood of red-throated ant tanagers *Habia fuscicauda*. *J Ornithol* 148:235–240. <https://doi.org/10.1007/s10336-007-0128-2>
- Horn S, De la Vega C, Asmus R, Schwemmer P, Enners L, Garthe S, Haslob H, Binder K, Asmus H (2019) Impact of birds on intertidal food webs assessed with ecological network analysis. *Estuar Coast Shelf Sci* 219:107–119. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.01.023>
- Hilderbrand GV, Hanley TA, Robbins CT, Schwartz CC (1999) Role of brown bears (*Ursus arctos*) in the flow of marine nitrogen into a terrestrial ecosystem. *Oecologia* 121:546–550. <https://doi.org/10.1007/s004420050961>

- Keatley BE, Douglas MSV, Blais JM, Mallory ML, Smol JP (2009) Impacts of seabird-derived nutrients on water quality and diatom assemblages from Cape Vera, Devon Island. Canadian High Arctic. *Hydrobiologia* 691:191–205. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9670-z>
- Kolb GS, Jerling L, Hambäck PA (2010) The impact of cormorants on plant-arthropod food webs on their nesting islands. *Ecosystems* 13:353–366. <https://doi.org/10.1007/s10021-010-9323-8>
- Korobushkin DI (2014) Role of allochthonous carbon in the energy of terrestrial invertebrate communities at different distances from the Black Sea and a freshwater lake (isotopic evidence). *Russ J Ecol* 45:223–230. <https://doi.org/10.1134/s1067413614030060>
- Layman CA, Araujo MS, Boucek R, Hammerschlag-Peyer CM, Harrison E, Jud ZR, Matich P, Rosenblatt AE, Vaudo JJ, Yeager LA, Post DM, Bearhop S (2012) Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biol Rev* 87:545–562. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.2011.00208.x>
- Levin LA, Currin C (2012) Stable isotope protocols: sampling and sample processing. Scripps Institution of Oceanography. UC, San Diego
- Li J, Gilhooly WP, Okin GS, Blackwell J (2017) Abiotic processes are insufficient for fertile island development: a 10-year artificial shrub experiment in a desert grassland. *Geophys Res Lett* 44:2245–2253. <https://doi.org/10.1002/2016GL072068>
- Mancini PL, Bugoni L (2014) Resources partitioning by seabirds and their relationship with other consumers at and around a small tropical archipelago. *ICES J Mar Sci* 71:2599–2607. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu105>
- Markwell TJ, Daugherty CH (2002) Invertebrate and lizard abundance is greater on seabird-inhabited islands than on seabird-free islands in the Marlborough Sounds, New Zealand. *Ecoscience* 9:293–299. <https://doi.org/10.2307/42901404>
- McCulloch CE, Searle SR (2000) Generalized, linear, and mixed models. Wiley Series in Probability and Statistics, 1st ed. John Wiley & Sons, New York
- McLoughlin PD, Lysak K, Debeffe L, Perry T, Hobson K (2016) Density-dependent resource selection by a terrestrial herbivore in response to sea-to-land nutrient transfer by seals. *Ecology* 97:1929–1937. <https://doi.org/10.1002/ecy.1451>

- Montesanto G, Cividini S (2017) A crossover design to assess feeding preferences in terrestrial isopods: a case study in a Mediterranean species. *Biologia* 72:194–203. <https://doi.org/10.1515/biolog-2017-0020>
- Nakano S, Murakami M (2001) Reciprocal subsidies: dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *Proc Natl Acad Sci USA* 98:166–170. <https://doi.org/10.1073/pnas.98.1.166>
- Narosky T, Yzurieta D (2011) *Birds of Argentina and Uruguay: a field guide*, 16th ed. Vazquez Mazzini Editores, Buenos Aires
- Navarro AB, Magioli M, Bogoni JA, Moreira MZ, Silveira LF, Alexandrino ER, Luz DTA, Pizo MA, Silva WR, Oliveira VC, Donatelli RJ, Christianini AV, Piratelli AJ, Ferrez KMPMB (2021) Human-modified landscapes narrow the isotopic niche of Neotropical birds. *Oecologia* 196:171–184. <https://doi.org/10.1007/s00442-021-04908-9>
- Oelbermann K, Scheu S (2002) Stable isotope enrichment ($\delta^{13}\text{C}$) in a generalist predator (*Pardosa lugubris*, Araneae: Lycosidae): effects of prey quality. *Oecologia* 130:337–344. <https://doi.org/10.1007/S004420100813>
- Parnell AC, Inger R (2016) *Simmr*: a stable isotope mixing model. R Package version 0.4.1
- Pearson SF, Levey DJ (2003) Effects of elemental composition on the incorporation of dietary nitrogen and carbon isotopic signatures in an omnivorous songbird. *Oecologia* 135:516–523. <https://doi.org/10.2307/4223618>
- Peterson BJ, Fry B (1987) Stable isotopes in ecosystem studies. *Annu Rev Ecol Syst* 18:293–320. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187>
- Polis GA, Anderson WB, Holt RD (1997) Toward an integration of landscape and food web ecology: The dynamics of spatially subsidized food webs. *Annu Rev Ecol Syst* 28:289–316. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.289>
- Quintela FM, Neves LFM, Medvedovisky IG, Santos MB, Oliveira MCLM, Figueiredo MRC (2009) Relação dos anfíbios da Ilha dos Marinheiros, estuário da Lagoa dos Patos, Rio Grande do Sul, Brasil. *Rev Bras Biocienc* 4849:231–233
- Pereyra PER, Mont'Alverne R, Garcia AM (2016) Carbon primary sources and estuarine habitat use by two congeneric ariid catfishes in a subtropical coastal lagoon. *Zoologia* 33:e20150075. <https://doi.org/10.1590/s1984-4689zool-20150075>

- Recalde FC, Breviglieri CPB, Kersch-Becker M, Romero GQ (2021) Contribution of emergent aquatic insects to the trophic variation of tropical birds and bats. *Food Webs* 29:e00209. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2021.e00209>
- Ronque MUV (2013) História natural, comportamento e ecologia de *Camponotus rufipes* e *Camponotus renggeri* (Formicidae: Formicinae): um estudo comparativo em vegetação do Cerrado. Master Dissertation, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo, Brazil
- Root RB (1967) The Niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecol Monogr* 37:317–350. <https://doi.org/10.2307/1942327>
- Sánchez-Piñero F, Polis GA (2000) Bottom-up dynamics of allochthonous input: direct and indirect effects of seabirds on islands. *Ecology* 81:3117–3132. <https://doi.org/10.2307/177405>
- Savage C (2019) Seabird nutrients are assimilated by corals and enhance coral growth rates. *Sci Rep* 9:4284. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-41030-6>
- Schindler DE, Smits AP (2016) Subsidies of aquatic resources in terrestrial ecosystems. *Ecosystems* 20:78–93. <https://doi.org/10.1007/s10021-016-0050-7>
- Shatova OA, Wing SR, Hoffmann LJ, Wing SR, Gault-Ringold M (2017) Phytoplankton community structure is influenced by seabird guano enrichment in the Southern Ocean. *Estuar Coast Shelf Sci* 191:125–135. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.04.021>
- Sobral M (2006) Flora arbórea e arborescente do Rio Grande do Sul, Brasil. 2nd ed. Rima: Novo Ambiente, São Carlos
- Sobral M, Jarenkow JA, Brack P, Irgang B, Larocca J, Rodrigues RS, Souza VC, Lorenzi H (2012) Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG III, 3rd ed. Nova Odessa, São Paulo
- Spano S, Belem AL, Doria RN, Zucchi MR, Souza JRB, Costa AB, Lentini CAD, Azevedo AEG (2014) Application of organic carbon and nitrogen stable isotope and C/N ratios as source indicators of organic matter of Nova Viçosa–Caravelas estuarine complex, southern Bahia, Brazil. *Braz J Geol* 44:13–21. <https://doi.org/10.5327/z2317-4889201400010003>
- Stapp P, Polis GA (2003) Influence of pulsed resources and marine subsidies on insular rodent populations. *Oikos* 102:111–123. <https://doi.org/10.1034/j.16000706.2003.12445.x>

