

UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALAGOAS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e
Conservação nos Trópicos

MAÑANA FÉLIX SOBRAL

O PAPEL ECOLÓGICO DA TARTARUGA-VERDE: UM MEGAHERBÍVORO
NO AMBIENTE RECIFAL

MACEIÓ – ALAGOAS
SETEMBRO / 2021

MAÑANA FÉLIX SOBRAL

**O PAPEL ECOLÓGICO DA TARTARUGA-VERDE: UM MEGAHERBÍVORO
NO AMBIENTE RECIFAL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos Trópicos, Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde. Universidade Federal de Alagoas, como requisito para obtenção do título de Mestre em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS, área de concentração em Conservação da Biodiversidade Tropical.

Orientador: Prof. Dr. Robson Guimarães Santos

**MACEIÓ – ALAGOAS
SETEMBRO / 2021**

Catálogo na Fonte
Universidade Federal de Alagoas
Biblioteca Central
Divisão de Tratamento Técnico

Bibliotecário: Marcelino de Carvalho Freitas Neto – CRB-4 - 1767

S677p Sobral, Mañana Félix.
O papel ecológico da tartaruga-verde : um megaherbívoro no ambiente recifal /
Mañana Félix Sobral. – 2021.
51 f. : il.

Orientador: Robson Guimarães Santos.
Dissertação (mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Federal de
Alagoas. Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde. Programa de Pós-Graduação
em Diversidade Biológica e Conservação nos Trópicos. Maceió.

Bibliografia: 42-47.

1. Herbivoria. 2. Ecologia alimentar. 3. Nicho isotópico. 4. Quelônio. 5. Papel
ecológico. 6. Recife de corais. I. Título.

CDU: 598.133

Folha de aprovação

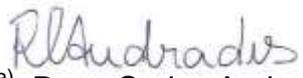
Mañana Felix Sobral

Papel ecológico das tartarugas verdes: um megaherbívoro no ambiente recifal

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos Trópicos, Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde da Universidade Federal de Alagoas, como requisito para obtenção do título de Mestre em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS na área da Biodiversidade.

Dissertação aprovada em 13 de agosto de 2021.


Dr.^(a) Presidente – Robson Guimarães dos Santos/UFAL
Orientador


Dr.^(a) Ryan Carlos Andrades
Co-orientador

 Documento assinado digitalmente
Claudio Luis Santos Sampaio
Data: 17/08/2021 17:02:14-0300
Verifique em <https://verificador.itl.br>
Dr. (ª) – Claudio Luis Santos Sampaio/UFAL


Dr. (ª) – Cristiano Queiroz de Albuquerque/UFERSA


Dr. (ª) – Ricardo Jessouroun de Miranda/UFAL

MACEIÓ - AL

Agosto/2021

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Prof. Dr. Robson Guimarães dos Santos, a oportunidade e confiança de realizar esse trabalho sob sua orientação, ao acolhimento no seu laboratório, a paciência e compreensão durante toda minha trajetória estudantil e a todos os ensinamentos. Expresso aqui minha sincera gratidão.

Agradeço ao meu Co-orientador, Ryan Andrades, por compartilhar seu conhecimento de maneira paciente e atenciosa.

Agradeço a todos os professores do ICBS e do PPG DIBICT que contribuíram para a minha formação.

Agradeço aos membros da banca por terem aceitado participar desta importante fase, contribuindo para a melhoria do trabalho.

Agradeço ao Instituto Biota por fornecerem as amostras e dados das tartarugas utilizadas neste trabalho.

Agradeço imensamente a todos os meus colegas de laboratório pelas conversas, risadas, apoio e os trabalhos executados em equipe. Em especial a Lari, Renata e Kallyne pela amizade e horas dedicadas a triagem e a coleta de material em campo. A minha grande amiga Gabi, por todo apoio e ajuda, sua amizade foi luz nessa jornada. Ao João, pelo suporte com o Qgis e discussões prazerosas. E a Júlia, por todos os dados cedidos do seu trabalho com os drones.

Por fim, agradeço as pessoas mais importantes da minha vida que sempre serão meu porto seguro. Ao meu esposo Saulo, por todo amor e companheirismo, presente em todos os momentos dessa jornada, minha eterna gratidão. Agradeço imensamente ao meu sobrinho Dudu, por toda ajuda e companhia, sua presença trouxe alegria as longas tardes de trabalho no laboratório. Agradeço à minha família, Mãe, irmãos, sobrinhos e cunhadas, pelo carinho, incentivo e compreensão. Aos meus queridos: Pai, Voinho José Félix, Voinha Cecília e Tia Cristina (in memoriam), minha gratidão eterna pela parte de vocês em quem sou.

*... Vim de lá
Pela floresta de algas pude andar
Nem sei como eu vou contar*

*Lá no reino das águas claras
Mágico mundo de joias raras
Meu passeio mais bonito
Tantos cardumes, que maravilha!
Dançando juntos como quadrilha
Onde as cores não têm fim*

*Todos os seres em harmonia
Tudo transborda alegria
Hoje é dia de festa!*

(Jorge Luiz Sant'anna Vercillo)

RESUMO

A herbivoria é um processo essencial para a saúde e resiliência dos recifes, onde produtores primários tem seu crescimento limitado pelo intenso pastoreio de diversos herbívoros. O conhecimento da herbivoria está restrito aos estudos com peixes e ouriços, havendo uma lacuna na compreensão do papel de mega herbívoros, como a tartaruga-verde. A tartaruga-verde é a única espécie de tartaruga marinha que ao longo de sua ontogenia adota uma dieta majoritariamente herbívora. Neste estudo, foi investigado o papel ecológico da tartaruga-verde em ambientes recifais na APA Costa dos Corais, avaliando a ecologia alimentar de juvenis e subadultos. Essa avaliação compreendeu análise da dieta (n = 36), preferência alimentar, comprimento e sobreposição de nicho dos grupos de tartarugas-verdes. Utilizamos a análise de isótopos estáveis de ^{13}C e ^{15}N para ampliar a compreensão das interações tróficas inter e intraespecífica da tartaruga-verde com os demais herbívoros recifais, como também, a contribuição de fontes primárias na dieta. Os resultados mostraram que as algas vermelhas tiveram a maior contribuição relativa na dieta em ambos os grupos, juvenis e subadultos, com destaque para a família Gelidiales que foi a mais preferida. A sobreposição dos nichos foi alta, mas as tartarugas subadultas apresentaram uma maior amplitude de nicho horizontal, refletindo o uso de mais recursos basais. As tartarugas-verdes imaturas desempenham o papel de mega herbívoros removedores de macroalgas em ambientes recifais, atuando como um agente de funções redundantes e possivelmente complementares, em diferentes escalas.

Palavras-chave: Herbivoria, ecologia alimentar, nicho isotópico, *Chelonia mydas*, papel ecológico, recife.

ABSTRACT

Herbivory is an essential process for the health and resilience of reefs, where primary producers have their growth limited by the intense grazing of several herbivores. The knowledge of herbivory is restricted to studies with fish and hedgehogs, with a gap in the understanding of the role of megaherbivores, such as the green turtle. The green turtle is the only species of sea turtle that throughout its ontogeny adopts a mostly herbivorous diet. In this study, the ecological role of the green turtle in reef environments in the APA Costa dos Corais was investigated, evaluating the feeding ecology of juveniles and sub-adults. This evaluation comprised analysis of diet (n = 36), and niche overlap of the green turtle groups. We used $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ stable isotope analysis to broaden the understanding of the inter and intraspecific trophic interactions of the green turtle with other reef herbivores, as well as the contribution of primary sources in the diet. The results showed that red algae had the greatest relative contribution to the diet in both groups, juveniles and sub-adults, with emphasis on the Gelidiales family, which was the most preferred. Niche overlap was high, but sub-adult turtles had a greater horizontal niche breadth, reflecting the use of more basal resources. Immature green turtles play the role of macroalgae scavenger megaherbivores in reef environments, acting as an agent with redundant and possibly complementary functions at different scales.

Keywords: Herbivory, food ecology, isotopic niche, *Chelonia mydas*, ecological role, reef.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Localização da área de estudo APA Costa dos Corais no nordeste do Brasil. As estrelas amarelas demarcam os sítios amostrados para cobertura bentônica. O mapa de calor em azul mostra a densidade de tartarugas marinhas nas áreas de alimentação24
- Figura 2. Seletividade alimentar de tartarugas-verdes juvenis (n = 18) e subadultas (n = 18) medida pelo índice de Manly-Chesson. A proporção de seleção maior que 1 (linha preta horizontal) representa que o item foi positivamente selecionado29
- Figura 3. Média e desvio padrão dos valores isotópicos das fontes alimentares e dos organismos recifais amostrados31
- Figura 4. Áreas de elipse padrão (SEAc) calculadas a partir dos valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ das tartarugas-verdes juvenis e subadultas. O valor da sobreposição dos nichos varia entre 0 e 1, com 0 refletindo ausência de sobreposição e 1, sobreposição total.....32
- Figura S1. Cobertura bentônica das áreas amostradas.....48
- Figura S2. Proporção da contribuição das fontes primárias do modelo de mistura..... 49

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1. Medidas de comprimento curvilíneo da carapaça das tartarugas-
verdes juvenis e subadultas amostradas45
- Tabela 2. Itens amostrados para análise de isótopos estáveis de C e N45
- Tabela 3. Peso relativo (PR%) e frequência de ocorrência (FO%) dos itens
ingeridos pelas tartarugas-verdes juvenis e subadultas, e o percentual da
cobertura bentônica (%)46
- Tabela 4. Valores médios (DP) da concentração de carbono (C%) e nitrogênio
(N%), e valores médios (DP) de isótopos estáveis δC^{13} e δN^{15} para os
organismos recifais e itens alimentares amostrados47

Sumário

1 APRESENTAÇÃO	11
2 REVISÃO DE LITERATURA	12
2.1 A herbivoria nos recifes.....	12
2.2 Megaherbívoros marinhos: Engenheiros ecossistêmicos esquecidos e ameaçados.....	13
2.3 A importância de compreender o papel ecológico da tartaruga-verde para a conservação	15
REFERÊNCIAS.....	17
3 O PAPEL ECOLÓGICO DA TARTARUGA-VERDE: UM MEGAHERBÍVORO NO AMBIENTE RECIFAL	21
3.1 Introdução.....	22
3.2 Material e Métodos	25
3.2.1 Área do estudo.....	25
3.2.2 Áreas de alimentação.....	25
3.2.3 Ecologia alimentar da tartaruga-verde	27
3.2.4 Largura e sobreposição de nicho	28
3.2.5 Preferência alimentar	28
3.2.6 Análises de isótopos estáveis	29
3.2.6.1 Coleta e preparação.....	29
3.2.6.2 Modelos isotópicos	30
3.3 Resultados	30
3.3.1 Cobertura bentônica.....	30
3.3.2 Ecologia alimentar.....	31
3.3.3 Preferência alimentar	31
3.3.4 Variações isotópicas	33
3.4 Discussão	36
3.4.1 Ecologia alimentar: dieta e preferência alimentar.....	36
3.4.2 Relações isotópicas	38
3.4.3 O papel ecológico da tartaruga-verde no ambiente recifal	39
3.5 Conclusão	40
REFERÊNCIAS.....	42
Material suplementar.....	48

1 APRESENTAÇÃO

Nesta dissertação, o papel ecológico da tartaruga-verde, *Chelonia mydas*, como megaherbívoro em ambientes recifais foi investigado através da junção de técnicas complementares, que avaliaram a dieta de tartarugas-verdes em recifes da Área de Proteção Ambiental Costa dos Corais – AL. A finalidade deste estudo foi de colaborar com o entendimento de como as tartarugas-verdes contribuem para a saúde e manutenção de ambientes recifais.

Este trabalho está dividido em duas partes, sendo a primeira uma revisão teórica que inicialmente traz uma abordagem sobre o processo de herbivoria nos recifes e a importância dos herbívoros para a saúde e manutenção do ecossistema. Em seguida abordamos os megaherbívoros como engenheiros ecossistêmicos, a partir de seus traços funcionais. E por fim, destacamos a importância de compreender o papel ecológico da tartaruga-verde como megaherbívoro em seus habitats de alimentação. A segunda parte deste trabalho, consiste em um capítulo no formato de artigo, intitulado como “O papel ecológico da tartaruga-verde: um megaherbívoro no ambiente recifal”. Através da combinação da análise tradicional da dieta com a análise de isótopos estáveis, nós avaliamos os itens alimentares utilizados pelas tartarugas-verdes, a sua preferência alimentar; a sobreposição de nicho intraespecífica, e as relações tróficas interespecíficas.

Nossos resultados mostram que tartarugas-verdes imaturas atuam como megaherbívoros removedores de macroalgas nos recifes, e são importantes na reversão de estados alternativos de recifes dominados por macroalgas. Além disso, nosso trabalho fornece os primeiros registros isotópicos para a APA Costa Corais, servindo como uma linha de base para ações de monitoramento e conservação dos recifes, e comparações com estudos futuros.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 A herbivoria nos recifes

A herbivoria é um processo ecológico que envolve a nutrição do animal, a sobrevivência de grupos vegetais e sua abundância (STENECK, BELLWOOD & HAY, 2017). Os impactos da interação herbívoro-planta advêm principalmente da atividade de forrageio que impacta diretamente na abundância e estrutura dos produtores primários (BAKKER & WOOD et al., 2016; SCOTT et al., 2018). Os efeitos oriundos dessa interação são importantes na estrutura e no funcionamento dos ecossistemas (BAKKER & PAGÈS et al., 2016a; WOOD et al., 2017).

Nos ambientes recifais a herbivoria é um dos principais processos de estruturação das comunidades bentônicas (WABNITZ et al., 2010), sendo essencial para a manutenção e resiliência dos recifes. Neste contexto, os herbívoros são considerados uma das principais forças reguladoras da abundância de macroalgas, com efeitos indiretos e positivos no recrutamento, desenvolvimento e reprodução de corais (BELLWOOD et al., 2004; STENECK, BELLWOOD, & HAY, 2017). A herbivoria gera heterogeneidade nos recifes (BRANDL & BELLWOOD, 2016) e sua intensidade diverge entre os habitats, sendo maior geralmente na crista recifal (FOX & BELLWOOD, 2007; VERGÉS et al., 2011). Os herbívoros podem remover cerca de 20 a 90% da produção primária de algas por dia (CARPENTER, 1988; POORE et al., 2012), sendo uma das maiores taxas de herbivoria dentre os ecossistemas aquáticos e terrestres (POORE et al., 2012).

