

## Analysis of feeding behavior and food consumption rate of *Atlantorchestoidea brasiliensis* (Crustacea: Talitridae)

## Análisis del comportamiento alimentario y de la tasa de consumo de alimento de *Atlantorchestoidea brasiliensis* (Crustacea: Talitridae)

V Gomes Veloso<sup>1</sup>, I Azevedo Sallorenzo<sup>2\*</sup>, WK Andrade Barros<sup>1</sup>, G Neves de Souza<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Laboratório de Ecologia Bêntica, Departamento de Ciências Naturais, Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, Avenida Pasteur 458, Urca, Rio de Janeiro, CEP 22290-240, RJ, Brazil.

<sup>2</sup> Instituto de Biologia, Departamento de Biologia Marinha, Universidade Federal Fluminense, Outeiro de São João Batista s/n, Campus do Valonguinho, Centro, Niterói, CEP 24020-140, RJ, Brazil.

<sup>3</sup> Laboratório de Ecologia de Sedimentos, Instituto de Biologia, Departamento de Biologia Marinha, Universidade Federal Fluminense, Outeiro de São João Batista s/n, Campus do Valonguinho, Centro, Niterói, CEP 24020-140, RJ, Brazil.

\* Corresponding author. E-mail: isallorenzo@gmail.com

**ABSTRACT.** Talitrid amphipods are considered one of the most important wrack-deposit consumers in the intertidal zone of sandy beaches due to their ability to remove extensive amounts of macrophytes. The quantity and composition of drift macrophytes can influence the consumption and demographic rates of talitrid species. However, on coasts with a low contribution of macrophytes, where organic material is typically composed of debris, algal fragments, and vascular plants, the feeding behavior of talitrids is poorly understood. Along the south coast of Brazil, the amphipod *Atlantorchestoidea brasiliensis* is the most abundant species of macrofauna on exposed sandy beaches that do not have a high abundance of macroalgal wrack. In order to understand the feeding behavior of this species, experiments on food preference and consumption rates were carried out, and the ability to feed on the surface or buried within the substrate was also tested. Food items offered included the sand crab *Emerita brasiliensis*, the wedge clam *Donax hanleyanus*, the mullet fish *Mugil* sp., and the alga *Ulva* sp., species that commonly comprise debris on the drift line. Adult amphipods showed a broad feeding range. The most commonly consumed food items were *E. brasiliensis* and *D. hanleyanus*, which were consumed more during the night, while *Mugil* sp. was the least consumed item during both the day and night. In the food preference trials, algal consumption was negligible, suggesting that feeding on debris is more important for this species. Amphipods preferred fresh algae rather than dried algae when simultaneously offered both food items. Our results indicate that talitrids have different feeding strategies and behavior according to the type of organic material deposited on the beach.

**Key words:** *Atlantorchestoidea brasiliensis*, consumption rate, sandy beaches, feeding behavior, strandline.

**RESUMEN.** Los anfípodos talítridos son considerados los principales consumidores de residuos orgánicos en la zona intermareal de playas arenosas ya que retiran grandes cantidades de macrófitos. La cantidad y composición de los macrófitos depositados pueden influir en el consumo y la tasa demográfica de las especies de talítridos. Sin embargo, en las costas con baja contribución de macrófitos, donde la materia orgánica consiste de detrito, fragmentos de algas y plantas vasculares, el comportamiento alimentario de los talítridos es escasamente conocido. En la costa sur de Brasil, el anfípodo *Atlantorchestoidea brasiliensis* es la especie más abundante de la macrofauna en playas expuestas con escasos restos de algas. Para entender el comportamiento alimentario de esta especie, se realizaron experimentos sobre la preferencia de alimento y las tasas de consumo. La capacidad de alimentarse en la superficie y dentro del sustrato también se examinó. El alimento ofrecido incluyó el cangrejo de arena *Emerita brasiliensis*, el berberecho *Donax hanleyanus*, el pez *Mugil* sp. y el alga *Ulva* sp., especies que comúnmente comprenden el detrito varado. Los anfípodos adultos consumieron una amplia gama de alimentos. Las especies más consumidas fueron *E. brasiliensis* y *D. hanleyanus*, las cuales se consumieron más durante la noche, mientras que *Mugil* sp. fue el alimento menos consumido durante tanto el día como la noche. En el ensayo de preferencia de alimento, el consumo de algas fue insignificante por lo que se sugiere que los restos de animales son más importantes para la alimentación de esta especie. Los anfípodos prefirieron algas frescas más que algas secas cuando se ofrecieron simultáneamente. Nuestros resultados indican que los talítridos tienen diferente estrategia y comportamiento alimentario según el tipo de material orgánico depositado en la playa.

**Palabras clave:** *Atlantorchestoidea brasiliensis*, tasa de consumo, playas arenosas, comportamiento alimentario, materia orgánica varada.

### INTRODUCTION

The food webs of exposed sandy beaches are subsidized by the input of macroalgae, seagrasses, and carrion from adjacent ecosystems that arrive as strand wrack (Olabarria

### INTRODUCCIÓN

Las cadenas tróficas de playas arenosas expuestas se ven beneficiadas por los restos de macroalgas, pastos marinos y animales de ecosistemas adyacentes que quedan varados ahí

*et al.* 2009). This allochthonous material represents one of the main feeding resources for resident macrofauna and terrestrial animals in the upper levels of the intertidal zone (Colombini and Chelazzi 2003, Dugan *et al.* 2003, Hyndes and Lavery 2005). In certain coastal areas, the amount of wrack has been estimated and the biomass deposited on exposed beaches is very large, with annual inputs of more than 2000 kg wet weight  $m^{-2}$  (Stenton-Dozey and Griffiths 1983, Orr *et al.* 2005, Lastra *et al.* 2008). Once deposited on the shoreline, this material undergoes the processes of fragmentation, decomposition, and remineralization. Herbivorous macrofauna, meiofauna, and bacteria are responsible for such processes (Colombini and Chelazzi 2003). Fragments and mineralized components can be utilized within the beach ecosystem itself or transported to other areas along the coast (Griffiths and Stenton-Dozey 1980, Colombini and Chelazzi 2003). Macroinvertebrates such as amphipods, isopods, and insects can use these resources at different stages of decomposition for shelter and food (Koop and Field 1980; Griffiths *et al.* 1983; Marsden 1991a, 1991b; Crawley and Hyndes 2007; Olabarria *et al.* 2009). Among the wrack community, amphipods of the family Talitridae have received special attention as pioneers in the colonization of macroalgae deposited on the strandline and are responsible for the highest consumption rates (Griffiths and Stenton-Dozey 1980, Inglis 1989, Colombini *et al.* 1998, Adin and Riera 2003). These animals are capable of consuming algae, accelerating the decomposition process, and removing substantial amounts (more than 50%) of deposited macrophytes from beaches (Griffiths *et al.* 1983, Colombini *et al.* 2000, Dugan *et al.* 2003, Lastra *et al.* 2008, Olabarria *et al.* 2009). Amphipods use macroalgae without trophic mediation, and this plays an important role in energy transfer to higher trophic levels (Duarte *et al.* 2010).