- Stapp P, Polis GA, Sánchez-Piñero F (1999) Stable isotopes reveal strong marine and El Nino effects on island food webs. *Nature* 401:467–469. <https://doi.org/10.1038/46769>
- Timm CD, Timm VF (2016) Aves do extremo sul do Brasil: guia de identificação. Pelotas: Useb, Pelotas
- Vieira EF (1983) Rio Grande: geografia física, humana e econômica, 1st ed. Porto Alegre: Sagra, Porto Alegre
- Villegas M, Soos C, Jiménez-Uzcátegui G, Matan S, Hobson KA (2021) Isotopic niche segregation among Darwin's Finches on Santa Cruz Island, Galápagos. *Diversity* 13:147. <https://doi.org/10.3390/d13040147>
- Waechter JL (1990) Comunidades vegetais das restingas do Rio Grande do Sul. In II Simpósio de Ecossistemas Brasileiros (S. Watanabe, ed.) 3:228–248
- Zupcic-Moore JR, Ruiz-Cooley RI, Paliza O, Koch PL, McCarthy MD (2017) Using stable isotopes to investigate foraging variation and habitat use of sperm whales from northern Peru. *Mar Ecol Prog Ser* 579:201–212. <https://doi.org/10.3354/meps12281>

Tables and figures

Table 1 Summary of ANOVA results of soil, vegetation, invertebrates, and land birds, with $\delta^{15}\text{N}$ values from generalized linear models (GLM) (Supplementary Material Table S3)

Source of variation	df	Deviance	% explained	df of residuals	Residual deviance	<i>F</i>	<i>P</i>
Soil $\delta^{15}\text{N}$							
Null model							
Main effects				23	441.89		
Area	1	349.23	79.03	22	92.67	822.04	<0.001
Season	1	3.31	0.74	21	89.36	0.78	0.388
Year	1	4.39	0.99	20	84.96	10.35	0.321
Total	4	356.93	80.76				
Plants $\delta^{15}\text{N}$							
Null model							
Main effects				84	3036.40		
Species	5	976.24	32.15	79	2060.10	11.53	<0.001
Area	1	678.51	22.34	78	1381.60	40.05	<0.001
Season	1	15.13	0.49	77	1366.50	0.89	0.348
Year	1	78.98	2.60	76	1287.50	4.66	0.034
Total	8	1748.86	57.58				
Invertebrates							
Null model							
Main effects				192	6794.20		
Area	1	4176.70	61.4	191	2617.70	319.82	<0.001
Season	1	0.80	0.01	190	2616.70	0.06	0.804
Year	1	36.20	0.24	189	2580.50	2.77	0.098
Guild	1	16.90	0.03	187	2563.70	0.65	0.526
Place:Season	1	134.60	1.98	186	2429.10	10.31	0.002
Total	5	4365.20	63.66				
Birds $\delta^{15}\text{N}$							
Null model							
Main effects				242	4886.50		
Area	1	725.31	14.80	241	4161.20	46.72	<0.001
Season	1	0.50	0.01	240	4160.70	0.03	0.857
Year	1	33.01	0.67	239	4127.70	2.13	0.146
Guild	4	363.85	7.44	235	3763.80	5.86	<0.001
Habitat	3	161.90	3.31	232	3601.9	3.50	<0.001

Table 2 Summary of ANOVA results of soil, invertebrates, and land birds, with $\delta^{13}\text{C}$ values from generalized linear models (GLM) (Supplementary Material Table S4)

Source of variation	df	Deviance	% explained	df of residuals	Residual deviance	<i>F</i>	<i>P</i>
Soil $\delta^{13}\text{C}$							
Null model							
Main effects				23	19.10		
Area	1	5.12	26.83	22	13.98	8.87	<0.001
Season	1	0.01	0.04	21	13.97	0.01	0.913
Year	1	0.84	4.40	20	11.56	4.18	0.054
Total explained	3	5.97	31.27				
Invertebrates							
Null model							
Main effects				192	436.99		
Guild	2	96.16	22.00	190	340.83	28.20	<0.001
Area	1	10.52	2.40	189	330.31	6.17	0.014
Season	1	0.25	<0.06	188	330.07	0.14	0.705
Year	1	11.26	2.57	187	318.81	6.60	0.011
Total explained	5	118.18	63.66				
Birds $\delta^{13}\text{C}$							
Null model							
Main effects				242	1732.4		
Guild	4	140.79	8.12	238	1591.6	5.88	<0.001
Area	1	2.05	0.11	237	1589.6	0.34	0.559
Season	1	37.38	2.15	236	1552.2	6.25	0.013
Year	1	6.31	0.36	235	1545.9	1.05	0.306
Habitat	3	59.03	3.23	232	1486.8	3.29	0.021
Area:Season	1	104.84	6.05	231	1382.0	17.52	<0.001
Total explained	11	350.38	20.02				