A diversidade de herbívoros recifais confere maior resiliência ao ambiente devido a complementaridade funcional (LEFCHECK et al., 2019). Estes herbívoros podem ser divididos em grupos funcionais (GF), considerando como seus critérios morfológicos e comportamentais afetam o meio (BELLWOOD ET AL., 2004; BELLWOOD ET al., 2019). Os diversos grupos funcionais de herbívoros recifais desempenham funções diferentes e complementares, e podem ser divididos grosseiramente em: bioerodidores ou escavadores, pastadores e removedores (BELLWOOD et al., 2004; BELLWOOD et al., 2019). Os bioerodidores, representados principalmente por ouriços e peixes papagaios, removem constantemente carbonato da matriz recifal enquanto se alimentam de algas elípticas, expondo a superfície dura do recife, e assim favorecendo a colonização

por novos corais e algas calcárias. O grupo dos organismos pastadores forrageiam algas turfs e sedimentos, limpando o substrato para o assentamento de corais. Os removedores retiram macroalgas maduras, controlando o crescimento excessivo e evitando o sombreamento de corais (BELLWOOD et al., 2004; BURKEPILE & HAY 2010; GREEN & BELLWOOD; 2009).

Embora os grupos funcionais de herbívoros descritos acima agreguem as espécies com base em como removem o material, baseando-se numa ampla classificação morfológica-funcional, normalmente eles não contemplam quais recursos estão sendo ingeridos, digeridos e pressionados (BELLWOOD et al., 2019). Para além das limitações dos GF de herbívoros recifais, há muitos fatores envolvidos na relação herbívoro-produtor que vão influenciar na intensidade e magnitude dos impactos, e seus efeitos oriundos. Ou seja, a função de espécies herbívoras, inclusive de um mesmo GF, vão apresentar variações específicas de acordo com as forças reguladoras, a quais herbívoros e produtores primários estão sujeitos. Por exemplo, a qualidade nutricional e os mecanismos de defesa dos produtores primários, podem influenciar na escolha alimentar dos herbívoros (FORBES, 1996; POORE et al., 2012, ESTEBAN et al., 2020), assim como o tamanho, mobilidade e eficiência alimentar dos consumidores (BAKKER et al., 2016a; ESTES et al., 2016).

Muitos estudos destacam os grandes herbívoros como agentes críticos para a manutenção de seus ecossistemas, devido a potência dos efeitos decorrentes do seu tamanho (BAKKER et al., 2006; ESTES et al., 2016). No entanto, a função de megaherbívoros em ambientes recifais começou a ser explorada recentemente e ainda permanece pouca compreendida. Os poucos estudos sugerem que a tartaruga-verde pode desempenhar uma função ecológica importante nos recifes, sobretudo pelas demandas impostas pelo seu tamanho, e destacam como o declínio populacional e as atuais ameaças podem afetar a compreensão do papel ecológico destes animais (CARDONA, CAMPOS & VELÁSQUEZ-VACCA 2020; GOATLEY, HOEY & BELLWOOD, 2012; WABNITZ et al., 2010).

2.2 Megaherbívoros marinhos: Engenheiros ecossistêmicos esquecidos e ameaçados

Grandes herbívoros são destacados pela capacidade que seus impactos tem em alterar a estrutura e o funcionamento de seus ecossistemas, e por isso são considerados engenheiros ecossistêmicos (WRIGHT & JONES, 2006; ASNER et al.,

2009; ESTES et al., 2016). A intensidade e magnitude dos impactos do forrageio por megaherbívoros estão ligadas ao seu tamanho, que acarreta em grandes requerimentos nutricionais e de espaço, levando a conexão entre ecossistemas com ampla redistribuição de nutrientes e energia (BAKKER et al., 2006; ESTES et al., 2016).

Os megaherbívoros aquáticos não são tão numerosos quanto os terrestres, e quando limitamos ao ambiente marinho, esse número reduz ainda mais, ficando restrito aos sirênios marinhos e às tartarugas-verdes (BAKKER & PAGÈS et al., 2016b). Sabemos que esses megaherbívoros marinhos são capazes de impactar profundamente as comunidades de angiospermas marinhas, podendo alterar a produtividade e a composição de espécies, reduzir a complexidade estrutural, acelerar o ciclo de nutrientes e revolver o substrato (ARAGONES et al., 2006; BAKKER, WOOD, et al., 2016; KELKAR et al., 2013; MORAN & BJORN DAL 2005). A alta densidade populacional ou a escassez desses megaherbívoros podem ter efeitos profundos no ecossistema, levando-o ao colapso total, seja pelo excesso de pastoreio, ou pela perda de funções essenciais para manutenção do sistema (CHRISTIANEN et al., 2014; JACKSON, 2001).

Por pelo menos três séculos, tartarugas e sirênios marinhos foram severamente explorados, com suas populações dizimadas e sendo reduzidas a uma pequena fração de seus valores históricos. Essas reduções massivas ocorreram há muitas gerações, e a memória da existência destas grandes populações caíram no esquecimento, tornando-os vítimas da síndrome da mudança da linha de base (BJORN DAL & BOL TEN, 2003; JACKSON et al., 2001). Provavelmente, este tenha sido um dos principais fatores, que por muitas décadas, mantiveram o foco dos estudos de ecologia funcional desses herbívoros apenas em prados de angiospermas marinha, onde populações remanescentes estavam mais presentes (ex.: Aragonés; Marsh, 1999; Aragonés et al., 2006; Kelkar et al., 2013; Moran Bjorndal, 2005; Skilleter; Wegscheidl; Lanyon, 2007; Tayler et al., 1984).

Atualmente, na lista da IUCN (União Internacional para a Conservação da Natureza), sirênios e tartarugas-verdes estão classificados mundialmente como vulneráveis e ameaçadas de extinção, respectivamente (DEUTSCH; SELF-SULLIVAN; MIGNUCCI-GIANNONI, 2008; DIAGNE, 2015; MARSH SOBTZICK et al., 2019; SEMINOF, 2004). Esforços conservacionistas, para recuperar populações

em declínio, vem mostrando resultados promissores em algumas localidades, especialmente para tartarugas-verdes (CHALOUPIKA et al., 2008; WEBER et al., 2014). Mas, ameaças locais e globais, as espécies e aos ecossistemas em que habitam, exigem que as estratégias e as metas de recuperação abranjam a espécie e seus habitats (BJORNDAL & BOLTEN, 2003; LOTZE et al., 2011).

Embora o conhecimento do papel ecológico desses megaherbívoros tenha aumentado nas últimas décadas, a maioria dos estudos se concentram principalmente em prados de angiospermas marinhas (ex.: Aragonés et al., 2006; Christianen et al., 2014; Christianen et al., 2012; Kelkar et al., 2013; Moran & Bjorndal, 2005; Skilleter, Wegscheidl & Lanyon 2007), havendo poucos estudos que exploram a herbivoria de megaherbívoros em ambientes recifais (CARDONA, CAMPOS, & VELÁSQUEZ-VACCA 2020; GOATLEY, HOEY & BELLWOOD, 2012; WABNITZ et al., 2010). Considerando que os sirênios marinhos comumente utilizam estuários e bancos de angiospermas marinhas para alimentação (REYNOLDS, 2002; LIMA et al., 2011), é possível considerar que em muitos locais o principal megaherbívoro recifal atuante seja a tartaruga-verde.

2.3 A importância de compreender o papel ecológico da tartaruga-verde para a conservação

A função de uma espécie está incorporada ao conceito Eltoniano de nicho ecológico, visto como resultado das interações bióticas dentro de uma comunidade sob uma ótica trófica, classificando os organismos em produtores, consumidores e decompositores (ELTON, 2001). Essa ideia de nicho está ligada a uma perspectiva mais ampla do papel ecológico de uma espécie, que pode ser visto pela sua contribuição na construção e na manutenção do sistema ecológico (JAX; SETALA, 2005). Embora o conceito de nicho tenha sido reformulado com o tempo (HUTCHINSON, 1957; 1978), sua ligação com papel ecológico se manteve, principalmente por conta do uso dos recursos em um espaço delimitado.

A alimentação é uma das principais maneiras com que os organismos interagem e alteram o ambiente. Numa perspectiva mais ampla, o modo como um organismo se alimenta determina em grande parte a sua função dentro do ecossistema (JAX & SETALA, 2005). Neste contexto, considerar os atributos que a tartaruga-verde tem

como megaherbívoro, ressalta a importância de conhecer o seu papel ecológico, e assim entender como ela contribuí para manutenção dos ecossistemas que utiliza (BJORNDAL & BOLTEN, 2003).

A compreensão do papel ecológico da tartaruga-verde como megaherbívoro em seus habitats de alimentação, pode fornecer informações para o estabelecimento de metas mais significativas na recuperação de populações ecologicamente funcionais. Isto é possível, porque o entendimento do papel ecológico permite enxergar a conservação da espécie integrada a manutenção e a funcionalidade do sistema. Essa visão integrada de conservação é necessária, devido as grandes mudanças que vem ocorrendo nos ecossistemas marinhos em todo o mundo, afetando suas funcionalidades, capacidade de suporte e poder de resiliência (BELLWOOD et al., 2004; HUGHES et al., 2007; ORTH et al., 2006). Além disso, a compreensão do papel ecológico permitir projeções futuras e estimar o que perdemos em termos de estrutura e função do ecossistema (BJORNDAL & BOLTEN, 2003).

REFERÊNCIAS

ARAGONES, Lemnuel; MARSH, Helene. Impact of dugong grazing and turtle cropping on tropical seagrass communities. **Pacific conservation biology**, v. 5, n. 4, p. 277-288, 1999.

ARAGONES, L. V. et al. Dugong grazing and turtle cropping: Grazing optimization in tropical seagrass systems? **Oecologia**, v. 149, n. 4, p. 635–647, 2006.

ARTHUR, Karen E.; BOYLE, Michelle C.; LIMPUS, Colin J. Ontogenetic changes in diet and habitat use in green sea turtle (*Chelonia mydas*) life history. **Marine Ecology Progress Series**, v. 362, p. 303-311, 2008.

ASNER, Gregory P. et al. Large-scale impacts of herbivores on the structural diversity of African savannas. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. 12, p. 4947-4952, 2009.

BAKKER, Elisabeth S. et al. Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. **Ecology letters**, v. 9, n. 7, p. 780-788, 2006.

BAKKER, Elisabeth S. et al. Herbivory on freshwater and marine macrophytes: a review and perspective. **Aquatic Botany**, v. 135, p. 18-36, 2016.

BAKKER, Elisabeth S. et al. Assessing the role of large herbivores in the structuring and functioning of freshwater and marine angiosperm ecosystems. **Ecography**, v. 39, n. 2, p. 162-179, 2016.

BELLWOOD, David R. et al. Confronting the coral reef crisis. **Nature**, v. 429, n. 6994, p. 827-833, 2004.

BELLWOOD, D. R. et al. The meaning of the term 'function' in ecology: A coral reef perspective. **Functional Ecology**, v. 33, n. 6, p. 948–961, 2019.

BJORNDAL, K. A.; BOLTEN, A. B. From ghosts to key species: Restoring sea turtle populations to fulfill their ecological roles. **Marine Turtle Newsletter**, n. 100, p. 16–21, 2003.

BRANDL, S. J.; BELLWOOD, D. R. Microtopographic refuges shape consumer-producer dynamics by mediating consumer functional diversity. **Oecologia**, v. 182, n. 1, p. 203–217, 2016.

BURKEPILE, Deron E.; HAY, Mark E. Herbivore vs. nutrient control of marine primary producers: Context-dependent effects. **Ecology**, v. 87, n. 12, p. 3128-3139, 2006.

BURKEPILE, Deron E.; HAY, Mark E. Herbivore species richness and feeding

complementarity affect community structure and function on a coral reef. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 105, n. 42, p. 16201-16206, 2008.

BURKEPILE, D. E.; HAY, M. E. Impact of herbivore identity on algal succession and coral growth on a Caribbean reef. **PLoS ONE**, v. 5, n. 1, 2010.

CARDONA, L.; CAMPOS, P.; VELÁSQUEZ-VACCA, A. Contribution of green turtles *Chelonia mydas* to total herbivore biomass in shallow tropical reefs of oceanic islands. **PLoS ONE**, v. 15, n. 1, p. 10–12, 2020.

CARPENTER, R. C. Mass mortality of a Caribbean sea urchin: Immediate effects on community metabolism and other herbivores. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 85, n. 2, p. 511–514, 1988.

CHALOUPKA, M. et al. Encouraging outlook for recovery of a once severely exploited marine megaherbivore. **Global Ecology and Biogeography**, v. 17, n. 2, p. 297–304, 2008.

CHRISTIANEN, M. J. A. et al. Marine megaherbivore grazing may increase seagrass tolerance to high nutrient loads. **Journal of Ecology**, v. 100, n. 2, p. 546–560, 2012.

CHRISTIANEN, Marjolijn JA et al. Habitat collapse due to overgrazing threatens turtle conservation in marine protected areas. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 281, n. 1777, p. 20132890, 2014.

DEUTSCH, C. J.; SELF-SULLIVAN, C.; MIGNUCCI-GIANNONI, A. *Trichechus manatus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e. T22103A9356917. 2008.

ELTON, Charles S. **Animal ecology**. University of Chicago Press, 2001.

ESTES, J. A. et al. Trophic downgrading of planet earth. **Science**, v. 333, n. 6040, p. 301–306, 2011.

ESTES, James A. et al. Megafaunal impacts on structure and function of ocean ecosystems. **Annual Review of Environment and Resources**, v. 41, p. 83-116, 2016.

FOX, R. J.; BELLWOOD, D. R. Quantifying herbivory across a coral reef depth gradient. **Marine Ecology Progress Series**, v. 339, p. 49–59, 2007.