The talitrid amphipod *Atlantorchestoidea brasiliensis* (Dana 1853) is commonly found across the whole morphodynamic spectrum of exposed beaches in Uruguay and Brazil, with a greater abundance on reflective beaches. This species, together with the sand crab *Emerita brasiliensis* and the cirrolanid isopod *Excirrolana brasiliensis*, comprises 95% of the total abundance of the macrofauna on exposed beaches in the midlittoral and supralittoral zones (Defeo *et al.* 1992, Cardoso and Veloso 1996, Veloso *et al.* 1997, Veloso and Cardoso 2001, Defeo and Gómez 2005). Most studies on *A. brasiliensis* have examined the biology, zonation, and population responses to physical variables (Gómez and Defeo 1999, Cardoso and Veloso 2001, Defeo and Gómez 2005), yet little is known about its feeding behavior. Information on feeding behavior is essential to better understand the trophic links and the role of debris as a food source in different types of sandy beaches. In this context, the overall goal of the current study was to investigate the influence of *A. brasiliensis* on the processing and consumption rate of allochthonous organic material deposited on beaches that lack an important input of wrack. The feeding behavior of this species was

(Olabarria *et al.* 2009). Este material alóctono representa una de las principales fuentes alimenticias de la macrofauna y los animales terrestres que habitan en los niveles superiores de la zona intermareal (Colombini y Chelazzi 2003, Dugan *et al.* 2003, Hyndes y Lavery 2005). En algunas zonas costeras se ha estimado la cantidad de material orgánico alóctono (subsido trófico), y la biomasa depositada en playas expuestas es considerable, con aportes anuales de más de 2000 kg peso fresco  $m^{-2}$  (Stenton-Dozey y Griffiths 1983, Orr *et al.* 2005, Lastra *et al.* 2008). Una vez depositado en la costa, este material pasa por procesos de fragmentación, descomposición y remineralización. La macrofauna herbívora, la meiofauna y las bacterias son responsables de dichos procesos (Colombini y Chelazzi 2003). Los fragmentos y componentes mineralizados pueden ser utilizados dentro del mismo ecosistema playero o transportados a otras zonas de la costa (Griffiths y Stenton-Dozey 1980, Colombini y Chelazzi 2003). Macroinvertebrados como los anfípodos, isópodos e insectos pueden usar estos recursos durante las diferentes etapas de descomposición como refugio y alimento (Koop y Field 1980; Griffiths *et al.* 1983; Marsden 1991a, 1991b; Crawley y Hyndes 2007; Olabarria *et al.* 2009). Entre éstos, los anfípodos de la familia Talitridae han recibido especial atención como pioneros de la colonización de macroalgas varadas y son responsables de las tasas de consumo más altas (Griffiths y Stenton-Dozey 1980, Inglis 1989, Colombini *et al.* 1998, Adin y Riera 2003). Estos animales tienen la capacidad de consumir algas, acelerando el proceso de descomposición y retirando grandes cantidades (más del 50%) de los macrófitos depositados en las playas (Griffiths *et al.* 1983, Colombini *et al.* 2000, Dugan *et al.* 2003, Lastra *et al.* 2008, Olabarria *et al.* 2009). Los anfípodos usan las macroalgas sin mediación trófica y esto juega un papel importante en la transferencia de energía a niveles tróficos superiores (Duarte *et al.* 2010).

El anfípodo talítrido *Atlantorchestoidea brasiliensis* (Dana 1853) se encuentra comúnmente a través del espectro morfodinámico de playas expuestas de Uruguay y Brasil, con mayor abundancia en playas reflectivas. Esta especie, junto con el cangrejo de arena (tatucito) *Emerita brasiliensis* y el isópodo cirrolánido *Excirrolana brasiliensis*, comprende el 95% de la abundancia total de la macrofauna en la zona supralitoral y el medio litoral de playas expuestas (Defeo *et al.* 1992, Cardoso y Veloso 1996, Veloso *et al.* 1997, Veloso y Cardoso 2001, Defeo y Gómez 2005). La mayoría de los trabajos sobre *A. brasiliensis* han examinado la biología, la zonación y las respuestas poblacionales a variables físicas (Gómez y Defeo 1999, Cardoso y Veloso 2001, Defeo y Gómez 2005), pero poco se sabe de su comportamiento alimentario. Tal información es indispensable para un mejor conocimiento de las cadenas tróficas y del papel de los subsidios tróficos en diferentes tipos de playas arenosas. En este contexto, el objetivo principal de este estudio fue investigar la influencia de *A. brasiliensis* en el procesado y la tasa de consumo del material orgánico alóctono depositado en

studied in the laboratory. Specifically, the following areas were investigated: (1) consumption rate and the period of feeding activity, (2) food preference for various types of animal and algal organic material, (3) consumption preference between fresh and dried algae, and (4) feeding location preference (buried or on the sediment surface).

## MATERIAL AND METHODS

### Study site

Samples were collected from Grumari (23°2'59" S, 43°31'35" W), located in an environmental protection area, to the west of Rio de Janeiro (Brazil). This reflective beach (Veloso *et al.* 2003a) receives input from shells; dead invertebrates such as crustaceans, mollusks, and insects; small amounts of green and brown algae, including *Ulva* sp. and *Sargassum* sp.; and inorganic litter left by bathers. Talitrid amphipods are very abundant throughout the year (Veloso *et al.* 2003a).

### Field procedures

Sampling was carried out from January to February 2011 during low tide. Talitrids were captured above the swash line using pitfall traps with a 17 cm diameter. After collection, amphipods were placed in plastic containers. In addition to talitrid amphipods, we also collected the crab *Emerita brasiliensis* Schmitt 1935, the wedge clam *Donax hanleyanus* Philippi 1847, the fish *Mugil* sp., and the macroalga *Ulva* sp., which were later offered as food in the treatments.

### Laboratory procedures

Consumption rates were measured by enclosing amphipods in replicate plastic containers (15 cm in diameter and 10 cm deep) filled with 6 cm of moist sand from the respective study beach. The tops of the containers were covered with a 500- $\mu$ m nylon mesh. Sand from Grumari beach was sterilized with hydrogen peroxide for 12 h and then washed with running water and oven-dried at 60 °C for 24 h prior to use as substrate in the experiments. The process was repeated twice in order to eliminate organic matter and any microorganisms.

#### *Consumption rates and period of feeding activity*

To estimate the consumption rates and the period of feeding activity, amphipods were presented with a single type of food (no-choice trial). We compared the rate of consumption of four different species by *A. brasiliensis*. As described above, species that commonly compose the debris found on the drift line were collected (*E. brasiliensis*, *D. hanleyanus*, *Mugil* sp., and *Ulva* sp.). Juveniles of *D. hanleyanus* and

playas que reciben pocas cantidades de tales residuos. El comportamiento alimentario de esta especie se estudió en el laboratorio, donde se evaluó lo siguiente: (1) tasa de consumo y periodo de actividad alimentaria, (2) preferencia de alimento (varios tipos de animales y materia orgánica algal), (3) preferencia por algas frescas o secas y (4) lugar preferencial para alimentarse (en la superficie o dentro del sustrato).

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Sitio de estudio

Las muestras se recolectaron en la playa Grumari (23°2'59" S, 43°31'35" W), localizada en una zona de protección ambiental, al oeste de la ciudad de Río de Janeiro (Brasil). Esta playa reflectiva (Veloso *et al.* 2003a) recibe restos de conchas; invertebrados muertos tales como crustáceos, moluscos e insectos; cantidades pequeñas de algas verdes y pardas, incluyendo *Ulva* sp. y *Sargassum* sp.; y basura inorgánica dejada por bañistas. Los anfípodos talitridos son muy abundantes durante todo el año (Veloso *et al.* 2003a).

### Trabajo de campo

Los muestreos se realizaron de enero a febrero de 2011 durante la marea baja. Los anfípodos talitridos se capturaron por arriba de la línea de resaca con trampas de caída de 17 cm de diámetro y se colocaron en contenedores de plástico. También se recolectaron el cangrejo *Emerita brasiliensis* Schmitt 1935, el berberecho *Donax hanleyanus* Philippi 1847, el pez *Mugil* sp. y la macroalga *Ulva* sp., los cuales fueron ofrecidos como alimento en los tratamientos posteriores.

### Trabajo de laboratorio

Para la medición de las tasas de consumo, los anfípodos se colocaron en contenedores de plástico (15 cm de diámetro y 10 cm de profundidad) que contenían 6 cm de arena húmeda de la playa Grumari. Los contenedores fueron cubiertos con una malla de nilón de 500  $\mu$ m. La arena de Grumari primero se esterilizó con peróxido de hidrógeno durante 12 h y luego se lavó con agua corriente y se secó en un horno a 60 °C durante 24 h antes de utilizarse como sustrato en los experimentos. El proceso se realizó dos veces para eliminar la materia orgánica y los microorganismos.

#### *Tasas de consumo y periodo de actividad alimentaria*

Para estimar las tasas de consumo y el periodo de actividad alimentaria, los anfípodos recibieron un solo tipo de alimento (ensayo sin opción de alimento). Se comparó la tasa de consumo de cuatro diferentes especies por *A. brasiliensis*. Como ya se mencionó, se recolectaron las especies que comúnmente componen el detrito varado (*E. brasiliensis*, *D. hanleyanus*, *Mugil* sp. y *Ulva* sp.). Se

*E. brasiliensis* were selected in order to standardize the weight of offered food (0.5 to 0.7 g); the former was offered without the shell. A small piece (0.5 to 0.7 g) of *Mugil* sp. muscle was used. For measurement of the rates of algal consumption, all macrophyte portions comprised material harvested from the field, blotted to remove excess water, and weighed to the nearest 0.001 g prior to addition to the containers. We used harvested material in the experiments to simulate recently deposited beach wrack (Lastra *et al.* 2008).