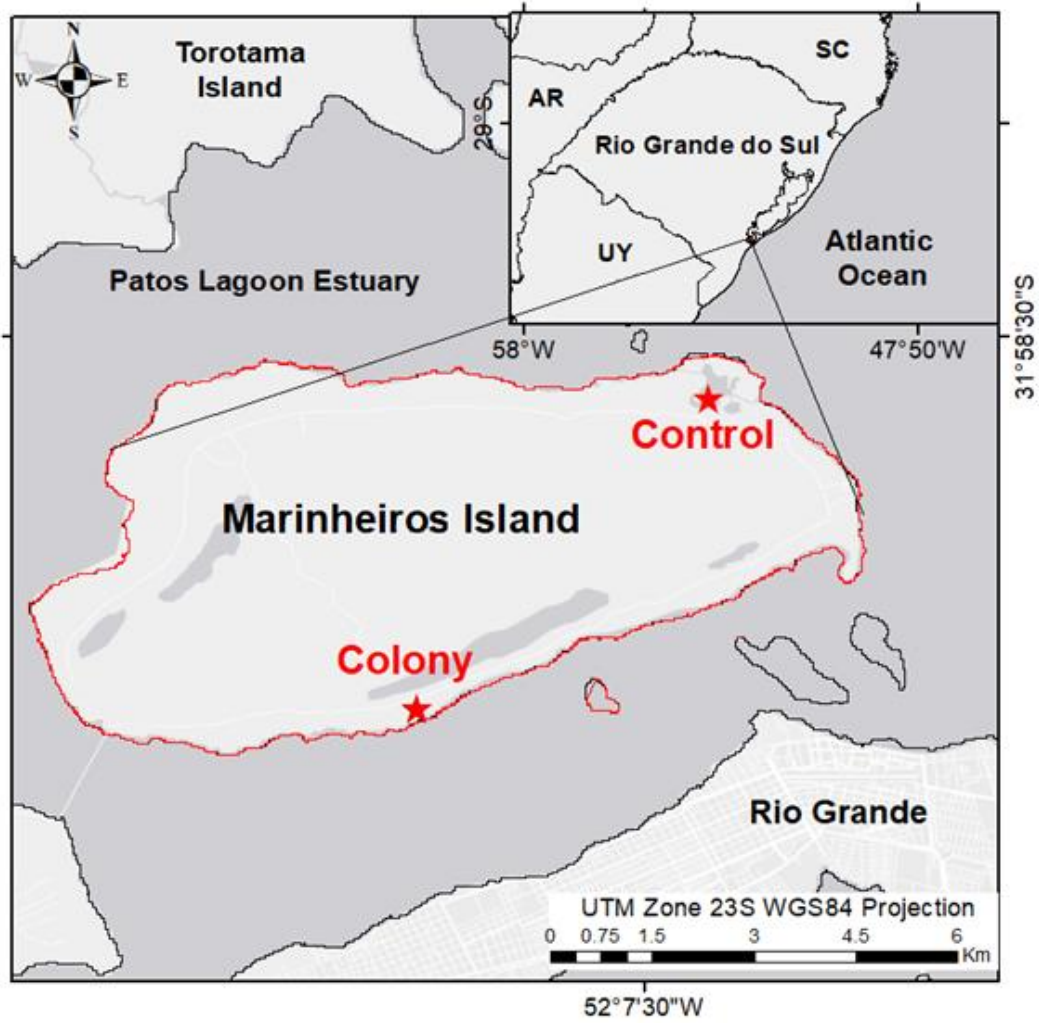


Fig. 1 Map of the study area on Marinheiros Island, with indication of the colony and control points

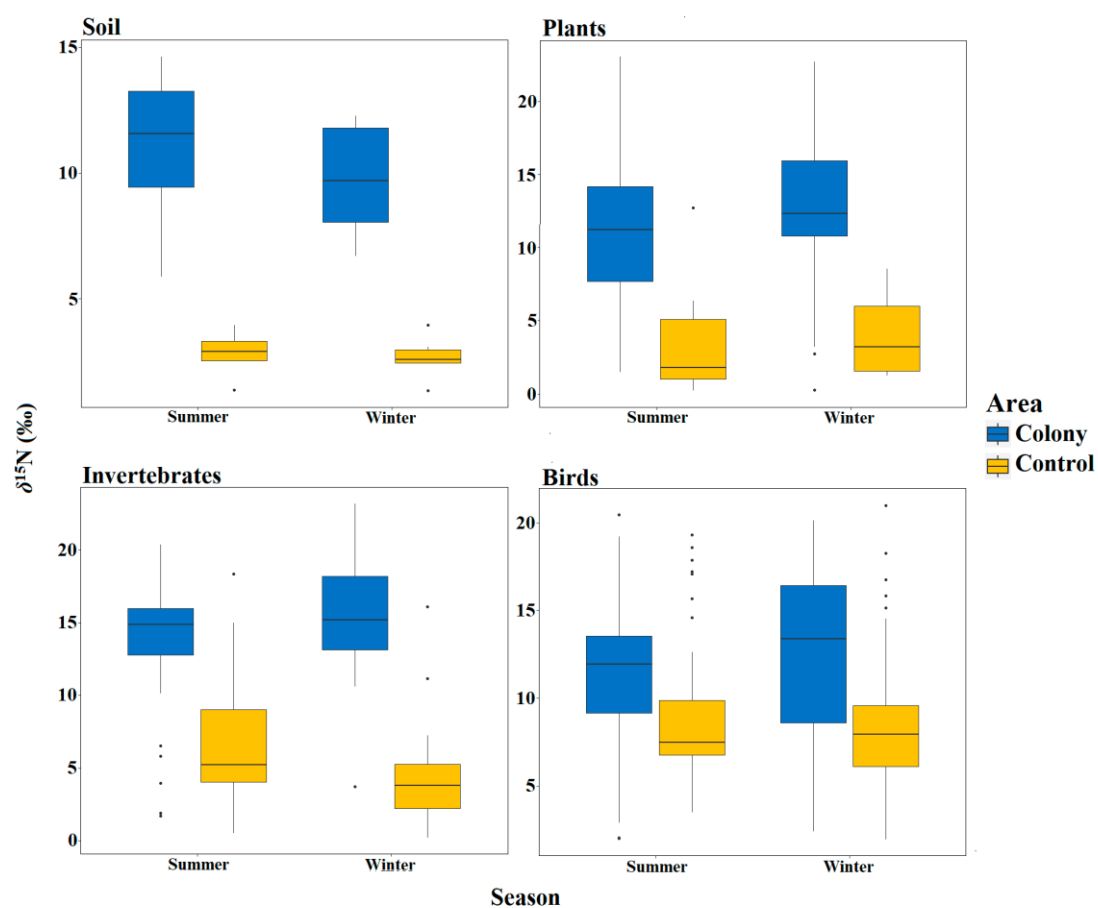


Fig. 2 Stable isotopic values of $\delta^{15}\text{N}$ in soil, vegetation, invertebrates, and blood of land birds, from the colony and control environment, during the summer and winter seasons. Values indicate the mean (central bars) and standard deviation (rectangles), with minimum and maximum values (outer lines)