GOATLEY, C. H. R.; HOEY, A. S.; BELLWOOD, D. R. The role of turtles as coral reef macroherbivores. **PLoS ONE**, v. 7, n. 6, p. 1–13, 2012.

GREEN, Alison L.; BELLWOOD, David R. (Ed.). **Monitoring functional groups of herbivorous reef fishes as indicators of coral reef resilience: a practical guide for coral reef managers in the Asia Pacific region**. IUCN, 2009.

HATCHER, B. G.; LARKUM, A. W. D. An experimental analysis of factors controlling

the standing crop of the epilithic algal community on a coral reef. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 69, n. 1, p. 61–84, 1983.

HAWKES, C. V.; SULLIVAN, J. J. The Impact of Herbivory on Plants in Different Resource Conditions: A Meta-Analysis. **Ecology**, v. 82, n. 7, p. 2045, 2001.

HOWELL, Lyndsey N. et al. Ontogenetic shifts in diet and habitat of juvenile green sea turtles in the northwestern Gulf of Mexico. **Marine Ecology Progress Series**, v. 559, p. 217-229, 2016.

HUGHES, Terence P. et al. Phase shifts, herbivory, and the resilience of coral reefs to climate change. **Current biology**, v. 17, n. 4, p. 360-365, 2007.

JACKSON, Jeremy BC. What was natural in the coastal oceans?. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 98, n. 10, p. 5411-5418, 2001.

JACKSON, J. B. C. et al. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. **Science**, v. 293, n. 5530, p. 629–637, 2001.

JAX, Kurt. Function and “functioning” in ecology: what does it mean?. **Oikos**, v. 111, n. 3, p. 641-648, 2005.

KELKAR, Nachiket et al. Green turtle herbivory dominates the fate of seagrass primary production in the Lakshadweep islands (Indian Ocean). **Marine Ecology Progress Series**, v. 485, p. 235-243, 2013.

LEFCHECK, Jonathan S. et al. Tropical fish diversity enhances coral reef functioning across multiple scales. **Science advances**, v. 5, n. 3, p. eaav6420, 2019.

LOTZE, H. K. et al. Recovery of marine animal populations and ecosystems. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 26, n. 11, p. 595–605, 2011.

MARSH, Helene et al. **Monitoring dugongs within the Reef 2050 Integrated Monitoring and Reporting Program: final report of the dugong team in the megafauna expert group**. Great Barrier Reef Marine Park Authority, 2019.

MORAN, K. L.; BJORN DAL, K. A. Simulated green turtle grazing affects structure and productivity of seagrass pastures. **Marine Ecology Progress Series**, v. 305, p. 235–247, 2005.

ORTH, R. J. et al. A global crisis for seagrass ecosystems. **BioScience**, v. 56, n. 12, p. 987–996, 2006.

POORE, A. G. B. et al. Global patterns in the impact of marine herbivores on benthic primary producers. **Ecology Letters**, v. 15, n. 8, p. 912–922, 2012.

SCOTT, A. L. et al. The role of herbivory in structuring tropical seagrass ecosystem service delivery. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, n. February, p. 1–10, 2018.

SKILLETER, Greg A.; WEGSCHEIDL, Carla; LANYON, Janet M. Effects of grazing

by a marine mega-herbivore on benthic assemblages in a subtropical seagrass bed. **Marine Ecology Progress Series**, v. 351, p. 287-300, 2007.

VERGÉS, A. et al. Spatial patterns in herbivory on a coral reef are influenced by structural complexity but not by algal traits. **PLoS ONE**, v. 6, n. 2, 2011.

WABNITZ, C. C. C. et al. Ecosystem structure and processes at Kaloko Honoko-hau, focusing on the role of herbivores, including the green sea turtle *Chelonia mydas*, in reef resilience. **Marine Ecology Progress Series**, v. 420, p. 27–44, 2010.

WEBER, S. B. et al. Recovery of the South Atlantic's largest green turtle nesting population. **Biodiversity and Conservation**, v. 23, n. 12, p. 3005–3018, 2014.

WOOD, K. A. et al. Herbivore regulation of plant abundance in aquatic ecosystems. **Biological Reviews**, v. 92, n. 2, p. 1128–1141, 2017.

WRIGHT, J. P.; JONES, C. G. The concept of organisms as ecosystem engineers ten years on: Progress, limitations, and challenges. **BioScience**, v. 56, n. 3, p. 203–209, 2006.

3 O PAPEL ECOLÓGICO DA TARTARUGA-VERDE: UM MEGAHERBÍVORO NO AMBIENTE RECIFAL

Mañana Félix Sobral^a, Ryan Andrades^b, Robson Guimarães dos Santos^a

^a Laboratório de Biologia Marinha e Conservação, Universidade Federal de Alagoas, Av. Lourival Melo Mota, s/n, Cidade Universitária, 57072-900, Maceió, AL, Brasil;

^b Laboratório de Ictiologia, Departamento de Oceanografia e Ecologia, Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória, Espírito Santo, Brazil

Resumo

A herbivoria é um processo essencial para a saúde e resiliência dos recifes, onde produtores primários tem seu crescimento limitado pelo intenso pastoreio de diversos herbívoros. O conhecimento da herbivoria está restrito aos estudos com peixes e ouriços, havendo uma lacuna na compreensão do papel de megaherbívoros, como a tartaruga-verde, neste processo. A tartaruga-verde é a única espécie de tartaruga marinha que ao longo de sua ontogenia adota uma dieta majoritariamente herbívora. Neste estudo, foi investigado o papel ecológico da tartaruga-verde em ambientes recifais na APA Costa dos Corais, avaliando a ecologia alimentar de juvenis e subadultos. Essa avaliação compreendeu análise da dieta (n = 36), preferência alimentar e, comprimento e sobreposição de nicho dos grupos de tartarugas-verdes. Utilizamos a análise de isótopos estáveis de ¹³C e ¹⁵N para ampliar a compreensão das interações tróficas inter e intraespecífica da tartaruga-verde com os demais herbívoros recifais, como também, a contribuição de fontes primárias na dieta. Os resultados mostraram que as algas vermelhas tiveram a maior contribuição relativa na dieta em ambos os grupos, juvenis e subadultos, com destaque para a família Gelidiales que foi a mais preferida. A sobreposição dos nichos foi alta, mas as tartarugas subadultas apresentaram uma maior amplitude de nicho horizontal, refletindo o uso de mais recursos basais. As tartarugas-verdes imaturas desempenham o papel de megaherbívoros removedores de macroalgas em ambientes recifais, atuando como um agente de funções redundantes e possivelmente complementares, em diferentes escalas.

Palavras-chave: Herbivoria, ecologia alimentar, nicho isotópico, *Chelonia mydas*, papel ecológico, ambiente recifal

3.1 Introdução

A herbivoria é um processo essencial para a manutenção de ecossistemas marinhos (Burkepile & Hay 2008; Wabnitz et al., 2010). Em ambientes recifais a elevada produtividade primária sustenta uma das maiores taxas de herbivoria já registradas, com uma redução média de 68% na abundância de produtores primários (Poore et al., 2012). Esse alto consumo é conduzido por uma diversidade de herbívoros que controlam o crescimento de macroalgas, abrindo espaço para o assentamento de corais e conferindo saúde e resiliência aos recifes (Burkepile & Hay 2008; Ledlie et al. 2007). A compreensão do processo de herbivoria em ambientes recifais é baseada principalmente em estudos realizados com peixes e ouriços (ex.: Hixon & Brostoff, 1983; McClanahan, 1990; Ledlie, 2007), enquanto que poucos estudos investigaram o papel ecológico de grandes herbívoros marinhos em ambientes recifais (Cardona et al., 2020; Goatley et al., 2012).

Os únicos megaherbívoros marinhos, sirênios (dugongs e peixe-boi) e tartarugas-verdes (*Chelonia mydas*) possuem hábitos costeiros, utilizando recifes, prados de angiospermas marinhas e estuários como áreas de alimentação (Best, 1981). Historicamente, estes megaherbívoros sofreram drásticas reduções em suas populações, restando uma pequena fração de seus valores históricos (Bjorndal & Bolten, 2003; Jackson et al., 2001; Seminoff et al., 2004). A extinção funcional de populações de tartarugas-verdes tem sido apontada como um dos fatores para o aumento da vulnerabilidade e do colapso de prados de angiospermas marinhas (Jackson et al., 2001; Preen, 1995). Isto porque a severa redução populacional das tartarugas-verdes diminuí a pressão de forrageamento sobre os prados de angiospermas, levando ao aumento do fluxo de matéria orgânica e nutrientes no sedimento, o que favorece a colonização por fungos patológicos e promove hipóxia do ambiente (Moran & Bjorndal, 2005; Zieman et al., 1999). O papel ecológico dos megaherbívoros marinhos foi mais bem estudado em comunidades de angiospermas marinhas (ex.: Thayer et al., 1984; Moran, Bjorndal; 2005; Aragonés et al., 2006; Bakker et al., 2016). Sabe-se que eles influenciam profundamente a dinâmica e complexidade estrutural do ecossistema, pois são capazes de alterar a composição de espécies, aumentar a qualidade nutricional e encurtar a ciclagem de nutrientes (Moran e Bjorndal 2005; Scott et al., 2020; Wood et al. 2017).

Em ambientes recifais, as tartarugas-verdes foram incluídas em alguns poucos estudos de herbivoria e todos eles levantaram o potencial herbívoro que suas grandes populações deviam exercer no passado (Cardona et al., 2020; Goatley et al., 2012; Wabnitz et al. 2010). A tartaruga-verde pode ser um herbívoro mais generalista, exibindo funções redundantes a de outros herbívoros e servindo como uma peça fundamental na manutenção da resiliência dos ecossistemas recifais (Goatley et al., 2012). Além disso, seu tamanho fornece uma combinação ímpar de mobilidade e alta taxa de retirada de biomassa do ambiente recifal (Goatley et al., 2012). O entendimento da redundância trófica dentro das comunidades de herbívoros recifais é um caminho para compreensão do papel ecológico da tartaruga-verde nestes ambientes.

A tartaruga-verde é a única espécie de tartaruga-marinha a desenvolver uma dieta preferencialmente herbívora ao longo de sua ontogenia (Bjorndal, 1997; Jones; Seminoff, 2013). Quando recrutadas para zona nerítica, tendem a mudar sua dieta onívora e explorar outros itens alimentares de acordo com a disponibilidade no novo hábitat, desenvolvendo uma dieta principalmente herbívora (Bolten et al., 2003; Snover, 2008). A presença de matéria animal na dieta de juvenis foi observada em alguns estudos, especialmente em locais de águas mais frias, demonstrando que a transição para a herbivoria pode não ocorrer de forma abrupta (Cardona et al., 2009; Carman et al., 2012). Neste caso, juvenis recém-recrutados podem ocupar nichos ligeiramente distintos dos animais mais velhos já estabelecidos no ambiente recifal (Arthur et a., 2008).

O nicho ecológico tem sido investigado através da análise de isótopos estáveis (AIE), com dados isotópicos, comumente $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$, representados graficamente em um “ δ -espaço” a partir das assinaturas isotópicas do organismo, que refletem informações direta da sua alimentação (eixo bionômico) e do seu habitat (eixo cenopoético). A AIE também tem sido aplicada para avaliar outras características ecológicas baseada em nicho, como variações inter e intraespecífica e relações tróficas (Jackson et al., 2011; Layman et al. 2007; Newsome et al. 2007). Os isótopos de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ são os mais utilizados nos estudos ecológicos por serem bons descritores da estrutura trófica em comunidades biológicas (Reich., 2008). O $\delta^{13}\text{C}$ é um bom indicador das possíveis fontes primárias utilizada pelos consumidores, isto porque os produtores incorporam em seus tecidos taxas diferentes de ^{12}C e ^{13}C , e as taxas de fracionamento destes isótopos são

relativamente baixas em cada transferência trófica. Já $\delta^{15}\text{N}$, determinado pela razão de $^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$, são bons indicadores do nível trófico ocupado pelo organismo, por causa do enriquecimento trófico de ^{15}N que é em média 3 a 5‰ maior nos tecidos do consumidor em relação ao de sua presa (McCutchan et al., 2003; Peterson & Fry 1987). A combinação de metodologias clássicas de avaliação da dieta com AIE pode ajudar na aquisição de um maior entendimento das funções exercidas pelas tartarugas-verdes no ambiente recifal.

Entender o papel das tartarugas-verdes no ambiente recifal é fundamental para fornecer informações que possam gerar medidas de manejo que levem em consideração não apenas a espécie, mas também a sua interação com os diferentes componentes do ecossistema. Estas informações se fazem ainda mais essenciais dentro de um cenário em que podemos observar sinais promissores de recuperação de algumas populações de tartarugas-verdes (Chaloupka et al., 2008; Troëng & Rankin 2005; Weber et al., 2014). Devido ao atual estado de degradação que os habitats costeiros se encontram (Hughes et al., 2007; Orth et al., 2006), estes podem ser incapazes de sustentar crescentes populações de tartarugas-verdes (Bjorndal & Bolten, 2003). Este fato revela a urgência de compreendermos o papel ecológico da tartaruga-verde como um megaherbívoro em seus habitats de alimentação.

Neste estudo, investigamos o papel ecológico da tartaruga-verde em ambientes recifais, na Área de Proteção Ambiental Costa dos Corais (APACC) no nordeste do Brasil. Combinamos a análise tradicional da dieta, que possibilita a identificação e quantificação dos itens ingeridos em curto espaço de tempo, com a análise de isótopos estáveis, que fornece informações sobre a dieta, o nicho isotópico e posicionamento trófico. Com a combinação destas duas metodologias nós pretendemos avaliar: i) os itens alimentares utilizados; ii) preferência alimentar; iii) a sobreposição de nicho; iv) as variações isotópicas entre juvenis e subadultas e v) relações tróficas interespecíficas.

3.2 Material e Métodos

3.2.1 Área do estudo

O estudo foi realizado na Área de Proteção Ambiental Costa dos Corais (APACC), localizada entre os municípios de Tamandaré no estado de Pernambuco ($8^{\circ}42'16''$ S, $35^{\circ}40'40''$ W) e o norte de Maceió no estado de Alagoas ($9^{\circ}32'51''$ S, $35^{\circ}36'59''$ W). A APACC é maior unidade de conservação federal marinha costeira do Brasil e possui extensos recifes rasos, do tipo franja, dispostos paralelos e próximos a costa (Leão et al., 2018) que servem de abrigo e área de alimentação para uma diversidade de organismos, incluindo tartarugas-marinhas.