For all experiments, 10 replicates containing 10 experimental animals and a piece of each type of food were used. Pre-weighed food was added directly to each experimental container. To control for possible weight change in the food portions independent of feeding by amphipods (e.g., from desiccation, microbial degradation), 5 controls consisting of containers with sand and pre-weighed portions of each type of food, but without amphipods, were also prepared for each experimental trial. Thus, for each treatment (each type of food) there were 10 experimental replicates and 5 controls. To avoid the influence of past diet on feeding behavior and to lessen the handling stress (Duarte *et al.* 2010), all individuals were maintained without food for 24 h prior to the experimental trials. The plastic containers (replicates and controls) were randomly arranged in two climate chambers at 20 °C. The period during which amphipods preferentially feed was investigated by offering food during day and night conditions in the climate chamber. During the first trial, white fluorescent lighting was used to illuminate the chamber for 12 h (simulating day). The trial was repeated with new individuals for each treatment with the lights off (simulating night). On termination of the trials, the remaining food was removed, brushed lightly to remove sand, and re-weighed.

#### Food preference

To assess the food preference of *A. brasiliensis*, small, pre-weighed pieces of four types of food (*E. brasiliensis*, *D. hanleyanus*, *Mugil* sp., and *Ulva* sp.) were offered simultaneously in the same container. For this treatment, 10 experimental replicates and 5 controls were used.

#### Fresh and dried macroalgae

To compare amphipod consumption rate of fresh and dried algae (*Ulva* sp.), pre-weighed portions of the blades (to the nearest 0.001 g) of dried and fresh algae were placed on the surface in each experimental container. Algal blades were dried at 40 °C for 24 h prior to the trial. As previously, 10 replicates and 5 controls were used.

#### Consumption rate of food on the surface and buried food

To investigate amphipod consumption rate of food on the surface and food buried in the sand, further amphipods and food items (*D. hanleyanus*) were collected from the beach as

seleccionaron juveniles de *D. hanleyanus* y *E. brasiliensis* a fin de estandarizar el peso del alimento ofrecido (0.5 a 0.7 g); el primero se ofreció sin su concha. Se utilizó un pedazo pequeño (0.5 a 0.7 g) de músculo de *Mugil* sp. Para medir las tasas de consumo algal, todas las porciones macrofitas comprendieron material cosechado en el campo, el cual se secó con papel secante para eliminar el exceso de agua y se pesó al 0.001 g más cercano antes de colocarlo en los contenedores. Se usó material cosechado para simular restos recién depositados en la playa (Lastra *et al.* 2008).

Para todos los experimentos se utilizaron 10 réplicas de 10 animales experimentales y un pedazo de cada tipo de alimento. El alimento previamente pesado se adicionó directamente a cada contenedor experimental. Para controlar cualquier posible cambio de peso en las porciones de alimento no relacionado con la alimentación de los anfípodos (e.g., por desecación, degradación microbial), para cada ensayo experimental también se prepararon 5 controles consistentes de contenedores con arena y porciones previamente pesadas de cada tipo de alimento, pero sin anfípodos. Así, para cada tratamiento (cada tipo de alimento) se contó con 10 réplicas experimentales y 5 controles. Para evitar la influencia de la dieta anterior en el comportamiento alimentario y para reducir el estrés de los animales generado por su manipulación (Duarte *et al.* 2010), todos los individuos se mantuvieron en inanición durante 24 h antes de los ensayos experimentales. Los contenedores de plástico (réplicas y controles) se colocaron aleatoriamente en dos cámaras climáticas a 20 °C. El periodo durante el cual los anfípodos se alimentan preferentemente se estudió ofreciendo alimento durante condiciones de día y de noche en las cámaras climáticas. En el primer ensayo se usó luz blanca fluorescente para iluminar la cámara durante 12 h (simulando el día). El ensayo se repitió con individuos nuevos para cada tratamiento sin luz (simulando la noche). Al terminar los ensayos, el alimento remanente se retiró, se cepilló ligeramente para quitar la arena y se pesó.

#### Preferencia de alimento

Para evaluar la preferencia de alimento de *A. brasiliensis*, se colocaron pedazos pequeños, previamente pesados, de cuatro tipos de alimento (*E. brasiliensis*, *D. hanleyanus*, *Mugil* sp. y *Ulva* sp.) en el mismo contenedor de forma simultánea. Para este experimento se usaron 10 réplicas y 5 controles.

#### Macroalgas frescas y secas

Para comparar la tasa de consumo de algas frescas y secas (*Ulva* sp.), se colocaron porciones previamente pesadas (al 0.001 g más cercano) de las hojas de algas frescas y secas en la superficie de cada contenedor experimental. Las hojas se secaron a 40 °C durante 24 h antes del ensayo. Al igual que en los ensayos anteriores, se usaron 10 réplicas y 5 controles.

described above. Prior to the trials, the mollusks were removed from their shell and weighed to the nearest 0.001 g. Food was offered on the surface and 5 cm below the surface inside open valves (to minimize adhesion of sand to the food when buried). In the natural environment, *D. hanleyanus* is typically found with open valves after death and *A. brasiliensis* is observed inside the valves. At the end of each trial, both the food items and amphipods were weighed in order to calculate posterior weight per gram of each individual. As previously, 10 replicates and 5 controls were used.

### Data analysis

Consumption rates were calculated per individual:  $(H_i \times C_f / C_i) - H_f$ , where  $H_i$  and  $H_f$  are the pre-trial and post-trial weights of blotted food offered to amphipods, and  $C_i$  and  $C_f$  are the pre-trial and post-trial weights of blotted paired controls for autogenic changes in weight (Taylor and Brown 2006). The results obtained from the equation were divided by the number of amphipods in each treatment to calculate consumption rates per individual (mean consumption  $\text{ind}^{-1} 12 \text{ h}^{-1}$ ). This result was divided by the weight of the amphipod to calculate the consumption rate per gram of individual.

To compare the consumption of food items made without choice, the Kruskal-Wallis non-parametric test was used for both night and day periods separately. Pairwise comparisons of consumption during night and day periods were evaluated using the parametric Student *t*-test for independent samples (Zar 1999). Food preference experiments (with choice) were evaluated using the non-parametric Friedman test followed by pairwise comparisons (Zar 1999). Student's *t*-test was again applied to compare the consumption of individually offered (no choice) and simultaneously offered (with choice) food items, for the analysis of *D. hanleyanus* ingestion (buried or exposed on the surface), and for the consumption of fresh and dried algae. All statistical analyses were performed using the data analysis software Statistica 7.0.

## RESULTS

### Consumption rates and period of feeding activity

Amphipods consumed three of the four food items offered during the day, with average consumption rates in the range of 4.7 to 24.9 mg blotted weight  $\text{ind}^{-1} 12 \text{ h}^{-1}$ . Amphipods did not consume *Mugil* sp. during this period. The consumption rates for amphipods feeding on *E. brasiliensis* and *D. hanleyanus* were very similar and did not differ statistically. When feeding on *E. brasiliensis*, the average consumption rate for amphipods was 24.9 mg blotted weight  $\text{ind}^{-1} 12 \text{ h}^{-1}$  ( $\pm 10$  SD), which represents 21.8% of the total food offered, and when feeding on *D. hanleyanus*, it was 23.0 mg blotted weight  $\text{ind}^{-1} 12 \text{ h}^{-1}$  ( $\pm 11$  SD), which represents 20.4% of the total food offered. When feeding on *Ulva* sp., the consumption rate for amphipods during the day was

### Tasa de consumo de alimento en la superficie y enterrado

Para evaluar la tasa de consumo de alimento en la superficie y enterrado en la arena, se recolectaron anfípodos adicionales y alimento (*D. hanleyanus*) de la playa como se describió anteriormente. Antes de los ensayos, los moluscos se separaron de su concha y se pesaron al 0.001 g más cercano. El alimento se proporcionó en la superficie y 5 cm por debajo de la superficie dentro de valvas abiertas (para minimizar la adhesión de arena al alimento). En un ambiente natural, *D. hanleyanus* típicamente se encuentra con valvas abiertas después de morir, dentro de las cuales se observa *A. brasiliensis*. Al final de cada ensayo, se pesaron tanto los componentes alimenticios como los anfípodos para calcular el peso posterior por gramo de cada individuo. Se usaron 10 réplicas y 5 controles.