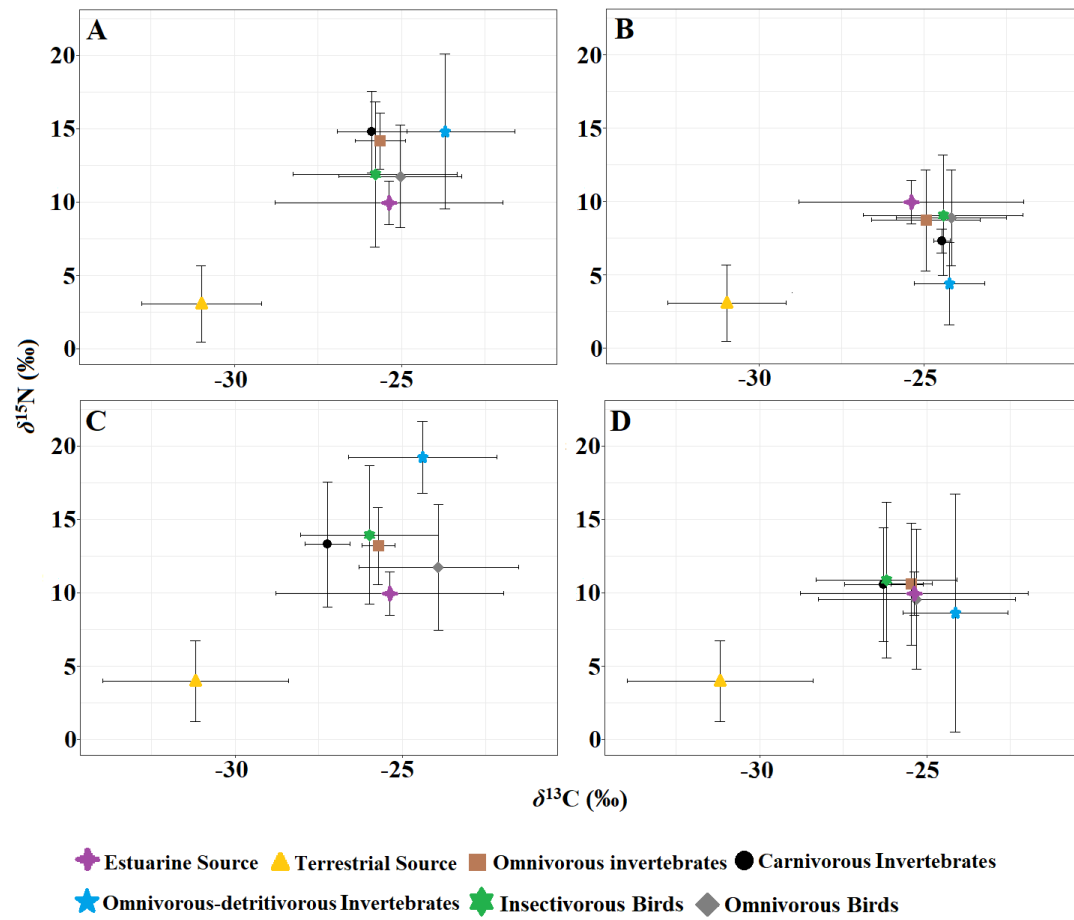


Fig. 3 Mean $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values and standard deviation of omnivorous, omnivorous-detritivorous and carnivorous invertebrates, blood of omnivorous and insectivorous birds, in the colony and control environment, during summer (A, B) and winter (C, D), respectively, and potential food sources

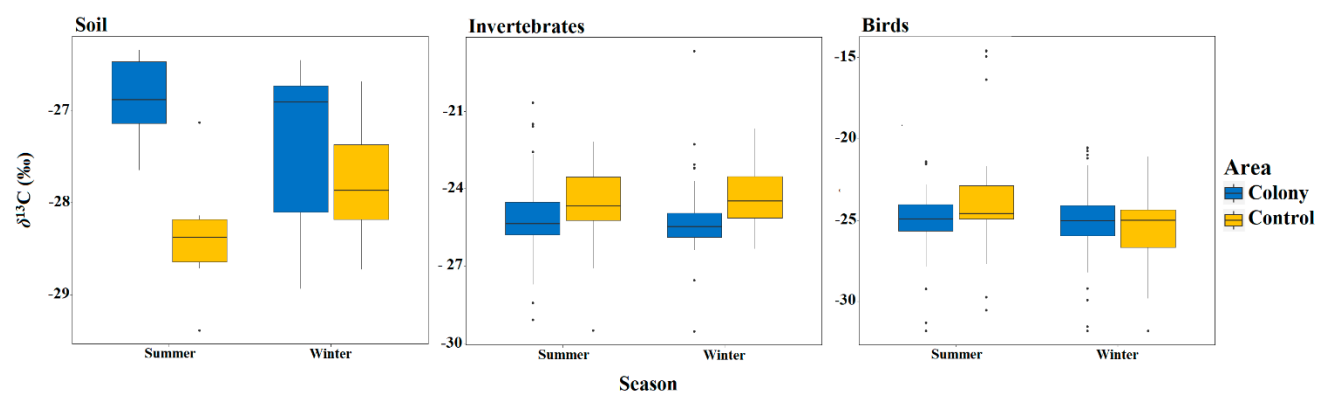


Fig. 4 Stable isotopic values of $\delta^{13}\text{C}$ in soil, invertebrates, and blood of land birds, from the colony and control environment, during the summer and winter seasons. Values indicate the mean (central bars) and standard deviation (rectangles), with minimum and maximum values (outer lines)

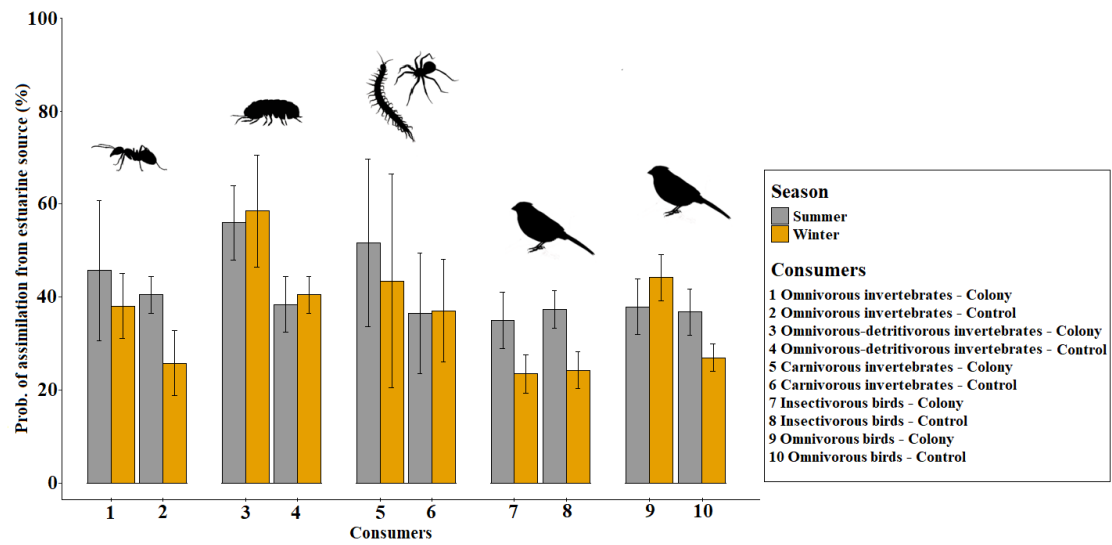


Fig. 5 Probability of assimilation of estuarine source, at colony and control points, during summer and winter seasons, by local consumers

Supplementary material

Table S1 Mean $\pm$ SD of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values classification and n of samples of soil, vegetation, invertebrates and terrestrial birds during summer and winter in the years 2018 and 2019