Os registros de encalhes ao longo da APA Costa dos Corais sugerem que a tartaruga-verde, *Chelonia mydas*, é a espécie mais abundante na região e representa cerca de 87% dos encalhes de tartarugas de maio de 2018 a fevereiro de 2020, colhidos durante o Programa de Monitoramento de Praias (PMP) realizado pelo Instituto Biota de Conservação. A APACC recebe tartarugas-verdes provenientes de pelo menos quatro sítios de nidificação no Atlântico: Guiné-Bissau, Ilha de Ascensão, Ilha de Trindade e Suriname (De Almeida et al., 2021). A maior parte das tartarugas-verdes encontradas na APACC correspondem à indivíduos sexualmente imaturos (87,2%), com comprimento curvilíneo da carapaça (CCC) variando de 25 a 85 cm (Méd = 52,38; DP = \pm 12,8). Os indivíduos adultos representaram cerca de 12,8% e apresentam uma média de CCC = 102,7 (DP = \pm 9,64). A APACC pode compreender uma importante área para o desenvolvimento de tartarugas-verdes no nordeste do Atlântico Sul, fornecendo alimentação e abrigo.

3.2.2 Áreas de alimentação

Para avaliar a disponibilidade de alimento para as tartarugas verdes foi avaliada a cobertura bentônica em três áreas na porção central da APACC. Para a determinação das áreas a serem amostradas foram realizados sobrevoos de drone para identificação das áreas com maior agregação de tartarugas marinhas. Para isso foram feitos sobrevoos ao longo da porção central da APACC. Em cada sobrevoos foram avaliados transects de 120m de largura perpendiculares à linha de costa que se estendiam até o cordão recifal. Estes transectos foram distribuídos de forma aleatória cobrindo 20% da área de estudo. Todos os sobrevoos foram realizados entre 14h e 17h, durante maré alta, no período de novembro de 2019 a fevereiro de

2020. Durante o sobrevoo toda a extensão do transect foi fotografada, utilizando câmera posicionada em um ângulo de 90°, e as tartarugas marinhas encontradas foram posteriormente quantificadas. Para avaliação geográfica da abundância das tartarugas marinhas foram gerados mapas de calor, considerando a abundância de indivíduos nos transects. Os mapas foram gerados no programa de geoprocessamento QGIS 3.1 e aplicado o algoritmo de Kernel com valores de prevalência como peso para elaboração do mapa de calor.

A avaliação da disponibilidade de alimento para as tartarugas verdes foi realizada nas três áreas na porção central da APACC. Além das questões logísticas, as áreas foram selecionadas utilizando dois critérios: i) distribuição espacial, sendo escolhidas áreas em três localidades distintas de maneira a tentar captar variações locais na cobertura bentônica; e ii) foram selecionadas áreas com maior densidade de tartarugas marinhas durante o período avaliado (Figura 1). A cobertura bentônica foi realizada nos meses de janeiro e fevereiro de 2020, através de mergulhos com snorkel nos recifes e avaliada pelo método de fotoquadrados. Foram fotografados 100 quadrados (25 x 25 cm) ao longo de dez transects com comprimento de 10m que foram distribuídos aleatoriamente em cada área. As imagens foram transferidas para o programa CPCe (Coral Point Count with Excel extensions; Kohler & Gill, 2006), onde foram analisados e identificados 20 pontos distribuídos aleatoriamente para estimar a cobertura relativa dos grupos de organismos encontrados, a fim de avaliar os recursos disponíveis para alimentação das tartarugas-verdes.

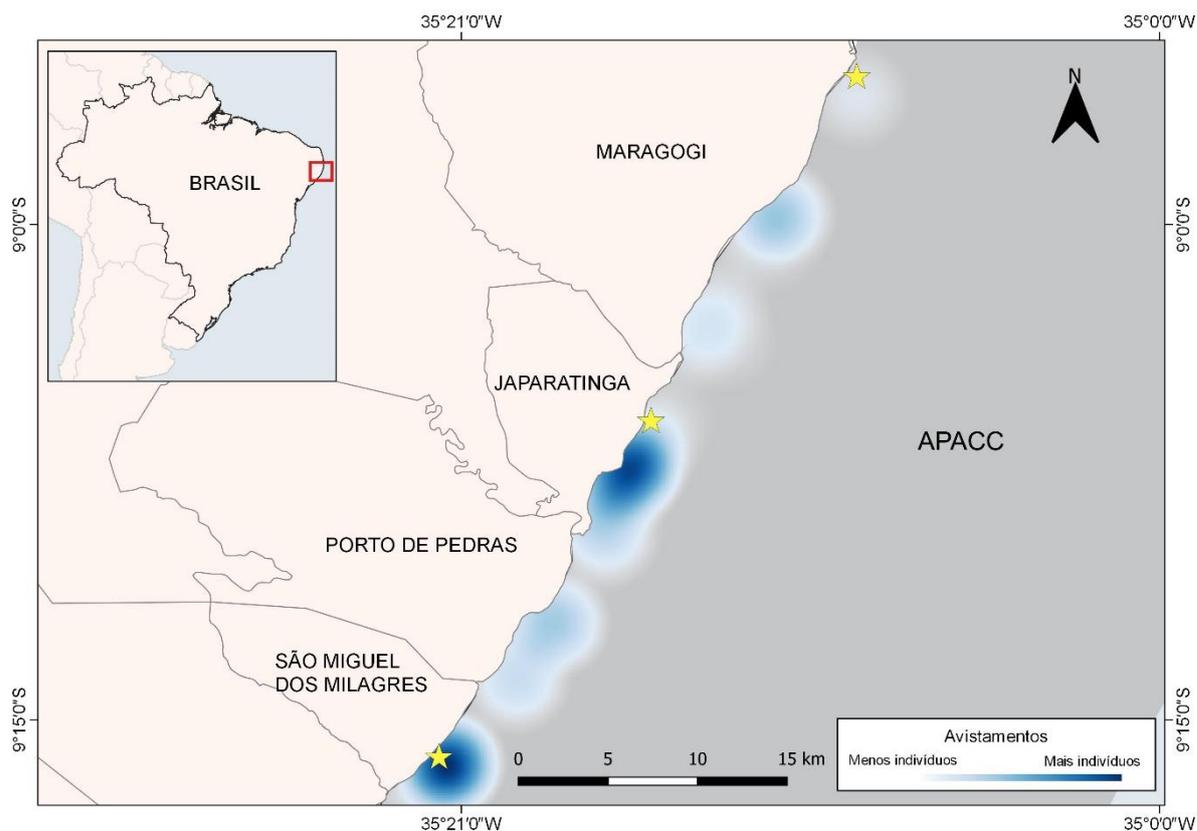


Figura 1: Localização da área de estudo APA Costa dos Corais no nordeste do Brasil. As estrelas amarelas demarcam os sítios amostrados para cobertura bentônica. O mapa de calor em azul mostra a densidade de tartarugas marinhas nas áreas de alimentação.

3.2.3 Ecologia alimentar da tartaruga-verde

Os dados e as amostras de 36 tartarugas marinhas foram obtidos a partir de animais encontrados encalhados mortos na área de estudo, durante maio de 2018 a fevereiro de 2020. Os animais foram recolhidos dentro do âmbito do Projeto de Monitoramento de Praia realizado diariamente pelo Instituto Biota de Conservação. O comprimento curvilíneo da carapaça (CCC) foi mensurado (Wyneken, 2001), e utilizado para separar as tartarugas-verdes imaturas em juvenis ($CCC < 45$ cm; $n = 18$) e subadultas ($60 < CCC < 80$; $n = 18$) com base nos dados de encalhes (Tabela S1).

Os conteúdos estomacais foram coletados, pesados e preservados em solução formalina a 10%, exceto o conteúdo intestinal que não foi armazenado. O conteúdo estomacal de cada indivíduo foi homogeneizado e para a análise de dieta foram retirados 50g. Os itens foram identificados até o menor nível taxonômico possível e quantificados através da frequência de ocorrência (FO%) e do peso úmido relativo

(PR%). Nos casos em que o peso total do conteúdo foi inferior a 50g todo o conteúdo do estômago foi utilizado.

3.2.4 Largura e sobreposição de nicho

O peso relativo dos itens ingeridos para cada classe de tartaruga-verde (juvenis e subadultas) foram utilizados na construção da matriz de dados, considerando o gênero dos itens identificados. Esta matriz foi usada para analisar a largura e sobreposição do nicho. O método de Levins (Levins, 1968), foi utilizado para estimar a largura do nicho, onde B = medida de largura de nicho de Levins; P_j = proporção de indivíduos utilizando o recurso j . O valor de B pode variar de 1 a n , onde n é o número de itens distintos no estômago.

$$B = 1/SP_j^2 \quad (\text{eq.1})$$

Para calcular a sobreposição de nicho foi utilizado o Índice de similaridade de Morisita-Horn (1966), onde CH = índice de similaridade de Morisita-Horn; p_{ij} = proporção do recurso i sobre o total de recursos utilizados pela espécie k , n = número total de recursos ingeridos. O valor de CH varia entre 0 e 1, com 0 refletindo ausência de sobreposição e 1, sobreposição total. Ambas as análises foram realizadas com o pacote “spaa” (Zhang, 2016) no software R (RCore Team, 2020).

$$CH = 2 \sum n_i p_{ij} p_{ik} / \sum n_i p_{ij}^2 + \sum n_i p_{ik}^2 \quad (\text{eq. 2})$$

3.2.5 Preferência alimentar

Na análise de preferência alimentar, o peso relativo dos itens ingeridos por cada grupo de tartaruga foi comparado com o percentual de cobertura dos recursos disponíveis, através do Manly index utilizando o pacote “adehabitatHS” (Calenge, 2020). Os itens foram agrupados a nível de família e ordem para as macroalgas, e filo para os demais grupos de organismos identificados.

3.2.6 Análises de isótopos estáveis

3.2.6.1 Coleta e preparação

Para as análises de isótopos estáveis foram coletados o tecido muscular, extraído da nadadeira anterior, de tartarugas marinhas encontradas mortas nas praias da APACC durante o mesmo PMP (Tabela S1). Além das amostras de tartarugas verdes também foram coletadas amostras de tartarugas oliva (*Lepidochelys olivacea*), tartaruga cabeçuda (*Caretta caretta*) e dos produtores e consumidores primários (Tabela S2). A amostragem dos produtores primários foi direcionada para as macrófitas mais abundantes no ambiente e aquelas que representaram os principais itens alimentares das tartarugas verdes. Os consumidores recifais primários coletados foram anfípodas, associados as macroalgas amostradas, gastrópodes, ouriços-do-mar e peixes (Tabela S2). Nos gastrópodes, apenas o tecido mole foi utilizado, nos ouriços o tecido gonadal, e nos peixes o tecido muscular. Subamostras de anfípodas foram acidificadas com 1M HCl a fim de remover o carbonato inorgânico (CaCO_3) para as análises da assinatura $\delta^{13}\text{C}$.

Após a coleta, as amostras mantidas congeladas a -20°C até o seu preparo. As etapas de preparo foram as mesmas para todas as amostras e consistiram em: lavar com água destilada para a remoção de impurezas; secar em estufa a 60°C por 24h; macerar com o uso de graal e pistilo de porcelana; pesar em balança de alta precisão; e encapsular o material em capsulas de estanho. Todas as amostras foram analisadas para os isótopos estáveis de carbono e nitrogênio utilizando um espectrômetro de massa de razão isotópica. A padronização internacional utilizada para a calibração dos dados são Vienna Peedee Belemnite (VPDB; carbono) e nitrogênio atmosférico (nitrogênio). A composição isotópica é expressa usando a notação δ (delta) em partes por mil (‰), o que representa a diferença da amostra em relação ao valor padrão através da seguinte forma:

$$\delta X = \left[\left(\frac{R_{\text{amostra}}}{R_{\text{padrão}}} \right) - 1 \right] \times 10^3 \quad (\text{eq. 4})$$

onde X é ^{13}C ou ^{15}N e R é a razão correspondente $^{13}\text{C} / ^{12}\text{C}$ para carbono e $^{15}\text{N} / ^{14}\text{N}$ para nitrogênio.

3.2.6.2. Modelos isotópicos

O modelo de mistura 'simmr' (Stable Isotope Mixing Model R; Pernell, 2021) foi utilizado para determinar a contribuição relativa das fontes alimentares a partir dos valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$, concentrações elementares e fatores de enriquecimento trófico (FET). As possíveis fontes alimentares também foram combinadas para formar misturas, fornecendo probabilidades de distribuições de densidade e proporção média. O FET para $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ de *C. mydas* foi $0,17 \pm 0,03$ ‰ e $+2,80 \pm 0,11$ ‰ baseado em análises realizadas em amostras de epiderme da mesma espécie por Seminoff et al. (2006). As potenciais fontes utilizadas nos modelos de mistura para juvenis e subadultas foram baseadas na prevalência de macrófitas na dieta dos indivíduos na área de estudo (veja Tabela 1), são elas: macroalgas vermelhas *Gelidium* e *Gelidiella*, macroalga verdes *Caulerpa*, macroalga parda *Dictyopteris* e grama marinha *Halodule*.

Amplitude do nicho isotópico de juvenis e subadultas foram obtidas a partir das funções disponíveis no pacote SIBER (Stable Isotope Bayesian Ellipses no R, Jackson et al., 2011), onde o espaço do nicho isotópico é definido e as elipses Bayesianas padrão são geradas através das assinaturas de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$. A área padrão da elipse corrigida (SEAc) foi a métrica utilizada para calcular a amplitude do nicho isotópico.

Os valores das assinaturas de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ foram avaliados por meio de ANOVA para identificar variações nos sinais isotópicos entre juvenis e subadultas.