### Análisis de datos

Las tasas de consumo se calcularon por individuo:  $(H_i \times C_f / C_i) - H_f$ , donde  $H_i$  y  $H_f$  son el peso preensayo y peso posensayo del alimento (secado con papel secante) ofrecido a los anfípodos, y  $C_i$  y  $C_f$  son el peso preensayo y peso posensayo de los controles emparejados (secados) para determinar los cambios autogénicos en el peso (Taylor y Brown 2006). Los resultados obtenidos de la ecuación se dividieron por el número de anfípodos en cada tratamiento para calcular las tasas de consumo por individuo (consumo promedio  $\text{ind}^{-1} 12 \text{ h}^{-1}$ ). El resultado fue dividido por el peso del anfípodo para calcular la tasa de consumo por gramo de individuo.

Para comparar el consumo de los alimentos ofrecidos en los ensayos sin opción, se empleó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para los periodos de día y noche de forma separada. Las comparaciones por pares del consumo durante los periodos de día y noche se evaluaron con la prueba paramétrica *t* de Student para muestras independientes (Zar 1999). Los ensayos de preferencia de alimento (con opción) se evaluaron con la prueba no paramétrica de Friedman seguida por comparaciones por pares (Zar 1999). La prueba *t* de Student se volvió a usar para comparar el consumo de los diferentes alimentos ofrecidos individualmente (sin opción) y simultáneamente (con opción), así como para analizar la ingesta de *D. hanleyanus* en la superficie o enterrada en la arena y el consumo de algas frescas y secas. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa Statistica 7.0.

## RESULTADOS

### Tasas de consumo y periodo de actividad alimentaria

Durante el día los anfípodos consumieron tres de los cuatro tipos de alimento ofrecidos, con tasas de consumo promedio en el intervalo de 4.7 a 24.9 mg peso seco  $\text{ind}^{-1} 12 \text{ h}^{-1}$ . Los anfípodos no consumieron *Mugil* sp. durante este periodo. Las tasas de consumo de *E. brasiliensis* y

4.7 mg blotted weight ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup> ( $\pm 3$  SD), which represents only 11% of the total amount of food offered, and differs significantly from the amounts of *E. brasiliensis* (Kruskal-Wallis:  $P = 0.002$ ) and *D. hanleyanus* (Kruskal-Wallis:  $P = 0.001$ ) consumed by the amphipods during the day.

During the night, amphipods consumed the four food items offered, with average consumption rates in the range of 5.0 to 47.4 mg blotted weight ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup>. The consumption of *E. brasiliensis* (47 mg blotted weight ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup>,  $\pm 6$  SD) and *D. hanleyanus* (45 mg blotted weight ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup>,  $\pm 29$  SD) represented 34.7% and 29.7% of the total food offered, respectively. *Mugil* sp. was consumed in less quantities (35 mg blotted weight ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup>,  $\pm 18$  SD), representing 23.3% of the total. Consumption of *Ulva* sp. was much lower (5 mg blotted weight ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup>,  $\pm 3$  SD), representing only 12.1% of the total food offered. However, no statistically significant differences were observed among treatments during the night.

The comparison of amphipod consumption rates during the day and night is shown in figure 1. There was a significant increase in the consumption rate of *E. brasiliensis* (Student's *t*-test:  $t = -2.12$ ,  $P = 0.045$ ) and *D. hanleyanus* (Student's *t*-test:  $t = -2.22$ ,  $P = 0.039$ ) at night. For *Ulva* sp., no significant difference in consumption rate was observed during the day and night (Student's *t*-test:  $t = -0.27$ ,  $P = 0.783$ ) (fig. 2). This result was expressed separately due to the difference between the weight of algae and animals offered as food.

### Food preference and comparison of consumption rates with and without food choice

The subsequent trials were made in the absence of light, after major consumption of food items was observed during the night.

When consumption rates were evaluated with a choice of food items, no significant difference was observed in the consumption rates of *E. brasiliensis*, *D. hanleyanus*, and *Mugil* sp. (Friedman test:  $P = 0.122$ ); the first two were consumed at the highest rates (22.06 mg blotted weight ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup>,  $\pm 7$  SD, and 18.31 mg blotted weight ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup>,  $\pm 10$  SD, respectively), while *Mugil* sp. was consumed at a lower rate (14.45 mg blotted weight ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup>,  $\pm 6$  SD). *Ulva* sp., however, was not consumed by the amphipods (fig. 3).

When amphipods were presented a single food type (no choice), the consumption rate recorded was always higher than when food items were offered simultaneously (with choice). A significant difference in the consumption rates of *E. brasiliensis* and *D. hanleyanus* was observed among treatments (Student's *t*-test:  $t = 2.47$ ,  $P = 0.023$ , and  $t = 2.82$ ,  $P = 0.011$ , respectively). The consumption rate for amphipods feeding on *Mugil* sp. was twice as high when the food item was offered without a choice compared to when

*D. hanleyanus* fueron muy similares y no difirieron estadísticamente. La tasa de consumo de *E. brasiliensis* fue de 24.9 mg peso seco ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup> ( $\pm 10$  DE) y el de *D. hanleyanus* de 23.0 mg peso seco ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup> ( $\pm 11$  DE), representando 21.8% y 20.4%, respectivamente, del total de alimento ofrecido. La tasa de consumo de *Ulva* sp. durante el día fue de 4.7 mg peso seco ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup> ( $\pm 3$  DE), lo que representa sólo el 11% del total de alimento ofrecido y difiere significativamente de las cantidades de *E. brasiliensis* (Kruskal-Wallis:  $P = 0.002$ ) y *D. hanleyanus* (Kruskal-Wallis:  $P = 0.001$ ) consumidas por los anfípodos durante el día.

Durante la noche los anfípodos consumieron los cuatro tipos de alimento ofrecidos, con tasas de consumo promedio en el intervalo de 5.0 a 47.4 mg peso seco ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup>. El consumo de *E. brasiliensis* (47 mg peso seco ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup>,  $\pm 6$  DE) y *D. hanleyanus* (45 mg peso seco ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup>,  $\pm 29$  DE) representó 34.7% y 29.7%, respectivamente, del total de alimento ofrecido, mientras que el de *Mugil* sp., que fue menor (35 mg peso seco ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup>,  $\pm 18$  DE), representó 23.3% del total. El consumo de *Ulva* sp. fue mucho menor, 5 mg peso seco ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup> ( $\pm 3$  DE), lo que representa sólo 12.1% del total de alimento ofrecido. No obstante, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos nocturnos.

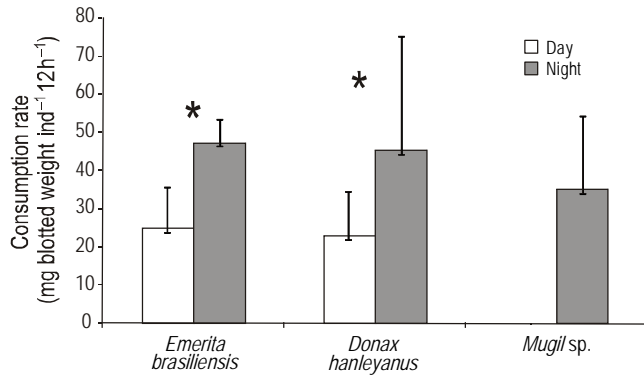
En la figura 1 se comparan las tasas de consumo de *E. brasiliensis*, *D. hanleyanus* y *Mugil* sp. durante el día y la noche. Se observa un aumento significativo en la tasa de consumo de *E. brasiliensis* (prueba *t* de Student:  $t = -2.12$ ,  $P = 0.045$ ) y *D. hanleyanus* (prueba *t* de Student:  $t = -2.22$ ,  $P = 0.039$ ) durante la noche. En la figura 2 se muestra la tasa de consumo de *Ulva* sp. durante el día y la noche y no se observa una diferencia significativa (prueba *t* de Student:  $t = -0.27$ ,  $P = 0.783$ ). Este resultado se presenta de forma separada debido a la diferencia en el peso de las algas y de los animales ofrecidos como alimento.