Source	Group	n	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Colony Summer (2018)				
Soil		3	-26.49 ± 0.25	12.19 ± 2.81
Vegetation				
<i>Dioscorea</i> sp.	C ₃	3	-29.56 ± 0.94	13.66 ± 2.77
<i>Erythrina crista-galli</i>	C ₃	3	-28.39 ± 1.15	11.38 ± 8.25
<i>Heteranthera reniformis</i>	C ₃	3	-30.82 ± 0.70	19.35 ± 3.22
<i>Hibiscus diversifolius</i>	C ₃	3	-27.79 ± 0.34	6.75 ± 1.64
Invertebrates				
<i>Armadillidium</i> sp.	Omnive-detritivore	14	-24.15 ± 1.08	3.79 ± 1.60
<i>Camponotus rufipes</i>	Omnivore	7	-24.78 ± 0.87	3.79 ± 1.60
<i>Trichonephila clavipes</i>	Carnivore	3	-24.45 ± 0.25	3.99 ± 0.82
Land Birds				
<i>Basileuterus culicivorus</i>	Insectivore	2	-25.18 ± 0.37	10.48 ± 1.35
<i>Coryphospingus cucullatus</i>	Omnivore	2	-25.72 ± 0.23	11.30 ± 0.56
<i>Cranioleuca pyrrhophia</i>	Insectivore	2	-25.11 ± 0.71	13.81 ± 2.42
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	Insectivore	1	-26.6	13.92
<i>Furnarius rufus</i>	Omnivore	2	-26.24 ± 4.21	14.01 ± 0.65
<i>Leptotila verreauxi</i>	Gramnivore	4	-24.56 ± 0.58	6.14 ± 2.34
<i>Myiothlypis leucoblephara</i>	Insectivore	4	-27.36 ± 2.47	12.79 ± 0.75
<i>Pitangus sulphuratus</i>	Omnivore	2	-22.45 ± 1.28	9.95 ± 2.98
<i>Poospiza nigrorufa</i>	Omnivore	1	-27.36	13.3
<i>Setophaga pitaiayumi</i>	Insectivore	1	-25.28	9.79
<i>Synallaxis spixi</i>	Insectivore	1	-25.79	13.53
<i>Syndactyla rufosuperciliata</i>	Insectivore	1	-27.06	12.32
<i>Tangara sayaca</i>	Omnivore	1	-24.47	7.22
<i>Thamnophilus caerulescens</i>	Insectivore	2	-26.7 ± 1.63	13.97 ± 1.25
<i>Turdus albicollis</i>	Omnivore	1	-25.52	11.35
<i>Turdus amaurochalinus</i>	Omnivore	2	-25.47 ± 1.15	13.34 ± 0.25
<i>Turdus rufiventris</i>	Omnivore	2	-24.94 ± 1.05	13.31 ± 2.91
Control Summer (2018)				
Soil		3	-28.62 ± 0.67	2.65 ± 0.48

Vegetation

<i>Acrostichum danaeifolium</i>	C ₃	2	-31.80 ± 0.17	4.98 ± 1.95
<i>Crocoshia crocosmiiflora</i>	C ₃	3	-31.77 ± 2.04	1.37 ± 0.37
<i>Discorea</i> sp.	C ₃	3	-27.38 ± 1.29	3.58 ± 1.34

Invertebrates

<i>Armadillidium</i> sp.	Omnive-detritivore	7	-22.40 ± 1.30	17.84 ± 1.68
<i>Camponotus rufipes</i>	Omnivore	19	-25.40 ± 0.36	14.08 ± 1.42
<i>Trichonephila clavipes</i>	Carnivore	3	-26.56 ± 1.05	15.47 ± 1.89

Land Birds

<i>Basileuterus culicivorus</i>	Insectivore	7	-26.11 ± 2.21	6.21 ± 0.57
<i>Furnarius rufus</i>	Omnivore	1	-24.85	7.47
<i>Hylocharis chrysura</i>	Nectarive	1	-25.06	5.26
<i>Lathrotriccus euleri</i>	Insectivore	1	-22.62	9.53
<i>Leptotila verreauxi</i>	Gramnivore	1	-22.34	10.6
<i>Myiodynastes maculatus</i>	Omnivore	1	-24.64	9.54
<i>Myiothlypis leucoblephara</i>	Insectivore	2	-25.53 ± 1.04	7.01 ± 0.42
<i>Pitangus sulphuratus</i>	Omnivore	2	-22.48 ± 0.44	8.23 ± 1.15
<i>Synallaxis spixi</i>	Insectivore	1	-24.0	7.99
<i>Syndactyla rufosuperciliata</i>	Insectivore	1	-24.67	6.80
<i>Thamnophilus caeruleus</i>	Insectivore	4	-24.63 ± 0.22	8.64 ± 2.09
<i>Turdus albicollis</i>	Omnivore	4	-24.82 ± 0.66	7.17 ± 0.80
<i>Turdus rufiventris</i>	Omnivore	3	-26.45 ± 2.85	7.99 ± 0.91

Colony Winter (2018)

Soil			-26.83 ± 0.14	10.75 ± 2.52
------	--	--	---------------	--------------

Vegetation

<i>Acrostichum danaeifolium</i>	C ₃	3	-28.49 ± 1.79	12.43 ± 0.38
<i>Heteranthera reniformis</i>	C ₃	2	-28.08 ± 0.82	12.25 ± 0.08
<i>Hibiscus diversifolius</i>	C ₃	3	-29.41 ± 2.26	14.38 ± 5.13

Invertebrates

<i>Armadillidium</i> sp.	Omnivore-detritivore	10	-24.64 ± 2.74	18.34 ± 2.30
<i>Camponotus rufipes</i>	Omnivore	9	-25.64 ± 0.76	13.70 ± 4.11

Land Birds

<i>Cyclarhis gujanensis</i>	Insectivore	2	-22.52 ± 2.50	13.83 ± 7.52
<i>Geothlypis aequinoctialis</i>	Insectivore	5	-27.77 ± 1.36	15.45 ± 4.51
<i>Knipolegus cyanirostris</i>	Insectivore	1	-24.99	15.41
<i>Limnornis curvirostris</i>	Insectivore	1	-25.65	17.93
<i>Myiophobus fasciatus</i>	Insectivore	1	-23.14	8.89
<i>Myiothlypis leucoblephara</i>	Insectivore	1	-26.28	11.66
<i>Pitangus sulphuratus</i>	Omnivore	4	-22.21 ± 2.14	8.70 ± 1.91
<i>Poospiza nigrorufa</i>	Omnivore	1	-31.8	13.52
<i>Setophaga pitiayumi</i>	Insectivore	3	-29.65 ± 1.71	14.22 ± 1.45