3.3 Resultados

3.3.1 Cobertura bentônica

Os recifes foram dominados por macroalgas, com destaque para algas pardas em Maragogi (17,72%) e São Miguel dos Milagres (19,78%), e algas verdes em Japaratinga (21,96). Em todas as áreas as algas calcárias, *Halimeda sp.* e *Amphiroa sp.*, compreenderam o maior percentual cobertura dentro de seus respectivos filos, Chlorophyta e Rhodophyta (Figura S1), principalmente em Japaratinga. A avaliação da cobertura bentônica revelou que as algas pardas, dominadas pela família Dictyotaceae, são os itens alimentares mais disponíveis para a tartaruga-verde nas áreas de alimentação (Tabela S3).

3.3.2 Ecologia alimentar

A análise da dieta revelou elevada ingestão de algas vermelhas para as duas classes de tamanho das tartarugas-verdes. As tartarugas-verdes juvenis recém-recrutadas (M_d CCC = $39,55 \pm 4,22$ cm DP; $n = 18$) consumiram 22 gêneros de macroalgas e um de angiosperma marinha, e a média do peso do conteúdo estomacal foi de 55,85 g (DP = 42,12 g; mín-máx = 3,52-150,9 g). Os gêneros com maior contribuição relativa foram *Gelidium*, *Gelidiella* e *Halodule* (Tabela S2). Embora o item *Halodule* sp. tenha sido registrado na dieta de 50% dos juvenis ($n = 9$), a ingestão expressiva ocorreu em apenas três indivíduos, sendo o item dominante na dieta destes animais. Tartarugas subadultas (M_d CCC = $66,25 \pm 4,91$ cm DP) ingeriram 23 gêneros de macroalgas, com destaque para *Gelidium*, *Caulerpa* e *Dictyopteris* (Tabela S3), e o peso médio do conteúdo estomacal foi de 262,85 g (DP = 42,12g; mín-máx = 60-525,4 g). De maneira similar ao encontrado entre os juvenis a presença de *Halodule* sp. foi substancial apenas em três indivíduos. Ambas as classes tiveram baixa contribuição de matéria animal (PR < 0,5g).

A largura do nicho trófico foi maior em tartarugas-verdes subadultas do que em recrutas, 3.68 e 2.02, respectivamente. A sobreposição do nicho foi relativamente alta entre os juvenis e os subadultos (Morisita = 0.69) (Figura 4), sendo os itens alimentares mais compartilhados as algas vermelhas dos gêneros *Gelidium* e *Gelidiella*, e a angiosperma marinha *Halodule* sp.

3.3.3 Preferência alimentar

As tartarugas-verdes juvenis e subadultas selecionaram seus itens alimentares demonstrando preferência por algas vermelhas da ordem Gelidiales. O segundo item mais selecionado pelas subadultas foram as algas vermelhas da família Halimniaceae. A angiosperma marinha apareceu como o segundo item mais selecionado pelas juvenis (Figura 2). As tartarugas subadultas também mostram um discreto interesse por algas verdes. As algas pardas, apesar de exibirem uma abundância relativamente alta nas áreas de alimentação, estão sendo evitadas pelas tartarugas de ambas as classes de tamanho.

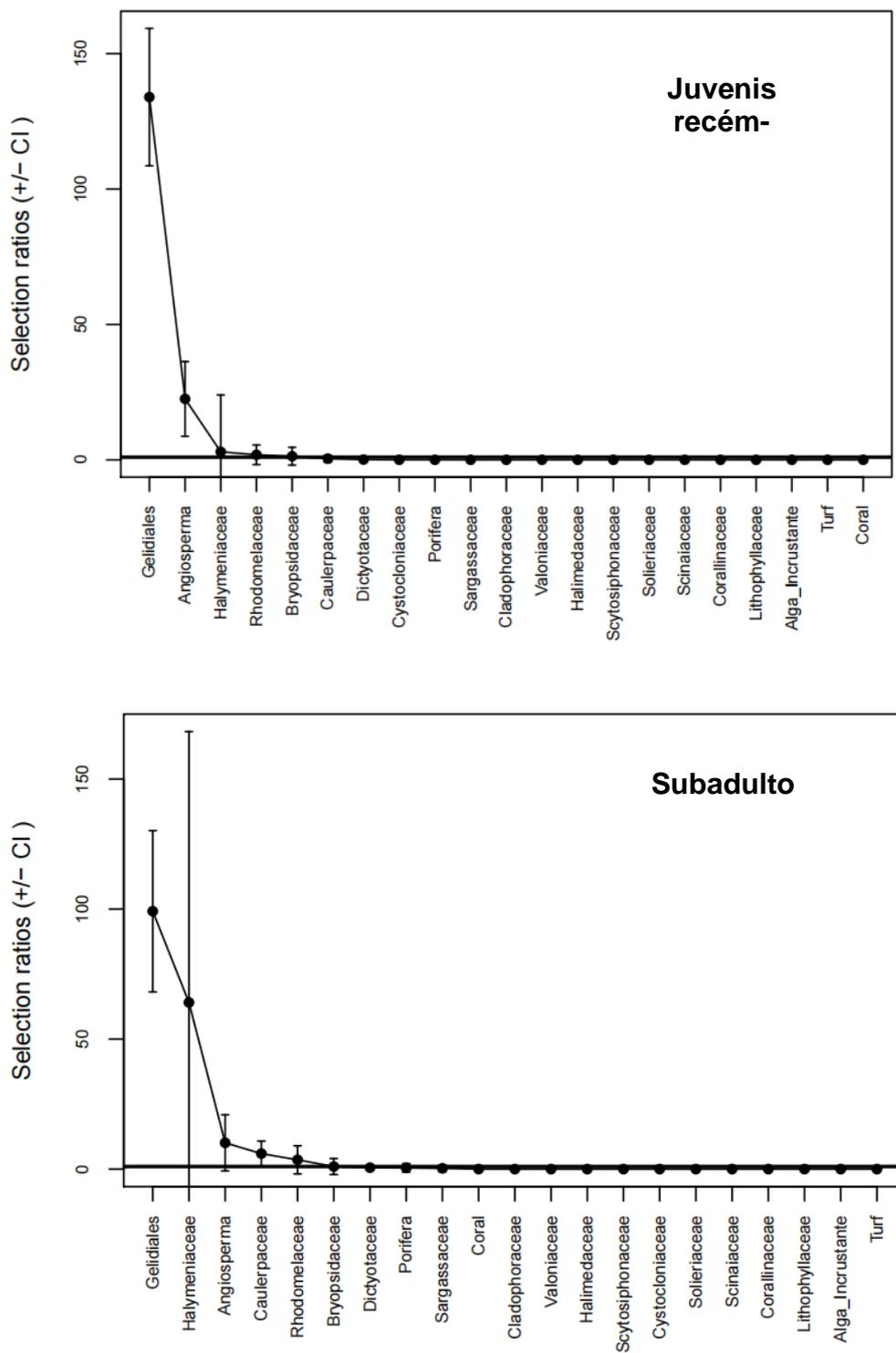


Figura 2. Seletividade alimentar de tartarugas-verdes juvenis (n = 18) e subadultas (n = 18) medida pelo índice de Manly-Chesson. A proporção de seleção maior que 1 (linha preta horizontal) representa que o item foi positivamente selecionado.

3.3.4 Variações isotópicas

3.3.4.1 Assinaturas de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$

As tartarugas-verdes apresentaram assinatura isotópica média semelhante entre as classes juvenis e subadultas, porém distinta dos demais herbívoros (Figura 3; Tabela S4). O intervalo entre os sinais de $\delta^{13}\text{C}$ das tartarugas-verdes foi de -19,59 a -12,95‰ e os valores entre juvenis e subadultas não apresentaram variações significativas ($p > 0.05$). Este grande intervalo nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ indica a utilização de diversos recursos basais pela espécie. O valor máximo e mínimo nas assinaturas de $\delta^{15}\text{N}$ das tartarugas-verdes foi de 5,45 a 11,88‰, sugerindo que elas podem estar se alimentando em mais de um nível trófico. Os valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre juvenis e subadultas apresentaram uma diferença significativa ($p < 0,05$).

As tartarugas cabeçuda e oliva ocuparam níveis tróficos mais altos que os demais organismos avaliados (Figura 3). Enquanto os peixes *Sparisoma axillare* apresentaram assinaturas de $\delta^{15}\text{N}$ mais baixas dentre os vertebrados recifais e com pouquíssima variação (Tabela S4). Os ouriços, *Echinometra lucunter*, registraram a menor média de $\delta^{15}\text{N}$, sugerindo que estes ocupam uma posição trófica mais baixa do que os outros invertebrados amostrados, anfípodas (média = $4,71 \pm 0,48\%$ DP) e gastrópodes (média = $6,36 \pm 0,96\%$ DP). As assinaturas de $\delta^{13}\text{C}$ dos anfípodas tiveram valores semelhantes aos das macroalgas, enquanto os ouriços exibiram valores intermediários quando comparados com os anfípodas e gastrópodes.

Os produtores primários apresentaram assinaturas de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ bem delimitadas para os grandes grupos amostrados (Tabela S4). As folhas de mangue tiveram as assinaturas mais empobrecidas de $\delta^{13}\text{C}$ variando entre -26,43 a -28,88‰ (média = $-27,23 \pm 0,56\%$ DP). Já as angiospermas marinhas apresentaram assinaturas menos depletadas, compreendendo -8,34 a -11,44‰ (média = $-11,63 \pm 1,44\%$ DP), enquanto as macroalgas, com valores intermediários, variam entre -16,61 a -21,50‰ (média = $-18,34 \pm 2,44\%$ DP). Com relação a assinatura de $\delta^{15}\text{N}$ as angiospermas marinhas tiveram os valores mais baixos entre 0,35 a 3,63‰ (média = $3,21 \pm 2,79\%$ DP), seguido pelas folhas de mangue com intervalo de 1,22 a 3,88‰ (média = $2,93 \pm 0,90\%$ DP). Já as macroalgas que exibiram assinaturas com valores mais altos, 4,12 a 5,51‰ (média = $4,82 \pm 0,82\%$ DP) de $\delta^{15}\text{N}$.

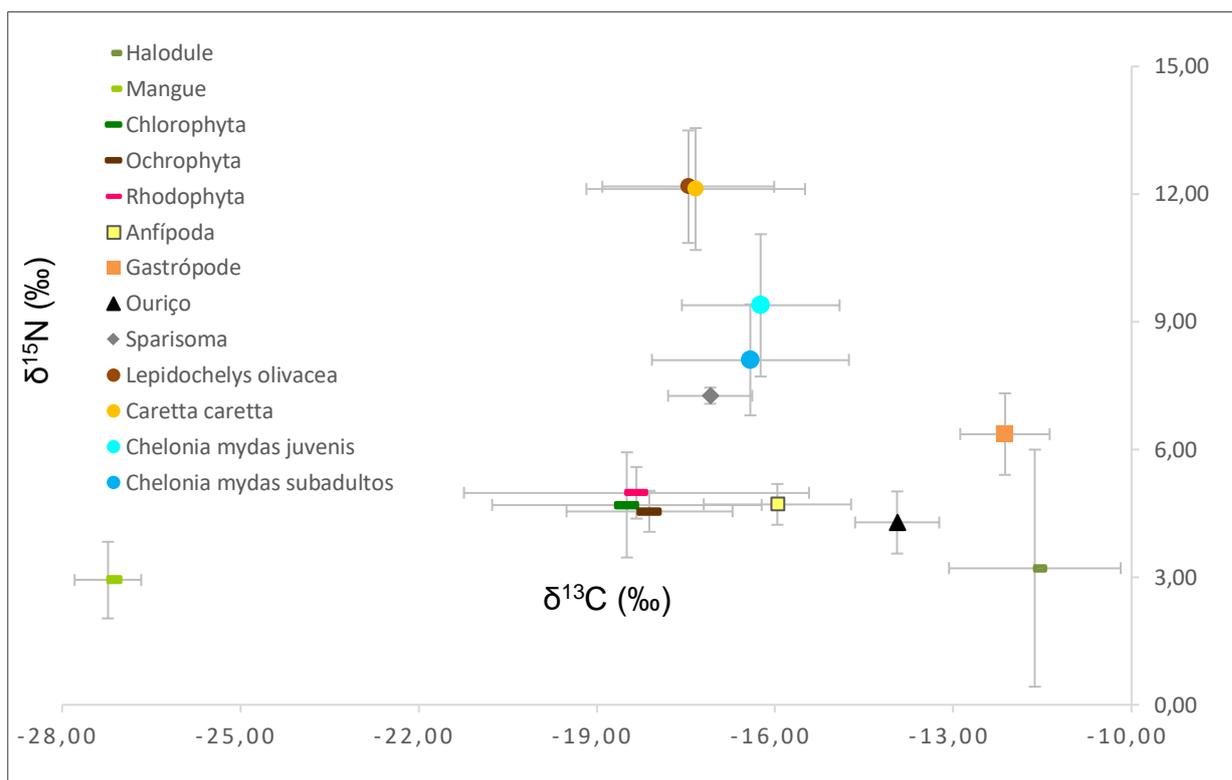


Figura 3. Média e desvio padrão dos valores isotópicos das fontes alimentares e dos organismos recifais amostrados.

3.3.4.2 Nicho isotópico

A amplitude do nicho isotópico ($SEAc$) evidenciou que tartarugas-verdes juvenis (6.62) e subadultas (7.05) ocupam espaços isotópicos de tamanhos semelhantes, divergindo sutilmente na direção de suas amplitudes (Figura 4). Enquanto as subadultas exibiram uma maior amplitude horizontal ($\delta^{13}\text{C}$) do nicho, indicando uma maior diversidade no uso de recursos basais, as juvenis mostraram maior variação de $\delta^{15}\text{N}$, refletindo um gradiente trófico inter-individual mais heterogêneo. As diferenças nas assinaturas isotópicas entre juvenis e subadultas só foi significativa para os valores de $\delta^{15}\text{N}$. Embora a amplitude do nicho isotópico tenha exibido direções ligeiramente diferentes, a sobreposição de nicho entre juvenis e subadultas foi alta (0,69).

3.3.4.3 Modelos de mistura

As algas vermelhas foi o grupo alimentar de maior assimilação, contribuindo com maior proporção para a dieta de ambas as classes das tartarugas-verdes (Figura 5). Este resultado está alinhado com os encontrados na análise tradicional da dieta e

preferência alimentar. As algas vermelhas do gênero *Gelidium* e *Gelidiella* foram combinadas neste modelo de mistura, enquanto as folhas de mangue e as algas dos gêneros *Bryopsis* e *Gracilaria* não foram incluídas no modelo, devido à ausência e as baixas participações relativas na dieta, respectivamente.