### Preferencia de alimento y comparación de las tasas de consumo con y sin opción de alimento

Tras observar un mayor consumo de alimentos durante la noche, los ensayos subsiguientes se realizaron en ausencia de luz.

Al evaluar las tasas de consumo en el ensayo con opción de alimento, no se observaron diferencias significativas en las tasas de consumo de *E. brasiliensis*, *D. hanleyanus* y *Mugil* sp. (prueba de Friedman:  $P = 0.122$ ); la tasa de consumo de los primeros dos (22.06 mg peso seco ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup>,  $\pm 7$  DE, y 18.31 mg peso seco ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup>,  $\pm 10$  DE, respectivamente) fue mayor que el de *Mugil* sp. (14.45 mg peso seco ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup>,  $\pm 6$  DE). Los anfípodos no consumieron *Ulva* sp. (fig. 3).

Cuando los anfípodos fueron ofrecidos sólo un tipo de alimento (ensayo sin opción), la tasa de consumo siempre fue mayor que cuando los alimentos fueron ofrecidos



**Figure 1.** Consumption rate (mean consumption ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup> ± SD) of *Emerita brasiliensis*, *Donax hanleyanus*, and *Mugil sp.* by the amphipod *Atlantorchestoidea brasiliensis* during the day and night. The asterisk indicates significance according to Student's *t*-test ( $P < 0.005$ ).

**Figura 1.** Tasa de consumo (consumo promedio ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup> ± DE) de *Emerita brasiliensis*, *Donax hanleyanus* y *Mugil sp.* por el anfípodo *Atlantorchestoidea brasiliensis* durante el día y la noche. El asterisco indica significancia según la prueba *t* de Student ( $P < 0.005$ ).

*Mugil sp.* was offered simultaneously with other food items (Student's *t*-test:  $t = 3.25$ ,  $P = 0.004$ ) (fig. 3).

### Fresh and dried macroalgae

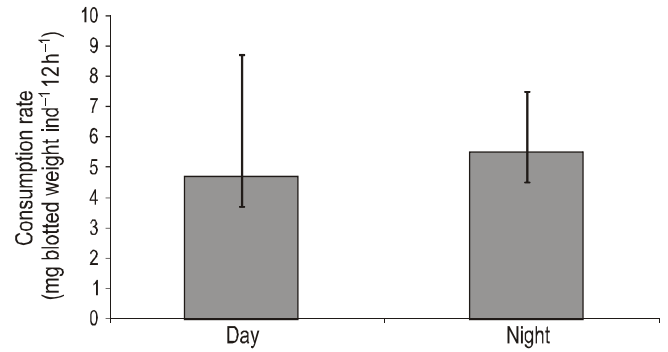
When fresh and dried macroalgae were simultaneously offered to *A. brasiliensis*, only fresh algae were consumed (6 mg blotted weight ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup>, ±11 SD) (fig. 4).

### Consumption rate of food on the surface and buried food

The consumption rate of *D. hanleyanus* when presented to amphipods on the surface or buried in the sand did not differ significantly (Student's *t*-test:  $t = 1.11$ ,  $P = 0.280$ ) (fig. 5). When *D. hanleyanus* was presented on the surface, the average consumption rate was 14.27 mg blotted weight ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup> (±2 SD), and when buried in the sand the consumption rate was 12.47 mg blotted weight ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup> (±2 SD).

## DISCUSSION

In the current study, *A. brasiliensis* consumed a variety of food items, including both plants and animals. Interestingly, other amphipod species, such as *Orchestia gammarellus* and *Platorchestia platensis*, have also been classified as omnivorous, although they consume more organic plant matter (Behbehani and Croker 1982, Moore and Francis 1985). This is the first study that has estimated the consumption rate of organic animal matter by sandhoppers. The crab *E. brasiliensis* and the mollusk *D. hanleyanus* were the food items most commonly consumed by *A. brasiliensis*. *Emerita brasiliensis* is one of the most abundant species found in



**Figure 2.** Consumption rate (mean consumption ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup> ± SD) of *Ulva sp.* by the amphipod *Atlantorchestoidea brasiliensis* during the day and night.

**Figura 2.** Tasa de consumo (consumo promedio ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup> ± DE) de *Ulva sp.* por el anfípodo *Atlantorchestoidea brasiliensis* durante el día y la noche.

simultáneamente (con opción). Se observó una diferencia significativa en las tasas de consumo de *E. brasiliensis* y *D. hanleyanus* entre los tratamientos (prueba *t* de Student:  $t = 2.47$ ,  $P = 0.023$ , y  $t = 2.82$ ,  $P = 0.011$ , respectivamente). La tasa de consumo de *Mugil sp.* fue dos veces más alta cuando este alimento se ofreció como única opción que cuando se ofreció de forma simultánea con otros alimentos (prueba *t* de Student:  $t = 3.25$ ,  $P = 0.004$ ) (fig. 3).

### Macroalgas frescas y secas

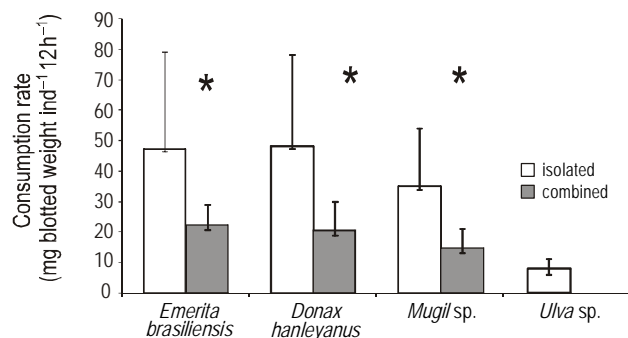
Cuando *A. brasiliensis* recibió macroalgas frescas y secas de forma simultánea, sólo se consumieron las algas frescas (6 mg peso seco ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup>, ±11 DE) (fig. 4).

### Tasa de consumo de alimento en la superficie y enterrado

No se observaron diferencias significativas en la tasa de consumo de *D. hanleyanus* cuando se colocó en la superficie o se enterró en la arena (prueba *t* de Student:  $t = 1.11$ ,  $P = 0.280$ ) (fig. 5). La tasa de consumo de *D. hanleyanus* en la superficie fue de 14.27 mg peso seco ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup> (±2 DE) y enterrado fue de 12.47 mg peso seco ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup> (±2 DE).

## DISCUSIÓN

En el presente estudio, *A. brasiliensis* consumió una variedad de alimentos, incluyendo tanto plantas como animales. Es interesante notar que otras especies de anfípodos, como *Orchestia gammarellus* y *Platorchestia platensis*, también han sido clasificados como omnívoros, aunque consumen más materia orgánica vegetal (Behbehani y Croker 1982, Moore y Francis 1985). Éste es el primer trabajo que ha estimado la tasa de consumo de materia orgánica animal por anfípodos talítridos. El cangrejo *E. brasiliensis* y el molusco

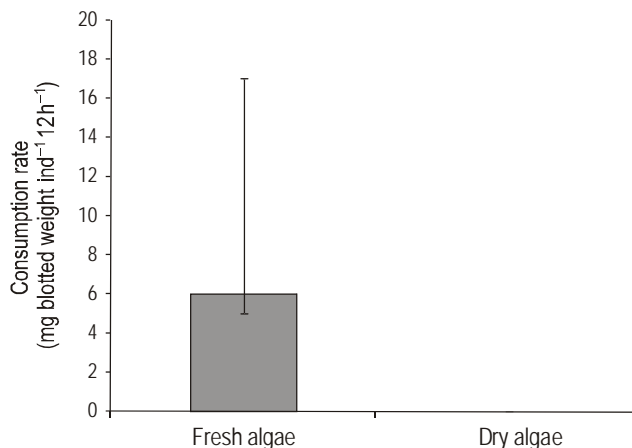


**Figure 3.** Consumption rate (mean consumption ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup> ± SD) of *Emerita brasiliensis*, *Donax hanleyanus*, *Mugil sp.*, and *Ulva sp.* by the amphipod *Atlantorchoesteidea brasiliensis* in the assays with and without food choice. The asterisk indicates significance according to Student's *t*-test ( $P < 0.005$ ).