<i>Synallaxis spixi</i>	Insectivore	1	-26.23	17.94
<i>Syndactyla rufosuperciliata</i>	Insectivore	1	-24.06	6.74
<i>Thamnophilus caerulescens</i>	Insectivore	1	-25.32	7.79
<i>Turdus albicollis</i>	Omnivore	3	-24.44 ± 0.10	10.73 ± 3.54
<i>Turdus rufiventris</i>	Omnivore	2	-24.41 ± 0.95	13.87 ± 2.87
Control Winter (2018)				
Soil		3	-27.20 ± 0.48	2.65 ± 1.30
Vegetation				
<i>Acrostichum danaeifolium</i>	C ₃	3	-27.50 ± 1.56	7.05 ± 1.53
<i>Crocasmia crocosmiiflora</i>	C ₃	3	-32.24 ± 1.17	1.92 ± 0.46
Invertebrates				
<i>Armadillidium</i> sp.	Omnivore-detritivore	13	-24.08 ± 1.09	3.15 ± 1.43
<i>Camponotus rufipes</i>	Omnivore	11	-24.73 ± 0.33	6.55 ± 1.64
<i>Lycosa</i> sp.	Carnivore	1	-24.73	8.84
Land Birds				
<i>Basileuterus culicivorus</i>	Insectivore	5	-26.47 ± 1.81	8.80 ± 2.98
<i>Coereba flaveola</i>	Nectarive	1	-25.78	4.29
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	Insectivore	1	-24.04	7.18
<i>Elaenia obscura</i>	Frugivore	2	-26.25 ± 1.73	6.10 ± 0.03
<i>Furnarius rufus</i>	Frugivore	1	-21.75	11.2
<i>Lathrotriccus euleri</i>	Insectivore	2	-25.74 ± 1.00	8.95 ± 0.25
<i>Lepdocolaptes falcinellus</i>	Insectivore	1	-24.27	6.69
<i>Myiothlypis leucoblephara</i>	Insectivore	2	-26.04 ± 0.57	1.90 ± 1.90
<i>Stephanophorus diadematus</i>	Omnivore	1	-28.90	6.20
<i>Turdus albicollis</i>	Omnivore	9	-25.07 ± 1.95	7.08 ± 1.22
<i>Turdus amaurochalinus</i>	Omnivore	2	-23.23 ± 2.46	9.26 ± 0.90
<i>Turdus rufiventris</i>	Omnivore	8	-25.04 ± 2.46	8.18 ± 0.51
Colony Summer (2019)				
Soil		3	-27.27 ± 0.34	9.88 ± 3.80
Vegetation				
<i>Acrostichum danaeifolium</i>	C ₃	3	-27.99 ± 1.14	9.31 ± 2.20
<i>Dioscorea</i> sp.	C ₃	3	-29.18 ± 1.57	14.39 ± 1.12
<i>Erythrina crista-galli</i>	C ₃	3	-30.73 ± 0.62	7.20 ± 5.47
<i>Hibiscus diversifolius</i>	C ₃	3	-30.94 ± 0.07	6.50 ± 4.65
<i>Heteranthera reniformis</i>	C ₃	3	-30.54 ± 1.12	10.97 ± 1.67
Invertebrates				
<i>Armadillidium</i> sp.	Omnivore-detritivore	13	-25.09 ± 1.94	11.49 ± 5.91
<i>Camponotus rufipes</i>	Omnivore	15	-26.24 ± 1.13	13.74 ± 2.85
<i>Lycosa</i> sp.	Carnivore	1	-26.27	16.87
<i>Trichonephila clavipes</i>	Carnivore	3	-25.14 ± 1.01	14.80 ± 3.50
Land Birds				

<i>Columbina talpacoti</i>	Frugivore	1	-24.48	10.58
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	Insetivore	1	-25.08	13.09
<i>Furnarius rufus</i>	Omnivore	4	-23.91 ± 1.93	10.34 ± 6.39
<i>Leptotila verreauxi</i>	Gramnivore	4	-24.49 ± 0.21	8.52 ± 3.21
<i>Limnornis curvirostris</i>	Insetivore	1	-25.4	15.93
<i>Myiothlypis leucoblephara</i>	Insetivore	3	-26.33 ± 4.74	10.73 ± 9.25
<i>Pipraeidea bonariensis</i>	Omnivore	2	-25.51 ± 0.91	9.68 ± 3.68
<i>Tangara sayaca</i>	Omnivore	1	-25.24	15.21
<i>Turdus albicollis</i>	Omnivore	3	-23.59 ± 0.46	11.24 ± 3.34
<i>Turdus amaurochalinus</i>	Omnivore	3	-26.88 ± 4.28	8.06 ± 6.08
<i>Turdus rufiventris</i>	Omnivore	3	-24.27 ± 1.26	12.75 ± 3.96
<i>Tyrannus melancholicus</i>	Insetivore	1	-23.22	12.4
Control Summer (2019)				
Soil		3	-28.09 ± 0.84	3.30 ± 0.68
Vegetation				
<i>Acrostichum danaeifolium</i>	C ₃	3	-31.10 ± 0.48	5.48 ± 0.17
<i>Crocosmia crocosmiiflora</i>	C ₃	3	-33.35 ± 0.20	0.99 ± 0.79
<i>Dioscorea</i> sp.	C ₃	3	-31.06 ± 0.81	1.69 ± 1.44
<i>Erythrina crista-galli</i>	C ₃	3	-31.26 ± 0.73	0.74 ± 0.50
Invertebrates				
<i>Armadillidium</i> sp.	Omnivore-detritivore	2	-25.24 ± 0.26	12.65 ± 3.30
<i>Camponotus rufipes</i>	Omnivore	4	-25.46 ± 3.3	10.38 ± 7.3
Land Birds				
<i>Basileuterus culicivorus</i>	Insetivore	3	-25.64 ± 0.79	11.39 ± 4.44
<i>Coryphospingus cucullatus</i>	Omnivore	1	-24.37	5.74
<i>Columbina talpacoti</i>	Gramnivore	3	-15.28 ± 0.94	8.02 ± 1.69
<i>Elaenia flavogaster</i>	Omnivore	1	-24.76	17.06
<i>Furnarius rufus</i>	Onivore	3	-22.48 ± 0.70	11.65 ± 6.68
<i>Lathrotriccus euleri</i>	Insetivore	2	-23.75 ± 0.52	5.59 ± 1.39
<i>Leptotila verreauxi</i>	Insetivore	1	-24.45	9.79
<i>Myiothlypis leucoblephara</i>	Insetivore	1	-14.59	19.32
<i>Myiodynastes maculatus</i>	Omnivore	1	-24.18	9.53
<i>Pitangus sulphuratus</i>	Omnivore	4	-22.40 ± 0.29	7.31 ± 2.89
<i>Satrapa icterophrys</i>	Insetivore	1	-23.68	17.87
<i>Syndactyla rufosuperciliata</i>	Insetivore	3	-24.47 ± 0.93	8.04 ± 1.13
<i>Turdus albicollis</i>	Omnivore	2	-25.00 ± 0.09	14.92 ± 3.26
<i>Thamnophilus caeruleus</i>	Insetivore	1	-24.89	14.59
<i>Tyrannus melancholicus</i>	Insetivore	1	-22.6	7.16
<i>Turdus rufiventris</i>	Omnivore	2	-24.02 ± 1.10	8.94 ± 1.61
Colony Winter (2019)				
Soil		3	-27.96 ± 1.33	8.70 ± 2.03

Vegetation

<i>Acrostichum danaeifolium</i>	C ₃	3	-28.55 ± 0.33	15.09 ± 2.04
<i>Dioscorea</i> sp.	C ₃	3	-29.81 ± 0.64	18.80 ± 3.40
<i>Erythrina crista-galli</i>	C ₃	3	-29.46 ± 1.97	10.60 ± 6.12
<i>Heteranthera reniformis</i>	C ₃	3	-32.24 ± 0.80	12.88 ± 1.70
<i>Hibiscus diversifolius</i>	C ₃	3	-28.89 ± 0.15	11.77 ± 0.89

Invertebrates

<i>Armadillidium</i> sp.	Omnivore-detritivore	7	-24.02 ± 1.26	20.49 ± 2.21
<i>Camponotus rufipes</i>	Omnivorous	17	-25.76 ± 0.29	12.92 ± 1.40
<i>Lycosa</i> sp.	Carnivorous	1	-26.47	18.11
<i>Trichonephila clavipes</i>	Carnivorous	2	-27.61 ± 0.22	10.87 ± 0.22