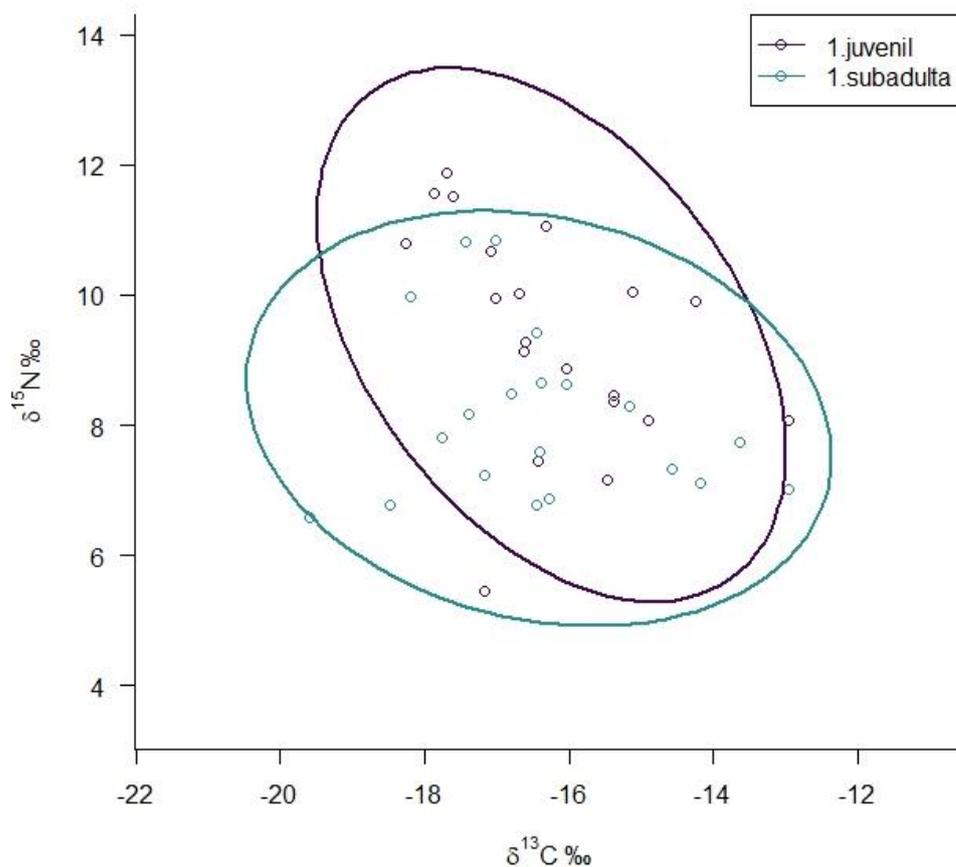


Figura 4. Áreas de elipse padrão (SEAc) calculadas a partir dos valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ das tartarugas-verdes juvenis e subadultas. O valor da sobreposição dos nichos varia entre 0 e 1, com 0 refletindo ausência de sobreposição e 1, sobreposição total.

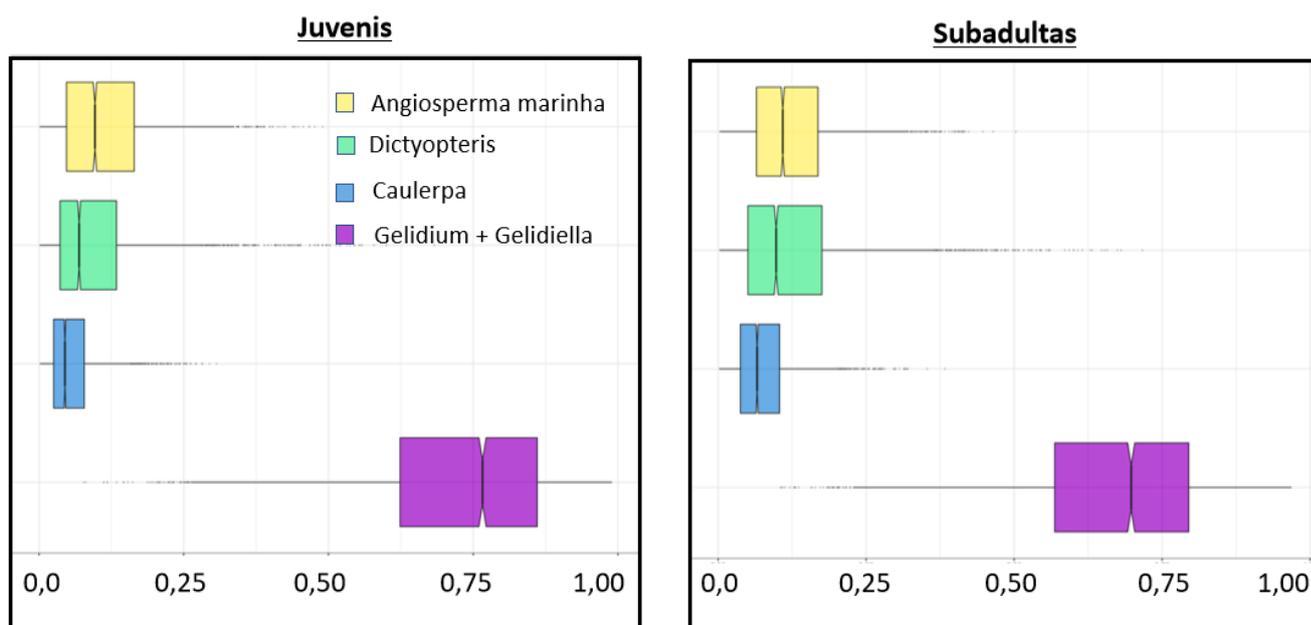


Figura 5. Proporção da contribuição das fontes primárias do modelo de mistura.

3.4 Discussão

3.4.1 Ecologia alimentar: dieta e preferência alimentar

O comportamento majoritariamente herbívoro apresentado pelas tartarugas-verdes, com dieta composta principalmente por macroalgas, é documentado em outros recifes tropicais (Di Benedetto et al., 2017; Jardim, López-Mendilaharsu & Barros, 2016; Reisser et al., 2013; Santos et al., 2015; Esteban et al., 2020). A participação de matéria animal foi muito pequena, mesmo entre os juvenis recém-recrutados, o que contrasta com o encontrado em áreas de alimentação localizadas em latitudes maiores, incluindo recifes subtropicais (Burkholder et al. 2011; Gillis et al. 2018; González Carman et al. 2014; Morais et al. 2014; Piovano et al. 2020). Estes resultados sugerem que a transição para uma dieta herbívora em recifes tropicais se dá de maneira mais rápida e menos gradual do que o observado em latitudes mais altas (González Carman et al. 2014; Morais et al. 2014). Alguns fatores podem favorecer esta mudança mais rápida, como a relativa maior abundância de algas em recifes (Jardim et al., 2016; Reisser et al., 2013), a rápida aquisição de uma microbiota fermentadora (Campos et al., 2018) e a temperatura mais elevada, que favorece uma maior eficiência digestiva (Bjorndal, 1980).

A dieta das tartarugas-verdes foi baseada majoritariamente em algas vermelhas, e ambas as classes de tamanho exibiram uma preferência alimentar por este grupo.

Este padrão de preferência por algas vermelhas também foi reportado em outros estudos (Fuentes et al., 2006; Gillis et al., 2018; Reisser et al., 2013; Santos et al., 2015). Essa preferência tem sido relacionada à maior digestibilidade (Campos & Cardona, 2020) e qualidade nutricional das algas vermelhas (Brand-Gardner & Limpus, 1999), e à presença de metabólitos secundários não-palatáveis em muitas espécies de algas pardas e verdes abundantes nos recifes (Hay, 1997; Santos et al., 2015; Steneck, Bellwood & Hay, 2017; Wong & Chikeung Cheung, 2001). O modelo de mistura isotópica apresentou resultados muito semelhantes aos encontrados na análise clássica da dieta e preferência alimentar, tendo as algas vermelhas, especialmente *Gelidium* sp e *Gelidiella* sp, a maior proporção na contribuição na dieta das tartarugas-verdes juvenis e subadultas. Resultado similar foi encontrado por Di Benedetto et al (2017), no Rio de Janeiro – Brasil, onde o modelo de mistura apontou maior assimilação para itens alimentares mais consumidos pelas tartarugas-verdes, sendo neste caso as macroalgas *Gelidiella acesora* e *Sargassum vulgare*.

As tartarugas subadultas fizeram uso de uma maior quantidade de itens alimentares quando comparadas às tartarugas juvenis. Além da preferência por algas vermelhas e angiospermas marinhas, as tartarugas-verdes subadultas também exibiram uma ligeira preferência pela família Caulerpaceae. Esta maior diversidade de itens alimentares pode estar relacionada a fatores como a otimização de nutrientes, obtenção de energia (McDermid et al., 2007) e maior eficiência na capacidade de digestão que aumenta com o tamanho (K. A. Bjorndal 1980; Morais et al., 2014). Além disso, a diversidade da microbiota também pode aumentar com o tamanho das tartarugas (PRICE et al., 2017) e conferir uma digestão mais eficiente em dietas mais diversificadas como a das subadultas.

Embora as tartarugas-verdes juvenis e subadultas tenham apresentado angiospermas marinhas como um de seus itens alimentares preferidos, as assinaturas de $\delta^{13}\text{C}$ de presa-consumidor não se assemelharam, revelando a baixa assimilação deste item. Um estudo realizado em Shark Bay, na Austrália, observou que as tartarugas-verdes assimilaram pouco carbono das angiospermas marinhas e dependiam principalmente de macroalgas e macroplânctons gelatinosos (Bulkholder et al., 2011). A diferença isotópica entre o tecido animal e sua dieta pode ser ocasionada por fatores como a incorporação e o roteamento isotópico (Martínez Del Rio et al., 2009; Rio e Wolf, 2005). Além disso, sugerimos que a difícil digestão das

angiospermas marinhas, atribuída a presença de compostos da parede celular (Campos & Cardona, 2020) e que requer uma microbiota intestinal especializada, pode interferir na disponibilidade e assimilação dos nutrientes (Bjorndal, 1985), resultando numa baixa incorporação pelos tecidos.

3.4.2 Relações isotópicas

As tartarugas-verdes juvenis ocuparam alguns espaços isotópicos muito próximos aos das outras tartarugas (cabeçuda e oliva), que sabidamente apresentam uma dieta carnívora (Di Benedetto et al., 2015; Colman et al., 2014). As tartarugas cabeçudas aumentam o nível trófico com a idade e ocupam uma posição trófica mais alta do que as tartarugas-verdes (Godley et al. 1998; Revelles et al. 2007; Petitet e Bugoni, 2017). Os ouriços e anfípodos ocuparam as posições tróficas mais baixas dentre os herbívoros, mas parecem compartilhar de espaços isotópicos basais com tartarugas-verdes. Os sinais isotópicos de *Sparisoma axillare* revelam compartilhamento de espaços tróficos com as tartarugas-verdes e o uso de recursos basais. Sabe-se que muitos peixes da família Scaridae consomem turfs (Francini-Filho et al., 2010), assim como tartarugas-verdes (Goatley et al., 2012), desempenhando uma função ecológica semelhante ao controlar os níveis de turfs nos recifes. Os gastrópodes apresentaram para assinaturas de $\delta^{13}\text{C}$ menos depletadas do que a das tartarugas-verdes, sugerindo a utilização de recursos menos explorados pelas tartarugas.

As tartarugas juvenis e subadultas partilham grande parte dos recursos alimentares, resultando na alta sobreposição de nicho. As subadultas utilizam uma gama maior de macroalgas em sua dieta, apresentando maior amplitude do espaço isotópico. Enquanto as tartarugas juvenis apresentam maior amplitude de nicho vertical, com assinaturas isotópicas ligeiramente mais altas que as subadultas. É preciso muita cautela na interpretação dos resultados isotópicos já que diversos fatores como incorporação isotópica, roteamento isotópico e memória isotópica, podem ser apontados como responsáveis por essa pequena diferença nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ (Martínez Del Rio et al., 2009; Reich, Bjorndal & Martínez Del Rio 2008; Vander Zanden et al., 2012). Estes fatores podem atuar, isolados ou em conjunto, resultando nessa ligeira e aparente superioridade trófica.

A “memória” isotópica está relacionada com a mudança isotópica do tecido à medida que a composição isotópica de uma nova dieta vai sendo incorporada gradualmente, de acordo com a dinâmica temporal do tecido (Phillips & Eldridge, 2006). Ou seja, existe a possibilidade de algumas tartarugas-verdes juvenis ainda estarem nessa transição isotópica, já que o tecido analisado não possui uma taxa de renovação tão rápida (Seminoff et al., 2007). Quanto a incorporação isotópica, pode variar de acordo com o tecido, dieta e estágio de vida (Vander Zanden et al., 2012). Estudos já apontam que a fase de crescimento contribuí muito para esse processo e que pode explicar de 15 a 52% da taxa total de incorporação tartarugas juvenis (Reich et al., 2008). Por último, o roteamento isotópico, ainda pouco explorado, refere-se ao direcionamento de constituintes nutricionais da dieta para tecidos específicos, resultando em assinaturas isotópicas internas não homogêneas, além das diferenças inerentes ao fracionamento (Martínez Del Rio et al., 2009; Schwarcz, 1991). Assumindo que todos esses fatores podem influenciar os sinais isotópicos das tartarugas-verdes, com base nossos resultados podemos afirmar que o nicho isotópico das juvenis e suabadultas sobrepuseram-se e ambas as exploram amplamente os recursos basais dos recifes, consumindo majoritariamente macroalgas, com maior contribuição das algas vermelhas na dieta.