**Figura 3.** Tasa de consumo (consumo promedio ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup> ± DE) de *Emerita brasiliensis*, *Donax hanleyanus*, *Mugil sp.* y *Ulva sp.* por el anfípodo *Atlantorchoesteidea brasiliensis* en los ensayos con y sin opción de alimento. El asterisco indica significancia según la prueba *t* de Student ( $P < 0.005$ ).

the swash zone on exposed sandy beaches along the coast of Rio de Janeiro, contributing to the high availability of dead individuals and fragments deposited along the strandline (Cardoso and Veloso 1996, Defeo and Gómez 2005). *Donax hanleyanus* shows the same distribution as *E. brasiliensis* but is less abundant on the beaches (Veloso *et al.* 2003b). In the field, *A. brasiliensis* was also observed eating a variety of insects, such as flies, wasps, and beetles. The low input of macroalgae to this beach may explain the high level of consumption of animals by *A. brasiliensis*. Differences in the buccal morphology of omnivorous and herbivorous species should also be investigated in order to better understand how species have adapted to the different feeding dynamics observed on different types of beaches.

During the day, it is common to observe individuals of *A. brasiliensis* foraging on fresh detritus close to the swash zone (Cardoso and Veloso 1996, Cardoso 2002, Veloso *et al.* 2009). Results from the present study indicate that this species is able to feed during the day, and that nocturnal activity may be more related to a low-stress environment (e.g., sand and air temperature, humidity, predation). During the middle of the day, sand temperatures in summer on Rio de Janeiro beaches can reach more than 40 °C and temperature differences between day and night can frequently reach 20 °C (pers. obs.). During this daytime period, very little activity was observed and the majority of animals remained buried in the sand. However, *A. brasiliensis* shows more than one peak in activity during a 24-h period: at dawn, at dusk, and at midnight (Cardoso 2002), which coincides with periods when the temperature is not very high. Other species, such as *Orchoesteidea corniculata*, *Orchoesteidea tuberculata*, and *Talorchestia brito*, also exhibit activity during the day (Craig



**Figure 4.** Consumption rate (mean consumption ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup> ± SD) of fresh and dry *Ulva sp.* by the amphipod *Atlantorchoesteidea brasiliensis*.

**Figura 4.** Tasa de consumo (consumo promedio ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup> ± DE) de *Ulva sp.* fresca y seca por el anfípodo *Atlantorchoesteidea brasiliensis*.

*D. hanleyanus* fueron los alimentos más consumidos por *A. brasiliensis*. *Emerita brasiliensis* es una de las especies más abundantes en la zona de saca y resaca de playas arenosas expuestas en la costa de Río de Janeiro, y contribuye a la alta disponibilidad de individuos muertos y fragmentos alóctonos despositados (Cardoso y Veloso 1996, Defeo y Gómez 2005). *Donax hanleyanus* muestra la misma distribución que *E. brasiliensis* pero es menos abundante en las playas (Veloso *et al.* 2003b). En el campo, también se observó *A. brasiliensis* consumiendo una variedad de insectos, tales como moscas, avispas y escarabajos. La escasa presencia de macroalgas en esta playa podría explicar el alto nivel de consumo de animales por *A. brasiliensis*. Es necesario estudiar las diferencias en la morfología bucal de especies omnívoras y herbívoras para entender mejor cómo las especies se han adaptado a las distintas dinámicas de alimentación observadas en los diferentes tipos de playa.

Durante el día, es común observar individuos de *A. brasiliensis* consumiendo detrito fresco cerca de la zona de resaca (Cardoso y Veloso 1996, Cardoso 2002, Veloso *et al.* 2009). Nuestros resultados indican que esta especie puede alimentarse durante el día y que la actividad nocturna está relacionada más con un ambiente de bajo estrés (e.g., temperatura de la arena y el aire, humedad, depredación). A medio día, en el verano, la temperatura de la arena en las playas de Río de Janeiro puede rebasar los 40 °C y la diferencia de temperatura entre el día y la noche puede ser de hasta 20 °C (obs. pers.). Durante el día se observó muy poca actividad y la mayoría de los animales permanecieron enterrados en la arena. No obstante, se ha observado más de un pico de actividad para *A. brasiliensis* durante un periodo de 24 h: al amanecer, al atardecer y a medianoche (Cardoso 2002),

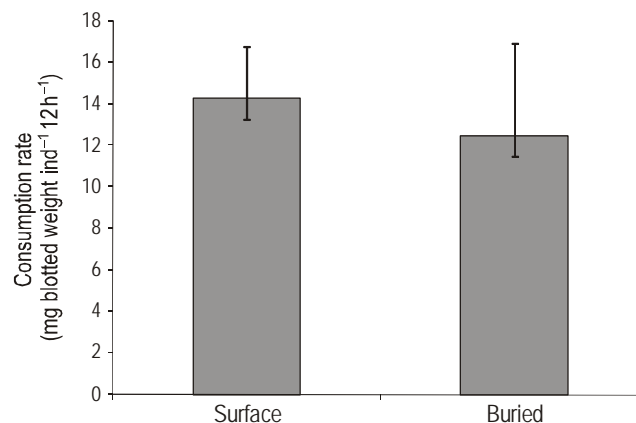


1973, Kennedy *et al.* 2000, Lastra *et al.* 2010). In contrast, *Megalorchestia corniculata* and *Talitrus saltator* are primarily nocturnal (Scapini *et al.* 1992, Nardi *et al.* 2003). Differences in behavioral traits were observed among species in response to the dynamics of the local habitat, unpredictability of food supply, and other environmental factors (Lastra *et al.* 2010).

In the current study, when *A. brasiliensis* was offered *Ulva* sp., very little was consumed, and in the experiment on food preference, virtually none of the algae was consumed. Low use of *Ulva* sp. by other amphipod species, such as *Talitrus*, has also been observed, and brown macroalgae are more commonly consumed by amphipods (Adin and Riera 2003, Lastra *et al.* 2008, Duarte *et al.* 2010). Species of the order Ulvales are nutritionally rich (Cruz-Rivera and Hay 2000, Taylor and Steinberg 2005) and generally considered free of chemical defenses (Borowsky and Borowsky 1990, Van Alstyne *et al.* 2001). The low phenolic content and structural toughness of these algae in comparison to other algae makes it difficult to understand the food preference of *Talitrus* (Adin and Riera 2003). Food choice has been observed for *O. tuberculata* (Duarte *et al.* 2010). This species actively selects the available macroalgae and the choice appears to be based on nutritional quality. In the current study, the choice by the amphipods could be related to higher quality food. The herbivorous diet suggests a lower protein content compared to a scavenger's diet, but this aspect has yet to be investigated. The availability of food on the beach is also an important factor to consider. One strategy that could be used by scavengers on reflective beaches would be to rely on a better quality of nutrients to compensate for the lower availability and frequency of food.

Despite talitrids being buried beneath the desiccating macroalgae, several studies have suggested that amphipods prefer consuming fresh rather than decomposing or dried macroalgae (Colombini *et al.* 2000, Lastra *et al.* 2008, Duarte *et al.* 2010). Our results are similar to those of these previous studies, with *A. brasiliensis* preferentially feeding on fresh algae rather than dried algae when presented with both food items. However, it is very difficult to evaluate the time from dislodgement to desiccation of macrophytes on the drift line. The experiment conducted here did not verify the feeding preference of amphipods on macroalgae at other stages of decomposition, and this aspect needs to be further examined.

In addition, there are no published reports on food consumption by amphipods within sediment. The data presented here show that *A. brasiliensis* can feed both on the surface and buried within the sand, and, unexpectedly, there was no significant difference in consumption rates between the two feeding locations. This observation is very interesting as detritus is constantly mixed in the sand in reflective beaches leaving less food available on the surface. The work of Vilas (1986) showed that *T. saltator* can burrow and move horizontally in the sediment, similar to the observations in the present study.



**Figure 5.** Consumption rate (mean consumption ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup> ± SD) of *Donax hanleyanus* exposed at the surface and buried in the sediment by the amphipod *Atlantorchestoidea brasiliensis*.