Land Birds

<i>Basileuterus culicivorus</i>	Insetivore	1	-26.0	14.3
<i>Camptostoma obsoletum</i>	Omnivore	1	-26.2	14.4
<i>Coereba flaveola</i>	Nectarive	2	-25.0 ± 0.4	2.8 ± 0.5
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	Insetivore	2	-25.0 ± 0.1	16.9 ± 3.2
<i>Elaenia obscura</i>	Omnivore	1	-25.9	8.0
<i>Geothlypis aequinoctialis</i>	Insetivore	1	-26.2	18.5
<i>Knipolegus cyanirostris</i>	Insetivore	1	-25.2	10.7
<i>Limnornis curvirostris</i>	Insetivore	3	-25.2 ± 0.4	16.5 ± 3.1
<i>Myiothlypis leucoblephara</i>	Insetivore	1	-26.1	2.8
<i>Pitangus sulphuratus</i>	Omnivore	1	-21.0	17.0
<i>Saltator similis</i>	Omnivore	2	-25.1 ± 0.3	10.5 ± 7.5
<i>Setophaga pitiayumi</i>	Insetivore	1	-25.2	19.2
<i>Thamnophilus caeruleus</i>	Omnivore	2	-25.2 ± 0.1	10.5 ± 6.6
<i>Turdus albicollis</i>	Omnivore	3	-24.2 ± 0.3	13.0 ± 7.5
<i>Turdus amaurochalinus</i>	Omnivore	3	-21.9 ± 0.7	7.8 ± 2.0
<i>Turdus rufiventris</i>	Omnivore	3	-23.8 ± 1.9	14.6 ± 3.0

Control Winter (2019)

Soil		3	-28.35 ± 0.33	2.68 ± 0.36
------	--	---	---------------	-------------

Vegetation

<i>Acrostichum danaeifolium</i>	C ₃	3	-30.91 ± 1.89	5.48 ± 1.38
<i>Crocasmia crocosmiiflora</i>	C ₃	3	-34.09 ± 0.36	1.39 ± 0.17
<i>Dioscorea</i> sp.	C ₃	3	-30.25 ± 3.20	2.08 ± 1.58

Invertebrates

<i>Armadillidium</i> sp.	Omnivore-detritivore	20	-23.98 ± 1.19	3.15 ± 3.27
<i>Camponotus rufipes</i>	Omnivore	4	-25.75 ± 0.06	4.73 ± 0.93
Scolopendridae	Carnivore	2	-26.38 ± 0.49	8.54 ± 3.90
<i>Trichonephila clavipes</i>	Carnivore	1	-24.84	8.15

Land Birds

<i>Basileuterus culicivorus</i>	Insetivore	2	-26.59 ± 0.90	9.54 ± 0.24
---------------------------------	------------	---	---------------	-------------

<i>Cranioleuca pyrrhophia</i>	Insetivore	1	-31.8	2.06
<i>Elaenia obscura</i>	Frugivore	2	-26.09 ± 0.91	6.97 ± 1.38
<i>Myiothlypis leucoblephara</i>	Insetivore	1	-24.89	12.12
<i>Syndactyla rufosuperciliata</i>	Insetivore	2	-28.10 ± 5.24	9.35 ± 10.46
<i>Thamnophilus caerulescens</i>	Insetivore	1	-26.11	8.55
<i>Turdus albicollis</i>	Omnivore	17	-26.34 ± 3.15	9.35 ± 5.42
<i>Turdus amaurochalinus</i>	Omnivore	3	-31.83 ± 0.13	2.08 ± 0.11
<i>Turdus rufiventris</i>	Omnivore	3	-26.75 ± 4.44	10.42 ± 9.66

Table S2 Trophic discrimination factors (TDF) of carbon and nitrogen isotopic values used in the mixture models, for consumer tissues from control and colony environments

Group	Foraging guild	Consumer	Diet composition	Discrimination		Reference
				$\Delta^{13}\text{C}$	$\Delta^{15}\text{N}$	
Invertebrates	Onivore-generalist	Generalist consumers	Plants and protein grains	0.5 ± 0.13	2.3 ± 0.18	McCutchan <i>et al.</i> 2003
Invertebrates	Onivore	<i>Camponotus floridanus</i>	Bhatkar-agar, cockroaches and honeywater <i>ad libitum</i>	1.1	3	Feldhaar 2010
Invertebrates	Carnivore	<i>Pardosa lugubris</i>	Fruit fly <i>Drosophila melanogaster</i>	0.44 ± 0.1	2.16 ± 0.1	Oelbermann and Scheu 2002
Birds	Onivore	<i>Habia fuscicauda</i>	Plants, protein grains and fruits	2.2 ± 0.1	2.6 ± 0.2	Herrera and Reyna 2007
Birds	Insectivore	<i>Dendroica coronata</i>	Mealworm	2.2	2.7	Pearson and Levey 2003

Tabela S3 Coefficient of the selected generalized linear models (GLM) of soil, vegetation, invertebrates, and land birds, the colony site, and control, for $\delta^{15}\text{N}$ values

	Estimate	Standard error	t-value	P
Soil $\delta^{15}\text{N}$				
Intercept	1738.252	1698.466	1.019	0.320
Main effects				
Area (Colony)	7.629	0.841	-9.067	<0.001
Season (Winter)	-0.742	0.841	-0.882	0.388
Year	-0.742	0.841	-1.017	0.321
Plants $\delta^{15}\text{N}$				
Intercept	4088.741	1887.153	2.162	0.033
Main effects				
Sp. (<i>C. crocosmiiflora</i>)	-4.970	2.144	-2.319	0.023
Sp. (<i>Dioscorea</i> sp.)	-2.008	1.636	-1.228	0.223
Sp. (<i>E. crista-galli</i>)	-3.949	1.765	-2.237	0.028
Sp. (<i>H. diversifolius</i>)	-4.300	1.719	-2.501	0.014
Sp. (<i>A. danaeifolium</i>)	-0.622	1.737	-0.358	0.721
Area (Colony)	7.765	1.274	6.094	<0.00
Season (Winter)	1.106	0.951	1.163	0.248
Year	-2.019	0.935	-2.159	0.034
Invertebrates $\delta^{15}\text{N}$				
Intercept	1442.575	1086.926	1.327	0.18607
Main effects				
Area (Colony)	7.568	0.825	9.176	<0.001
Season (Winter)	-1.981	0.703	2.169	0.031
Year	-0.711	0.538	-1.320	0.189
Guild (Onivore)	-1.121	0.896	-1.251	0.212
Guild (Omnivore-	-1.094	0.886	-1.234	0.219
Colony:Winter	3.507	10.925	-3.210	0.001
Land Birds $\delta^{15}\text{N}$				
Intercept	-	1051.0	-1.953	0.052
Main effects				
Area (Colony)	3.528	0.513	6.872	<0.001
Season (Winter)	-0.023	0.530	-0.044	0.965
Year	1.021	0.520	1.961	0.051
Guild (Granivore)	-0.920	2.175	-0.423	0.672
Guild (Insectivore)	3.376	1.843	1.832	0.068
Guild (Nectarivore)	-4.023	2.651	-1.517	0.131
Guild (Omnivore)	2.561	1.823	1.405	0.161