3.4.3 O papel ecológico da tartaruga-verde no ambiente recifal

Nossos resultados ressaltam o comportamento herbívoro das tartarugas-verdes em recifes costeiros no Atlântico Sul, corroborando com outros estudos (Jardim et al., 2015; Di Benedetto et al., 2017). Esses trabalhos evidenciam o papel ecológico que tartaruga-verde exerce como megaherbívoro removedor de macroalgas em ambientes recifes. Em todo mundo, muitos recifes de corais estão em declínio devido as fortes pressões antrópicas e mudanças climáticas, passando por uma mudança de fase dominada por corais para um estado dominado por macroalgas (Hughes et al. 2007; Ledlie et al. 2007). Os removedores de macroalgas são apontados como herbívoros essenciais para a reversão dessa mudança de fase nos recifes, pois atuam no controle da abundância de macroalgas, incluindo algas coreáceas e frondosas, abrindo espaço para o desenvolvimento de corais (Bellwood et al., 2006; Hoey & Bellwood, 2009; Streit et al., 2015; Bellwood et al., 2019). A diversidade de peixes que desempenham esta função é muito menor quando

comparada a de outros grupos funcionais de herbívoros, com baixa ou ausente redundância nos diferentes habitats do recife (Hoey & Bellwood, 2009).

Neste estudo, encontramos uma grande amplitude nas assinaturas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ das tartarugas-verdes e dentre os herbívoros recifais aparenta fazer o mais amplo uso dos recursos basais. Essa amplitude pode refletir na atuação da tartaruga-verde em diferentes áreas do recife (crista recifal, bordas, piscinas, áreas externas). Estudos indicam que a herbivoria é mais intensa nas áreas externas do recife, assim como a biomassa e abundância de peixes herbívoros e vão diminuindo a medida que se aproximam das áreas internas (Fox & Bellwood, 2007; Vergés et al., 2011). Esse padrão de herbivoria para peixes tem sido positivamente correlacionado com a maior complexidade estrutural dessas áreas (Fox & Bellwood, 2007; Vergés et al., 2011; Wismer et al., 2009). É evidente que outros fatores influenciam o uso dos espaços e dos recursos basais pelos diferentes herbívoros recifais (Vergés et al., 2011). No entanto, é possível que as tartarugas-verdes explorem grandes áreas no recife, tanto horizontal, como verticalmente, devido a sua maior capacidade de deslocamento e as demandas impostas pelo seu tamanho, funcionando como uma medida de redundância e de complementaridade de funções essenciais para a manutenção e resiliência do ecossistema (Goatley et al., 2012).

3.5 Conclusão

A herbivoria em ambientes recifeais é intensa e muitos organismos, através de suas dietas, atuam com algum grau de redundância ecológica em funções vitais para o ecossistema (Bellwood et al. 2019; Lefcheck et al., 2019). As características morfológicas e os traços funcionais dos herbívoros conferem maneiras e intensidades distintas de interagir com meio, e são boas para agrupa-los genericamente (Bakker, Pagès, et al. 2016a; Estes et al., 2016). No entanto, estas classificações normalmente não identificam e nem revelam a diversidade do uso das fontes consumidas (Bellwood et al., 2019). Este estudo combinou as técnicas de análise tradicional da dieta e SIA, e permitiu avaliar a ecologia alimentar de tartarugas-verdes juvenis e subadultas em ambientes recifais, explorando o nicho isotópico e suas relações tróficas, colaborando para o entendimento do papel ecológico desta espécie no ambiente recifal. Além disso, nossos dados fornecem os

primeiros registros isotópicos para a APA Costa Corais, servindo como uma linha de base para ações de monitoramento e conservação dos recifes, e comparações com estudos futuros.

Nossos resultados mostram que tartarugas-verdes imaturas atuam como megaherbívoros removedores de macroalgas nos recifes, exercendo forte pressão de forrageamento sobre algas vermelhas, especialmente da ordem Gelidiales. A alta diversidade de fontes primárias utilizadas pelas tartarugas-verdes revela uma flexibilidade alimentar, sugerindo um comportamento herbívoro mais generalista, sobrepondo a dieta de outros herbívoros. Neste sentido, a tartaruga-verde atua como um agente de funções redundantes e possivelmente complementares em diferentes escalas, na resiliência e manutenção nos recifes. Mais estudos são importantes para compreender o papel ecológico da tartaruga-verde como megaherbívoro, contemplando todos seus estágios de vida na zona nerítica, e para quantificar os seus impactos, permitindo enxergar de forma mais ampla suas contribuições para a resiliência e manutenção do ecossistema recifal.

REFERÊNCIAS

Aragones, L. V., Lawler, I. R., Foley, W. J., & Marsh, H. (2006). Dugong grazing and turtle cropping: grazing optimization in tropical seagrass systems?. *Oecologia*, 149(4), 635-647.

Bakker, E. S., Wood, K. A., Pagès, J. F., Veen, G. C., Christianen, M. J., Santamaría, L., ... & Hilt, S. (2016). Herbivory on freshwater and marine macrophytes: a review and perspective. *Aquatic Botany*, 135, 18-36.

Bakker, Elisabeth S., Jordi F. Pagès, Rohan Arthur, e Teresa Alcoverro. 2016a. "Assessing the role of large herbivores in the structuring and functioning of freshwater and marine angiosperm ecosystems". *Ecography* 39(2): 162–79.

Bellwood, D. R., Streit, R. P., Brandl, S. J., & Tebbett, S. B. (2019). The meaning of the term 'function' in ecology: A coral reef perspective. *Functional Ecology*, 33(6), 948-961.

Best, R. C. (1981). Foods and feeding habits of wild and captive Sirenia. *Mammal Review*, 11(1), 3-29.

Bjorndal, K. A. (1980). Nutrition and grazing behavior of the green turtle *Chelonia mydas*. *Marine Biology*, 56(2), 147-154.

Bjorndal, K. A. (1985). Nutritional ecology of sea turtles. *Copeia*, 736-751.

Bjorndal, K. A., & Bolten, A. B. (2003). From ghosts to key species: restoring sea turtle populations to fulfill their ecological roles. *Marine Turtle Newsletter*, 100(100), 16-21.

Burkepile, D. E., & Hay, M. E. (2008). Herbivore species richness and feeding complementarity affect community structure and function on a coral reef. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(42), 16201-16206.

Burkholder, D. A., Heithaus, M. R., Thomson, J. A., & Fourqurean, J. W. (2011). Diversity in trophic interactions of green sea turtles *Chelonia mydas* on a relatively pristine coastal foraging ground. *Marine Ecology Progress Series*, 439, 277-293.

Cardona, L., Aguilar, A., & Pazos, L. (2009). Delayed ontogenic dietary shift and high levels of omnivory in green turtles (*Chelonia mydas*) from the NW coast of Africa. *Marine Biology*, 156(7), 1487-1495.

Campos, P., Guivernau, M., Prenafeta-Boldú, F. X., & Cardona, L. (2018). Fast acquisition of a polysaccharide fermenting gut microbiome by juvenile green turtles *Chelonia mydas* after settlement in coastal habitats. *Microbiome*, 6(1), 1-11.

Campos, P., & Cardona, L. (2020). Trade-offs between nutritional quality and abundance determine diet selection in juvenile benthic green turtles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 527, 151373.

Cardona, L., Campos, P., & Velásquez-Vacca, A. (2020). Contribution of green turtles *Chelonia mydas* to total herbivore biomass in shallow tropical reefs of oceanic islands. *Plos one*, *15*(1), e0228548.

Carman, V. G., Falabella, V., Maxwell, S., Albareda, D., Campagna, C., & Mianzan, H. (2012). Revisiting the ontogenetic shift paradigm: the case of juvenile green turtles in the SW Atlantic. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *429*, 64-72.

Chaloupka, M., Bjorndal, K. A., Balazs, G. H., Bolten, A. B., Ehrhart, L. M., Limpus, C. J., ... & Yamaguchi, M. (2008). Encouraging outlook for recovery of a once severely exploited marine megaherbivore. *Global Ecology and Biogeography*, *17*(2), 297-304.

Colman, L. P., Sampaio, C. L. S., Weber, M. I., & de Castilhos, J. C. (2014). Diet of olive ridley sea turtles, *Lepidochelys olivacea*, in the waters of Sergipe, Brazil. *Chelonian Conservation and Biology*, *13*(2), 266-271.

Di Benedetto, A. P. M., De Moura, J. F., & Siciliano, S. (2015). Feeding habits of the sea turtles *Caretta caretta* and *Lepidochelys olivacea* in south-eastern Brazil. *Marine Biodiversity Records*, *8*.

Di Benedetto, A. P. M., Siciliano, S., & Monteiro, L. R. (2017). Herbivory level and niche breadth of juvenile green turtles (*Chelonia mydas*) in a tropical coastal area: insights from stable isotopes. *Marine biology*, *164*(1), 1-12.

Estes, J. A., Heithaus, M., McCauley, D. J., Rasher, D. B., & Worm, B. (2016). Megafaunal impacts on structure and function of ocean ecosystems. *Annual Review of Environment and Resources*, *41*, 83-116.

Fox, R. J., & Bellwood, D. R. (2007). Quantifying herbivory across a coral reef depth gradient. *Marine Ecology Progress Series*, *339*, 49-59.

Francini-Filho, R. B., Ferreira, C. M., Coni, E. O. C., De Moura, R. L., & Kaufman, L. (2010). Foraging activity of roving herbivorous reef fish (Acanthuridae and Scaridae) in eastern Brazil: influence of resource availability and interference competition. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, *90*(3), 481-492.

Fuentes, M. M., Lawler, I. R., & Gyuris, E. (2006). Dietary preferences of juvenile green turtles (*Chelonia mydas*) on a tropical reef flat. *Wildlife Research*, *33*(8), 671-678.

Gillis, A. J., Ceriani, S. A., Seminoff, J. A., & Fuentes, M. M. (2018). Foraging ecology and diet selection of juvenile green turtles in the Bahamas: insights from stable isotope analysis and prey mapping. *Marine Ecology Progress Series*, *599*, 225-238.

Godley, B. J., Thompson, D. R., Waldron, S., & Furness, R. W. (1998). The trophic status of marine turtles as determined by stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series*, *166*, 277-284.

Goatley, C. H., Hoey, A. S., & Bellwood, D. R. (2012). The role of turtles as coral reef macroherbivores. *PloS one*, 7(6), e39979.

González Carman, V., Botto, F., Gaitán, E., Albareda, D., Campagna, C., & Mianzan, H. (2014). A jellyfish diet for the herbivorous green turtle *Chelonia mydas* in the temperate SW Atlantic. *Marine biology*, 161(2), 339-349.

Hay, M. E. (1997). The ecology and evolution of seaweed-herbivore interactions on coral reefs. *Coral reefs*, 16(1), S67-S76.

Hoey, A. S., & Bellwood, D. R. (2009). Limited functional redundancy in a high diversity system: single species dominates key ecological process on coral reefs. *Ecosystems*, 12(8), 1316-1328.

Hughes, T. P., Rodrigues, M. J., Bellwood, D. R., Ceccarelli, D., Hoegh-Guldberg, O., McCook, L., ... & Willis, B. (2007). Phase shifts, herbivory, and the resilience of coral reefs to climate change. *Current biology*, 17(4), 360-365.

Jackson, A. L., Inger, R., Parnell, A. C., & Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER—Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, 80(3), 595-602.

Jackson, J. B., Kirby, M. X., Berger, W. H., Bjorndal, K. A., Botsford, L. W., Bourque, B. J., ... & Warner, R. R. (2001). Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *science*, 293(5530), 629-637.

Jardim, A., Lopez-Mendilaharsu, M., & Barros, F. (2016). Demography and foraging ecology of *Chelonia mydas* on tropical shallow reefs in Bahia, Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 96(6), 1295-1304.

Jardim, A., Lopez-Mendilaharsu, M., & Barros, F. (2016). Demography and foraging ecology of *Chelonia mydas* on tropical shallow reefs in Bahia, Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 96(6), 1295-1304.

Layman, C. A., Arrington, D. A., Montaña, C. G., & Post, D. M. (2007). Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure?. *Ecology*, 88(1), 42-48.

Leão, Zelinda M.A.N., Ruy K.P. Kikuchi, e Marília D.M. Oliveira. 2018. 1 World Seas: An Environmental Evaluation Volume I: Europe, the Americas and West Africa *The coral reef province of Brazil*. Second Edi. Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-805068-2.00048-6>.

Ledlie, M. H., Graham, N. A. J., Bythell, J. C., Wilson, S. K., Jennings, S., Polunin, N. V., & Hardcastle, J. (2007). Phase shifts and the role of herbivory in the resilience of coral reefs. *Coral Reefs*, 26(3), 641-653.

Lefcheck, J. S., Innes-Gold, A. A., Brandl, S. J., Steneck, R. S., Torres, R. E., & Rasher, D. B. (2019). Tropical fish diversity enhances coral reef functioning across multiple scales. *Science advances*, 5(3), eaav6420.

- Martínez del Rio, C., Wolf, N., Carleton, S. A., & Gannes, L. Z. (2009). Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biological Reviews*, 84(1), 91-111.
- McCutchan Jr, J. H., Lewis Jr, W. M., Kendall, C., & McGrath, C. C. (2003). Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 102(2), 378-390.
- McDermid, K. J., Stuercke, B., & Balazs, G. H. (2007). Nutritional composition of marine plants in the diet of the green sea turtle (*Chelonia mydas*) in the Hawaiian Islands. *Bulletin of Marine Science*, 81(1), 55-71.
- Morais, R. A., Dos Santos, R. G., Longo, G. O., Yoshida, E. T. E., Stahelin, G. D., & Horta, P. A. (2014). Direct evidence for gradual ontogenetic dietary shift in the green turtle, *Chelonia mydas*. *Chelonian Conservation and Biology*, 13(2), 260-266.
- Moran, K. L., & Bjorndal, K. A. (2005). Simulated green turtle grazing affects structure and productivity of seagrass pastures. *Marine Ecology Progress Series*, 305, 235-247.
- Newsome, S. D., Martinez del Rio, C., Bearhop, S., & Phillips, D. L. (2007). A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(8), 429-436.
- Orth, R. J., Carruthers, T. J., Dennison, W. C., Duarte, C. M., Fourqurean, J. W., Heck, K. L., ... & Williams, S. L. (2006). A global crisis for seagrass ecosystems. *Bioscience*, 56(12), 987-996.
- Peterson, B. J., & Fry, B. (1987). Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual review of ecology and systematics*, 18(1), 293-320.
- Petit, R., & Bugoni, L. (2017). High habitat use plasticity by female olive ridley sea turtles (*Lepidochelys olivacea*) revealed by stable isotope analysis in multiple tissues. *Marine Biology*, 164(6), 1-17.
- Piovano, S., Lemons, G. E., Ciriya, A., Batibasaga, A., & Seminoff, J. A. (2020). Diet and recruitment of green turtles in Fiji, South Pacific, inferred from in-water capture and stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 640, 201-213.
- Poore, A. G., Campbell, A. H., Coleman, R. A., Edgar, G. J., Jormalainen, V., Reynolds, P. L., ... & Emmett Duffy, J. (2012). Global patterns in the impact of marine herbivores on benthic primary producers. *Ecology letters*, 15(8), 912-922.
- Preen, A. (1995). Impacts of dugong foraging on seagrass habitats: observational and experimental evidence for cultivation grazing. *Marine Ecology Progress Series*, 124, 201-213.
- Reich, K. J., Bjorndal, K. A., & Martínez del Rio, C. (2008). Effects of growth and tissue type on the kinetics of ¹³C and ¹⁵N incorporation in a rapidly growing ectotherm. *Oecologia*, 155(4), 651-663.