**Figura 5.** Tasa de consumo (consumo promedio ind<sup>-1</sup> 12 h<sup>-1</sup> ± DE) de *Donax hanleyanus* en la superficie y dentro del sedimento por el anfípodo *Atlantorchestoidea brasiliensis*.

coincidiendo con los periodos cuando la temperatura no es muy alta. Otras especies, como *Orchestoidea corniculata*, *Orchestoidea tuberculata* y *Talorchestia brito*, también muestran actividad durante el día (Craig 1973, Kennedy *et al.* 2000, Lastra *et al.* 2010), mientras que *Megalorchestia corniculata* y *Talitrus saltator* son principalmente nocturnos (Scapini *et al.* 1992, Nardi *et al.* 2003). Se han observado diferencias en rasgos de comportamiento en respuesta a la dinámica del hábitat local, imprevisibilidad de la disponibilidad de alimento y otros factores ambientales (Lastra *et al.* 2010).

En el presente estudio, fue poca la cantidad de *Ulva* sp. consumida por *A. brasiliensis* cuando fue el único alimento ofrecido, y cuando se ofreció simultáneamente con otros alimentos, su consumo fue insignificante. Se ha observado un menor consumo de *Ulva* sp. por otras especies de anfípodos, como *Talitrus*, y un mayor consumo de macroalgas pardas por anfípodos (Adin y Riera 2003, Lastra *et al.* 2008, Duarte *et al.* 2010). Las especies del orden Ulvales son ricas en nutrientes (Cruz-Rivera y Hay 2000, Taylor y Steinberg 2005) y en general se consideran libres de defensas químicas (Borowsky y Borowsky 1990, Van Alstyne *et al.* 2001). El bajo contenido fenólico y la dureza estructural de estas algas en comparación con otras hace difícil entender la preferencia de alimento de *Talitrus* (Adin y Riera 2003). También se ha documentado que *O. tuberculata* selecciona su alimento (Duarte *et al.* 2010). Esta especie selecciona activamente las macroalgas disponibles y la selección parece basarse en la calidad nutricional. En el presente trabajo, la selección presentada por los anfípodos podría estar relacionada con alimentos de mejor calidad. Una dieta herbívora indica un menor contenido de proteína en comparación con la dieta de un carroñero, pero aún falta estudiar este aspecto. La disponibilidad de alimento en la playa es otro factor importante a

As shown in other studies, the sandhopper often represents the major consumer of wrack deposits and is an important trophic link between organic matter and higher trophic levels, like avian consumers (Griffiths *et al.* 1983, Dugan *et al.* 2003). Actions that can influence the processing and availability of wrack, such as cleaning debris from the beach, can have negative implications for the food web.

The present study contributes further information regarding the feeding behavior of talitrid species and their ability to process material deposited on the beaches. Allochthonous inputs to beaches play an important role in supporting a range of invertebrate consumers, and consumption by herbivores and scavengers affects the turnover of organic material (Lercari *et al.* 2010, Bergamino *et al.* 2011). Knowledge of trophic relationships is fundamental for understanding the ecological role of species in the operation and processes of the ecosystem, as well as the consequences of biodiversity loss. Human actions, such as detritus removal and overharvesting of species, can alter the natural pathways of decomposition processes and matter circulation in an ecosystem. More studies on the influence of food quality and feeding preferences of *A. brasiliensis* are necessary to better understand the strategies used by this species, and to investigate its response if its food source is removed.

## ACKNOWLEDGEMENTS

This study was supported by the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, Brazil). Thanks are due to CAPES for the financial support for experiments. We thank all participants in the fieldwork for their valuable efforts. We are grateful to the Department of Carcinology of Santa Úrsula University, especially E Figueiredo Albuquerque and J Braga, who kindly offered working facilities and equipment. The English text was revised by JW Reid and the Spanish abstract by F García García.

## REFERENCES

- Adin R, Riera PR. 2003. Preferential food source utilization among stranded macroalgae by *Talitrus saltator* (Amphipod, Talitridae): A stable isotope study on the northern coast of Brittany (France). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 56: 91–98.
- Behbehani ML, Croker RA. 1982. Ecology of beach wrack in northern New England with special reference to *Orchestia platensis*. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 15: 611–620.
- Bergamino L, Lercari D, Defeo O. 2011. Food web structure of sandy beaches: Temporal and spatial variation using stable isotope analysis. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 91: 536–543.
- Borowsky R, Borowsky D. 1990. Feeding inhibition of the salt marsh amphipod *Gammarus palustris* Bousfield, 1969 by heatlabile substances in *Ulva lactuca*. *Crustaceana* 59: 299–301.
- Cardoso RS. 2002. Behavioural strategies and surface activity of the sandhopper *Pseudorchestoidea brasiliensis* (Amphipod, Talitridae) on a Brazilian beach. *Mar. Biol.* 141: 167–173.
- Cardoso RS, Veloso VG. 1996. Population biology and secondary production of the sandhopper *Pseudorchestoidea brasiliensis* (Amphipoda: Talitridae) at Prainha Beach, Brazil. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 142: 111–119.
- consider. Una estrategia que podrían usar los carroñeros en playas reflectivas es depender de una mejor calidad de nutrientes para compensar la menor disponibilidad y frecuencia de alimento.
- A pesar de enterrarse bajo macroalgas desecantes, varios estudios han sugerido que los anfípodos talitridos prefieren consumir algas frescas en vez de algas secas o en descomposición (Colombini *et al.* 2000, Lastra *et al.* 2008, Duarte *et al.* 2010). Nuestros resultados concuerdan con esto ya que *A. brasiliensis* se alimentó preferentemente de algas frescas que de algas secas cuando ambas se ofrecieron simultáneamente. Sin embargo, es muy difícil evaluar el tiempo entre el desprendimiento de los macrófitos y su desecación al quedar varados. Nuestro experimento no evaluó el consumo por los anfípodos de macroalgas en otras etapas de descomposición y este aspecto requiere de mayor investigación.
- Aparentemente no existen otros reportes del consumo de alimento por anfípodos dentro del sedimento. Nuestros resultados indican que *A. brasiliensis* puede alimentarse tanto en la superficie como enterrado en la arena y, sorprendentemente, no se observaron diferencias significativas en las tasas de consumo entre las dos posiciones. Esta observación es muy interesante ya que el detrito constantemente se mezcla con la arena de playas reflectivas y la cantidad de alimento disponible en la superficie disminuye. Similarmente, Vilas (1986) encontró que *T. saltator* puede enterrarse y moverse horizontalmente en el sedimento.
- Como se ha demostrado en otros estudios, los anfípodos talitridos son los principales consumidores de residuos orgánicos y representan un eslabón importante en la cadena trófica entre la materia orgánica y niveles superiores (Griffiths *et al.* 1983, Dugan *et al.* 2003). Ciertas acciones que pueden afectar el procesado y la disponibilidad de la materia orgánica, como limpiar la playa de residuos, pueden tener consecuencias negativas para la cadena trófica.
- El presente trabajo aporta información adicional sobre el comportamiento alimentario de especies de talitridos y su capacidad para procesar material depositado en las playas. El material alóctono que arriba a las playas juega un papel importante en el sustento de una gama de invertebrados, y su consumo por herbívoros y carroñeros afecta la transformación de la materia orgánica (Lercari *et al.* 2010, Bergamino *et al.* 2011). El conocimiento de las relaciones tróficas es esencial para entender el papel ecológico de las especies en la operación y los procesos del ecosistema, así como las consecuencias de la pérdida de biodiversidad. Actividades humanas, tales como la remoción de detrito y la sobreexplotación de especies, pueden alterar las vías naturales de los procesos de descomposición y la circulación de materia. Se necesitan mayores estudios de la influencia de la calidad de los alimentos y de las preferencias alimentarias de *A. brasiliensis* para un mejor entendimiento de las estrategias utilizadas por esta especie y para evaluar su respuesta si desaparece su fuente de alimento.