Habitat (MBH)	-4.827	1.735	-2.783	0.005
Habitat (RH)	-2.038	1.439	-1.416	0.158
Habitat (MRH)	-3.444	2.033	-1.694	0.091

Table S4 Coefficients of the generalized linear models (GLM) selected from soil, invertebrates, and land birds, from colony site and control, for $\delta^{13}\text{C}$ values

	Estimate	Standard error	<i>t</i> -value	<i>P</i>
Soil $\delta^{13}\text{C}$				
Intercept	1252.908	626.415	1.999	0.059
Main effects				
Area (Colony)	0.924	0.310	2.978	<0.001
Season (Winter)	0.034	0.310	0.110	0.913
Year	-0.634	0.310	-2.043	0.544
Invertebrates $\delta^{13}\text{C}$				
Intercept	977.216	390.162	2.505	0.013
Main effects				
Guild (Omnivore- Guild (Onivore)	1.522	0.323	4.705	<0.001
Area (Colony)	0.269	0.319	0.843	0.400
Season (Winter)	-0.410	0.204	2.011	0.045
Year	0.016	0.197	0.082	0.934
	-0.496	0.193	-2.570	0.011
Land birds $\delta^{13}\text{C}$				
Intercept	-382.608	653.712	-0.585	0.559
Main effects				
Guild (Granivore)	2.336	1.350	1.730	0.085
Guild (Insectivore)	-0.517	1.149	-0.450	0.653
Guild (Nectarivore)	0.024	1.655	0.015	0.988
Guild (Omnivore)	0.605	1.132	0.534	0.593
Area (Colony)	1.505	0.462	-3.256	0.001
Season (Winter)	-2.170	0.452	-4.794	<0.001
Year	0.178	0.324	0.551	0.582
Habitat (MBH)	-2.217	1.087	-2.039	0.042
Habitat (RH)	-1.514	0.904	-1.674	0.095
Habitat (MRH)	-0.252	1.264	-0.200	0.842
Colony:Winter	2.749	0.657	4.186	<0.001

CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPECTIVAS

No presente estudo foram avaliados o fluxo de matéria estuarina, promovido por uma colônia de garças e colhereiros, para um ambiente de mata palustre. Análises de solo, vegetação, invertebrados e aves terrestres, foram realizadas no ambiente de colônia e em outro ambiente palustre de características semelhantes, porém sem a colônia. Essa ferramenta foi utilizada para detectar o enriquecimento de ^{15}N e ^{13}C gerado pelo transporte de matéria alóctone, predominantemente estuarino, mas também límico e terrestre, oriundo de áreas próximas, para o ambiente terrestre.

A colônia de aves enriqueceu o ambiente em que estava estabelecida. O enriquecimento isotópico de ^{15}N foi significativo em todos os compartimentos do ambiente de colônia, incluindo os níveis tróficos mais altos. Apesar da indicação de não se utilizar isótopos de carbono para este tipo de abordagem, devido à semelhança nos valores isotópicos do ambiente aquático e terrestre, solo e aves apresentaram enriquecimento substancial em ^{13}C , quando comparado ao ambiente controle. Além disso, mesmo com o *input* ocorrendo apenas em um período do ano, o ambiente manteve-se enriquecido mesmo durante o inverno, período em que a colônia não se encontrava ativa. Todas as guildas, com exceção da guilda de aves insetívoras, apresentaram maior assimilação no ambiente de colônia, quando comparado ao controle. Isto sugere que apesar do transporte, existem outros fatores que podem levar os organismos a buscarem alimentos oriundos do estuário no ambiente controle.

O estudo demonstrou que o transporte lateral em alta intensidade apresenta potencial de enriquecimento em três dimensões diferentes, sendo elas, espacial, horizontal e vertical. Além disso, demonstrou-se que mesmo em ambientes já enriquecidos, como as matas palustres, o transporte lateral é capaz de promover subsídios para toda a teia trófica.

Como perspectivas futuras, análises utilizando isótopo de enxofre poderiam dar respostas que complementassem e refinassem os resultados a respeito do transporte de matéria estuarina na colônia e no controle. Além disso, os resultados de assimilação das guildas tróficas podem indicar que o aporte de matéria permite uma menor competição por recursos entre os grupos dentro do ambiente de colônia. Em contrapartida, pode indicar que no ambiente de controle exista maior competição, fazendo com que os organismos busquem alimentos nas extremidades da mata, resultando em valores semelhantes aos estuarinos. A quantificação da abundância de alimento, em especial

presas, para determinadas guildas poderia ser útil no entendimento dos mecanismos de partição de recursos, competição e eventual aumento na disponibilidade de alimento na colônia. Sendo assim, estudos de nicho trófico e isotópico dos organismos de grupos semelhantes, poderiam ampliar a compreensão dos impactos positivos que o transporte lateral gera dentro da teia trófica terrestre.

COMISSÃO DE ÉTICA EM USO ANIMAL

Universidade Federal do Rio Grande
 Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação - PROPESP
ceua@furg.br <http://www.propesp.furg.br>



CERTIFICADO Nº P020/2020

Certificamos que o projeto intitulado "Transporte lateral realizado por aves aquáticas para ambiente terrestre, em uma colônia no Sul do Brasil", protocolo nº 23116.009938/2019-10, sob a responsabilidade de Leandro Bugoni - que envolve a produção, manutenção e/ou utilização de animais pertencentes ao Filo Chordata, subfilo Vertebrata (exceto o homem), para fins de pesquisa – encontra-se de acordo com os preceitos da Lei nº 11.794, de 8 de outubro de 2008, do Decreto nº 6.899, de 15 de julho de 2009, e com as normas editadas pelo Conselho Nacional de Controle da Experimentação Animal (CONCEA), e foi APROVADO pela COMISSÃO DE ÉTICA EM USO ANIMAL DA UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE (CEUA-FURG), em reunião de 28 de abril de 2020 (Ata 004/2020).

A CEUA lembra aos pesquisadores que qualquer alteração no protocolo experimental ou na equipe deve ser encaminhada à comissão para avaliação e aprovação. Um relatório final deve ser enviado à CEUA no término da vigência do seu projeto.

CEUA Nº	Pq031/2020
COLABORADORES AUTORIZADOS A MANIPULAR OS ANIMAIS	Felipe Caseiro Silva
VIGENCIA DO PROJETO	01/03/2021
ESPECIE / GRUPOS TAXONOMICOS	<i>Passeriformes</i>
NUMERO DE ANIMAIS	160
Nº SOLICITAÇÃO / AUTORIZAÇÃO SISBIO	31353
ATIVIDADE(S)	(X) CAPTURA ☒ COLETA DE ESPÉCIMES (X) MARCAÇÃO (X) OUTRAS: coleta de sangue
LOCAL(is) REALIZAÇÃO ATIVIDADES	Ilha dos Marinheiros, Rio Grande, RS
ENVIO DO RELATORIO PARCIAL	Janeiro de 2021
ENVIO DO RELATORIO FINAL	Abril de 2021

Rio Grande, 04 de maio de 2020.

Alice Teixeira Meirelles Leite
 Coordenadora da CEUA-FURG