- Reisser, J., Proietti, M., Sazima, I., Kinas, P., Horta, P., & Secchi, E. (2013). Feeding ecology of the green turtle (*Chelonia mydas*) at rocky reefs in western South Atlantic. *Marine biology*, 160(12), 3169-3179.
- Revelles, M., Cardona, L., Aguilar, A., Borrell, A., Fernández, G., & San Felix Garcia, M. (2007). Stable C and N isotope concentration in several tissues of the loggerhead sea turtle *Caretta caretta* from the western Mediterranean and dietary implications.
- Del Rio, C. M., & Wolf, B. O. (2005). Mass-balance models for animal isotopic ecology. *Physiological and ecological adaptations to feeding in vertebrates*, 141-174.
- Santos, R. G., Martins, A. S., Batista, M. B., & Horta, P. A. (2015). Regional and local factors determining green turtle *Chelonia mydas* foraging relationships with the environment. *Marine Ecology Progress Series*, 529, 265-277.
- Scott, A. L., York, P. H., & Rasheed, M. A. (2020). Green turtle (*Chelonia mydas*) grazing plot formation creates structural changes in a multi-species Great Barrier Reef seagrass meadow. *Marine environmental research*, 162, 105183.
- Baillie, J. E., Hilton-Taylor, C., & Stuart, S. N. (2004). 2004 IUCN red list of threatened species.
- Seminoff, J. A., Bjorndal, K. A., & Bolten, A. B. (2007). Stable carbon and nitrogen isotope discrimination and turnover in pond sliders *Trachemys scripta*: insights for trophic study of freshwater turtles. *Copeia*, 2007(3), 534-542.
- Steneck, R. S., Bellwood, D. R., & Hay, M. E. (2017). Herbivory in the marine realm. *Current Biology*, 27(11), R484-R489.
- Thayer, G. W., Bjorndal, K. A., Ogden, J. C., Williams, S. L., & Zieman, J. C. (1984). Role of larger herbivores in seagrass communities. *Estuaries*, 7(4), 351-376.
- Troëng, S., & Rankin, E. (2005). Long-term conservation efforts contribute to positive green turtle *Chelonia mydas* nesting trend at Tortuguero, Costa Rica. *Biological Conservation*, 121(1), 111-116.
- Vergés, A., Vanderklift, M. A., Doropoulos, C., & Hyndes, G. A. (2011). Spatial patterns in herbivory on a coral reef are influenced by structural complexity but not by algal traits. *PloS one*, 6(2), e17115.
- Wabnitz, C. C., Balazs, G., Beavers, S., Bjorndal, K. A., Bolten, A. B., Christensen, V., ... & Pauly, D. (2010). Ecosystem structure and processes at Kaloko Honokōhau, focusing on the role of herbivores, including the green sea turtle *Chelonia mydas*, in reef resilience. *Marine Ecology Progress Series*, 420, 27-44.
- Weber, S. B., Weber, N., Ellick, J., Avery, A., Frauenstein, R., Godley, B. J., ... & Broderick, A. C. (2014). Recovery of the South Atlantic's largest green turtle nesting population. *Biodiversity and Conservation*, 23(12), 3005-3018.

Wismer, S., Hoey, A. S., & Bellwood, D. R. (2009). Cross-shelf benthic community structure on the Great Barrier Reef: relationships between macroalgal cover and herbivore biomass. *Marine Ecology Progress Series*, 376, 45-54.

Wong, K., & Chikeung Cheung, P. (2001). Influence of drying treatment on three Sargassum species 2. Protein extractability, in vitro protein digestibility and amino acid profile of protein concentrates. *Journal of applied phycology*, 13(1), 51-58.

Wood, K. A., O'Hare, M. T., McDonald, C., Searle, K. R., Daunt, F., & Stillman, R. A. (2017). Herbivore regulation of plant abundance in aquatic ecosystems. *Biological Reviews*, 92(2), 1128-1141.

Zieman, J. C., Fourqurean, J. W., & Frankovich, T. A. (1999). Seagrass die-off in Florida Bay: long-term trends in abundance and growth of turtle grass, *Thalassia testudinum*. *Estuaries*, 22(2), 460-470.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela S1. Medidas de comprimento curvilíneo da carapaça das tartarugas-verdes juvenis e subadultas amostradas.

Classe	Dieta			SIA		
	n	Média CCC (cm)	Mín - Máx (cm)	n	Média CCC (cm)	Mín - Máx (cm)
Juvenil	18	38,65	27,5 - 44	20	39,95	33 - 44
Subadulta	18	67,56	61,3 – 75,6	20	66,09	61,3 – 74,4

Tabela S2. Itens amostrados para análise de isótopos estáveis de C e N.

Grupo	Amostras/spp
<i>Chelonia mydas</i> - juvenis (CCC < 45)	20
<i>Chelonia mydas</i> - subadultas (60 > CCC < 80)	20
<i>Lepidochelys olivacea</i>	3
<i>Caretta caretta</i>	5
<i>Sparisoma axillare</i>	5
<i>Echinometra lucunter</i>	5
Gastropoda	5
Amphipoda	5
Amphipoda - acidificadas	5
Tracheophyta	
<i>Rhizophora mangle</i> - folha fresca	3
<i>Rhizophora mangle</i> - folha senescentes	3
<i>Halodule sp</i>	4
Rhodophyta	
Gelidium sp.	5
Gelidiella acerosa	5
Gracilaria sp	5
Chlorophyta	
<i>Bryopsis sp</i>	5
<i>Caulerpa sp</i>	4
Ochrophyta	
Dictyopteris	5
Total	112

Tabela S3. Peso relativo (PR%) e frequência de ocorrência (FO%) dos itens ingeridos pelas tartarugas-verdes juvenis e subadultas, e o percentual da cobertura bentônica (CB%).

Filo	Família/Gênero	Juvenis		Subadultas		Cobertura Bentônica
		FO(%)	PR(%)	FO(%)	PR(%)	CB(%)
Chlorophyta	Bryopsidaceae	27,78	1,31	50	0,81	0,91
	<i>Bryopsis</i>	27,78	1,31	50	0,81	-
	Caulerpaceae	16,67	0,89	66,67	10,37	0,18
	<i>Caulerpa</i>	16,67	0,89	66,67	10,37	-
Ochrophyta	Dictyotaceae	55,56	1,24	94,44	7,14	14,54
	<i>Dictyota</i>	5,56	0,07	5,56	0	-
	<i>Dictyopteris</i>	55,56	1,16	94,44	7,13	-
	<i>Labophora</i>	-	-	5,56	0,17	-
	<i>Padina</i>	-	-	5,56	0,1	-
	<i>Spatoglossum</i>	5,56	0,01	-	-	-
	<i>Zonaaria</i>	5,56	0,01	16,67	0,3	-
	Sargassaceae	5,56	0,01	16,67	0,41	1,56
	<i>Sargassum</i>	5,56	0,01	16,67	0,41	-
	Scytosiphonaceae	-	-	-	-	0,03
	Rhodophyta	Champiaceae	-	-	5,56	-
<i>Champia</i>		-	-	5,56	0,01	-
Cystocloniaceae		5,56	0,01	5,56	0,03	0,59
<i>Hypnea</i>		5,56	0,01	5,56	0,03	-
Delesseriaceae		5,56	3,72	-	-	0,419603894
Gelidiales		83,33	60,46	83,33	37,57	0,42
<i>Gelidiella</i>		72,22	17,02	72,22	7,16	-
<i>Gelidium</i>		77,78	43,44	66,67	30,41	-
Gigartinaceae		5,56	0,46	-	-	0,05
<i>Chondracanthus</i>		5,56	0,46	-	-	-
Gracilariaceae		22,22	1,45	44,44	5,14	-
<i>Gracilaria</i>		16,67	1,45	44,44	5,14	-
<i>Gracilariopsis</i>		5,56	0,01	-	-	-
Halymeniaceae		16,67	0,16	50	2,89	0,05
<i>Cryptonemia</i>		11,11	0,09	44,44	1,86	-
<i>Halymenia</i>		5,56	0,07	11,11	1,02	-
Lomentariaceae		5,56	0,04	22,22	1,59	-
Lithophyllaceae		-	-	-	-	9,01
<i>Gelidiopsis</i>		5,56	0,04	22,22	1,59	-
Phylloporaceae		5,56	0,29	-	-	-
<i>Gymnogongrus</i>		5,56	0,29	-	-	-
Rhodomelaceae		16,67	2,06	33,33	3,32	1,03
<i>Acanthophora</i>		16,67	0,12	5,56	0,08	-
<i>Bostrychia</i>		0	0	5,56	0	-
<i>Bryothamnion</i>		5,56	0,76	5,56	0,01	-
<i>Digenea simplex</i>		-	-	5,56	0,02	-
<i>Osmundaria</i>		5,56	1,17	5,56	0,04	-
<i>Palisada</i>		-	-	16,67	3,27	-
Rhodymeniaceae		11,11	0,11	22,22	1,75	-
<i>Botryocladia</i>	11,11	0,11	22,22	1,75	-	
Solieriaceae	-	-	-	-	0,39	
Scinaiceae	-	-	-	-	0,13	
Tracheophyta	<i>Halodupe</i>	44,44	16,93	44,44	6,39	0,7
Invertebrados	Porifera	5,56	0,01	11,11	0,61	1,46
	Cnidaria - Coral	-	-	5,56	0,2	14,57
	Brizoário	5,56	0,01	-	-	-
	Ascidia	5,56	0,4	5,56	0,03	-
	Copepoda	-	-	5,56	0,01	-

Tabela S4. Valores médios (DP) da concentração de carbono (C%) e nitrogênio (N%), e valores médios (DP) de isótopos estáveis δC^{13} e δN^{15} para os organismos recifais e itens alimentares amostrados.

Grupos analisados	n	C(%)		δC^{13}		N(%)		δN^{15}	
		Média (DP)	Média (DP)	Intervalo	Média(DP)	Média (DP)	Intervalo		
Folha de mangue	6	35,09 (2,84)	-27,23 (0,56)	-26,43 -28,88	0,66 (0,21)	2,93 (0,90)	3,88 1,22		
Angiosperma marinha	4	38,64 (1,19)	-11,63 (1,44)	-8,34 -11,44	2,91 (0,28)	3,21 (2,79)	0,35 3,63		
Macroalgas	29	37,15 (3,0)	-18,34 (2,44)	-13,41 -25,74	-17,838 (2,45)	4,82 (0,82)	3,99 7,88		
Bryopsis	5	39,39 (1,39)	-18,93 (1,22)	-20,33 -17,27	3,07 (0,54)	4,12 (0,21)	3,73 7,88		
Caulerpa	4	39,99 (1,28)	-17,95 (3,32)	-13,41 -20,74	2,46 (0,31)	5,51 (0,21)	4,35 7,88		
Dictyopteris	5	32,67 (1,18)	-18,11 (1,40)	-16,25 -19,74	2,10 (0,29)	4,55 (0,06)	3,73 4,98		
Gelidiella	5	38,24 (0,81)	-16,61 (1,17)	-14,25 - 17,84	1,73 (0,66)	5,50 (0,21)	4,94 5,75		
Gelidium	5	37,64 (1,22)	-16,89 (1,24)	-15,87 -19,05	1,70 (9,63)	5,00 (0,28)	4,82 5,16		
Gracilaria	5	35,53 (3,44)	-21,50 (2,78)	-17,32 -25,12	2,24 (0,46)	4,45 (0,68)	3,58 5,29		
Sparisoma	5	44,82 (1,62)	-17,09 (0,82)	-15,75 -17,93	-17,09 (0,82)	7,26 (0,19)	7,07 7,55		
Ouriço	5	45,90 (4,98)	-13,94 (0,71)	-13,10 -14,90	8,48 (2,59)	4,28 (0,73)	3,61 5,36		
Gastrópode	5	28,55 (5,03)	-12,13 (0,75)	-11,11 -13,12	6,37 (1,52)	6,36 (0,96)	4,92 7,07		
<i>Lepidochelys olivacea</i>	3	44,20 (4,23)	-17,46 (1,45)	-15,79 -18,37	12,84 (0,77)	12,17 (1,32)	11,03 13,62		
<i>Caretta caretta Chelonia mydas (juvenis)</i>	5	39,73 (3,85)	-17,71 (1,79)	-15,48 - 19,60	10,91 (1,18)	11,70 (1,11)	10,45 14,23		
<i>Chelonia mydas (subadultas)</i>	20	43,30 (4,31)	-16,24 (1,33)	-12,95 - 18,27	12,90 (1,26)	9,39 (1,67)	5,45 11,88		
Anfípoda	20	33,67 (2,38)	-16,41 (1,66)	-12,96 -19,59	13,35 (1,02)	8,10 (1,30)	6,59 10,85		
	5	20,88 (4,45)	-15,96 (1,24)	-14,72 - 17,47	5,43 (0,72)	4,71 (0,48)	4,21 5,24		

Figura S1. Cobertura bentônica das áreas amostradas.