- Cardoso RS, Veloso VG. 2001. Embryonic development and reproductive strategy of *Pseudorchestoidea brasiliensis* (Amphipoda: Talitridae) at Prainha Beach, Brazil. *J. Nat. Hist.* 35: 201–211.
- Colombini I, Chelazzi L. 2003. Influence of marine allochthonous input of sandy beach communities. In: Gibson RN, Atkinson RJA (eds.), *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 41. CRC Press, pp. 115–159.
- Colombini I, Aloia A, Fallaci M, Pezzoli G, Chelazzi L. 1998. Spatial use of an equatorial coastal system (East Africa) by an arthropod community in relation to periodically varying environmental conditions. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 47: 633–647.
- Colombini I, Aloia A, Fallaci M, Pezzoli G, Chelazzi L. 2000. Temporal and spatial use of stranded wrack by the macrofauna of a tropical sand beach. *Mar. Biol.* 136: 531–541.
- Craig PC. 1973. Behaviour and distribution of the sand beach amphipod *Orchestoidea corniculata*. *Mar. Biol.* 23: 101–109.
- Crawley KR, Hyndes GA. 2007. The role of different types of detached macrophytes in the food and habitat choice of a surf-zone inhabiting amphipod. *Mar. Biol.* 151: 1433–1443.
- Cruz-Rivera E, Hay ME. 2000. Can quantity replace quality? Food choice, compensatory feeding, and fitness of marine mesograzers. *Ecology* 81: 201–219.
- Defeo O, Gómez J. 2005. Morphodynamics and habitat safety in sandy beaches: Life history adaptations in a supralittoral amphipod. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 293: 143–153.
- Defeo O, Jaramillo E, Lyonnet A. 1992. Community structure and intertidal zonation of the macroinfauna on the Atlantic coasts of Uruguay. *J. Coast. Res.* 8: 830–839.
- Duarte C, Navarro JM, Acuña K, Gómez I. 2010. Feeding preferences of the sandhopper *Orchestoidea tuberculata*: The importance of algal traits. *Hydrobiologia* 651: 291–30.
- Dugan JE, Hubbard DM, McCrary MD, Pierson, MO. 2003. The response of macrofauna communities and shorebirds to macrophyte wrack subsidies on exposed sandy beaches of southern California. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 588: 25–40.
- Gómez J, Defeo O. 1999. Life history of the sandhopper *Pseudorchestoidea brasiliensis* (Amphipoda) in sandy beaches with contrasting morphodynamics. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 182: 209–220.
- Griffiths CL, Stenton-Dozey JM. 1980. The fauna and rate of degradation of stranded kelp. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 12: 645–653.
- Griffiths CL, Stenton-Dozey JM, Koop K. 1983. Kelp wrack and the flow of energy through a sandy beach ecosystem. In: McLachlan A, Erasmus T (eds.), *Sandy Beaches as Ecosystems*. Junk, The Hague, pp. 547–556.
- Hyndes GA, Lavery PS. 2005. Does transported seagrass provide an important trophic link in unvegetated, nearshore areas? *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 63: 633–643.
- Inglis G. 1989. The colonization and degradation of stranded *Macrocystis pyrifera* (L.) C. Ag. by the macrofauna of a New Zealand sandy beach. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 125: 203–217.
- Kennedy F, Naylor E, Jaramillo E. 2000. Ontogenetic differences in the circadian locomotor activity rhythm of the talitrid amphipod crustacean *Orchestoidea tuberculata*. *Mar. Biol.* 137: 511–517.
- Koop K, Field JG. 1980. The influence of food availability on population dynamics of a supralittoral isopod, *Ligia dilatata*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 48: 61–72.
- Lastra M, Page HM, Dugan JE, Hubbard DM, Rodil IF. 2008. Processing of allochthonous macrophyte subsidies by sandy beach consumers: Estimates of feeding rates and impacts on food resources. *Mar. Biol.* 154: 163–174.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue apoyado por el Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, Brasil). Agradecemos a CAPES el financiamiento para los experimentos. También agradecemos a todos los participantes en el trabajo de campo sus valiosos esfuerzos, así como al Departamento de Carcinología de la Universidad de Santa Úrsula, especialmente a E Figueiredo Albuquerque y J Braga, quienes amablemente permitieron el uso de sus instalaciones y equipo. El texto en inglés fue revisado por JW Reid y el resumen en español por F García García.

Traducido al español por Christine Harris.

- 
- Lastra M, Schlacher TA, Olabarria C. 2010. Niche segregation in sandy beach animals: An analysis with surface-active peracarid crustaceans on the Atlantic coast of Spain. *Mar. Biol.* 157: 613–625.
- Lercari D, Bergamino L, Defeo O. 2010. Trophic models in sandy beaches with contrasting morphodynamics: Comparing ecosystem structure and biomass flow. *Ecol. Model.* 221: 2751–2759.
- Marsden ID. 1991a. Kelp-sandhopper interactions on a sandy beach in New Zealand. I. Drift composition and distribution. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 152: 61–74.
- Marsden ID. 1991b. Kelp-sandhopper interactions on a sandy beach in New Zealand. II. Population dynamics of *Talorchestia quoyana* (Milne-Edwards). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 152: 75–90.
- Moore PG, Francis CH. 1985. Some observations on food and feeding of the supralittoral beach hopper *Orchestia gammarellus* (Pallas) (Crustacea: Amphipoda). *Ophelia* 24: 183–197.
- Nardi M, Morgan E, Scapini F. 2003. Seasonal variation in the free running period in two *Talitrus saltator* populations from Italian beaches differing in morphodynamics and human disturbance. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 58: 199–206.
- Olabarria C, Incera M, Garrido J, Rodil IF, Rossi F. 2009. Intraspecific diet shift in *Talitrus saltator* inhabiting exposed sandy beaches. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 84: 282–288.
- Orr M, Zimmer R, Jelinski DE, Mews M. 2005. Wrack deposition on different beach types: Spatial and temporal variation in the pattern of subsidy. *Ecology* 86: 1496–1507.
- Scapini F, Chelazzi L, Colombini I, Fallaci M. 1992. Surface activity, zonation and migrations of *Talitrus saltator* on a Mediterranean beach. *Mar. Biol.* 112: 573–581.
- Stenton-Dozey J, Griffiths CL. 1983. The fauna associated with kelp stranded on a sandy beach. In: McLachlan A, Erasmus T (eds.), *Sandy Beaches as Ecosystems*. Junk, The Hague, pp. 557–568.
- Taylor RB, Steinberg PD. 2005. Host use by Australasian seaweed mesograzers in relation to feeding preferences of larger grazers. *Ecology* 86: 2955–2967.
- Taylor RB, Brown PJ. 2006. Herbivory in the gammarid amphipod *Aora typica*: Relationships between consumption rates, performance and abundance across ten seaweed species. *Mar. Biol.* 149: 455–463.
- Van Alstyne KL, Wolfe GV, Freidenburg TL, Neill A, Hicken C. 2001. Activated defense systems in marine macroalgae: evidence for an ecological role for DMSP cleavage. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 213: 53–65.

- Veloso VG, Cardoso RS. 2001. Effect of morphodynamic on the spatial and temporal variation of macrofauna on three sandy beaches, Rio de Janeiro State, Brazil. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 81: 369–375.
- Veloso VG, Cardoso RS, Fonseca DB. 1997. Spatiotemporal characterization of an intertidal macrofauna community at Prainha Beach (recreio dos Bandeirantes), State of Rio de Janeiro, Brazil. In: Absalão RS, Esteves RS (Org.), *Oecol. Bras. Rio de Janeiro*, Ed. UFRJ 3, pp. 213–225.
- Veloso VG, Caetano CHS, Cardoso RS. 2003a. Composition, structure and zonation of intertidal macroinfauna in relation to physical factors in microtidal sandy beaches in Rio de Janeiro State, Brazil. *Sci. Mar.* 67: 393–402.
- Veloso VG, Cardoso RS, Petracco M. 2003b. Secondary production of the intertidal macrofauna of Prainha Beach, Brazil. *J. Coast. Res. Spec. Issue* 35: 385–391.
- Veloso VG, Sallorenzo IA, Ferreira BCA, Souza GN. 2009. *Atlantorchestoidea brasiliensis* (Crustacea: Amphipoda) as an indicator of disturbance caused by urbanization of a beach ecosystem. *Braz. J. Oceanogr.* 58: 13–21.
- Vilas F. 1986. Activity of amphipods in beach sediments and nearshore environments; Playa Ladeira, NW Spain. *J. Coast. Res.* 2: 285–295.
- Zar JH. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4th ed. Prentice Hall, New Jersey, 662 pp.

*Received January 2012,  
received in revised form August 2012,  
accepted, October 2012.*