

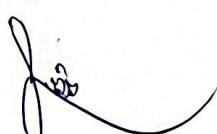
**Sobrevivência No Limite: Efeitos da Ressurgência e do Aquecimento
Experimental Sobre Cracas em Costões tropicais De Arraial Do Cabo**

Isis Viana Marques

Universidade Estadual do Norte Fluminense - UENF

Campos Dos Goytacazes – RJ

Agosto de 2025



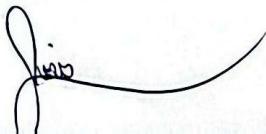
**Sobrevivência No Limite: Efeitos Da Ressurgência E Do Aquecimento
Experimental Sobre Cracas Em Costões tropicais De Arraial Do Cabo**

Isis Viana Marques

Dissertação apresentada ao Centro de Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Orientador: Prof. Dr. Cesar Augusto Marcelino Mendes Cordeiro

**Universidades Estadual Do Norte Fluminense – UENF
Campos Dos Goytacazes - RJ
Agosto de 2025**



Sobrevivência No Limite: Efeitos Da Ressurgência E Do Aquecimento Experimental Sobre Cracas Em Costões Tropicais De Arraial Do Cabo

Isis Viana Marques

Dissertação apresentada ao Centro de Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em 05 de agosto de 2025

Comissão Examinadora:

Documento assinado digitalmente
gov.br
MARINA SATIKA SUZUKI
Data: 15/08/2025 14:28:10-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Profa.Dra. Marina Satika Suzuki (Dra., Biociências e Biotecnologia) - UENF

Titular Interno

Documento assinado digitalmente
gov.br
SALVATORE SICILIANO
Data: 15/08/2025 15:52:24-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dr. Salvatore Siciliano (Dr., Ciências Biológicas- Zoologia) - UFRJ

Titular Interno

Documento assinado digitalmente
gov.br
CARLOS ALBERTO DE MOURA BARBOZA
Data: 16/08/2025 17:49:18-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

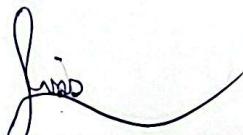
Prof. Dr. Carlos Alberto de Moura Barboza (Dr., Biologia Marinha) - UFF

Titular Externo

Documento assinado digitalmente
gov.br
CESAR AUGUSTO MARCELINO MENDES CORDEIRO
Data: 15/08/2025 14:19:21-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dr. Cesar Augusto Marcelino Mendes Cordeiro (Dr., Biologia Marinha) - UFF

Orientador



Agradecimentos

“Ó Senhor, quão variadas são as tuas obras! Todas as coisas fizeste com sabedoria; cheia está a terra das tuas riquezas. Tal é este vasto e espaçoso mar, onde se movem seres inumeráveis, animais pequenos e grandes. Bendize, ó minha alma, ao Senhor. Louvai ao Senhor.”

Salmos 104

Ao professor Cesar Cordeiro Marcelino, por ter sido um orientador presente, generoso e incentivador. Pela confiança depositada em mim mesmo quando a minha fraquejava, e pelo otimismo que ao final, me contagiou. Se não fosse essa orientação eu não conseguaria.

Aos professores com quem tive o prazer de participar das disciplinas, por todo conhecimento e experiência transmitidos.

Ao Projeto Costão Rochoso que ofereceu apoio financeiro e logístico viabilizando toda a parte prática da pesquisa e monitoramentos.

A empresa ASSECAMPE da qual faço parte, que ofertou total apoio para que essa jornada dupla fosse possível, bem como meus colegas de trabalho pelo apoio incessante, especialmente a Beatriz Almeida que generosamente trocou todos os plantões necessários, mesmo quando inconveniente, mesmo com filho quase recém nascido para que todas as minhas atividades fossem cumpridas. Sem tamanha generosidade eu jamais teria conseguido.

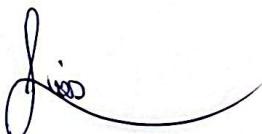
Aos meus amigos da graduação, Oscar Monteiro, Roberta Andrade, Gisele Souza e João Victor que não saíram do meu lado, torcendo a cada curva do caminho. A amizade de vocês é um refúgio.

A Bruna Palese, amiga querida que a pós graduação me concedeu. Riu comigo e chorou comigo sem nunca deixar de me incentivar.

Aos meus pais, especialmente a minha mãe, Solange Viana, pelo apoio incondicional e pelas orações que me sustentam de pé (juntamente com as irmãs do grupo de oração que me ajudaram a colecionar incontáveis testemunhos) .

A Cristiane Blanco e Ariel Blanco que são meus segundos pais. Obrigada por estarem presentes desde o primeiro momento e celebrar cada conquista minha como se fosse de vocês.

Por último gostaria de agradecer ao meu marido, Maycon Herllan, que se mostrou o meu maior incentivador e apoiador. Sonhando meus sonhos comigo e depositando todas as fichas



em mim. Sempre compreensivo com a vida corrida da pós-graduação, segurou com toda boa vontade e sem nenhum ressentimento todas as responsabilidades, quando eu não pude.

Toda Glória seja dada ao Senhor!

A handwritten signature in black ink, appearing to read "J. S. S." or a similar variation.

Índice

Resumo	11
1. Introdução	12
1.2 Ressurgência e sua influência	13
1.3 Cracas e suas características ecológicas	16
1.4 Mudanças climáticas e o entremarés	17
2. Justificativa	19
3. Objetivo Geral	21
3.1 Objetivos Específicos	21
3.2 Hipótese	21
4. Metodologia	22
4.1 Análise de Dados	24
Capítulo 1	
Survival at the edge: effects of the upwelling and experimental warming on barnacles in tropical rocky shores in Brazil	
Abstract	27
Introduction	28
Materials and Methods	30
Data Analysis	37
Results	38
Discussion	48
Conclusion	51
Reference	52
Appendix 1	61
4. Conclusão	65
5. Referência	67



LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Map of the experimental area in Arraial do Cabo (RJ). Prainha (PRA) and Fortaleza (FOR) indicate areas under indirect influence of upwelling, and Praia Grande (PG) indicates a site under direct influence of upwelling. 31

Figura 2. Praia Grande rocky shore seen from above, a drone image captured during fieldwork by researcher Rui Seabra. 32

Figura 3. Trail entrance to the Fortaleza rocky shore (A); Top view of the rocky shore (B); and the section of the shore where the experimental plates are fixed (C). 33

Figura 4. Prainha rocky shore seen from above, a drone image captured during fieldwork by researcher Rui Seabra. 33

Figura 5. Installation process of the polyethylene plates on the rocky shore showing (A) the drilling into the rock using the pre-existing holes in the plate as a guide, (B) fastening the plate to the rock with screws. 35

Figura 6. (A) White and (B) black HDPE plates photographed during the data collection period to record organism colonization. (C) Example of field procedure for photographing plates on the rocky shore. 36

Figura 7. Scheme of the experimental design and procedures employed in this study. 36

Figura 8. Mean daily thermal variation (°C) on white and black experimental plates during the experimental period in the intertidal rocky shores of Arraial do Cabo (RJ), Brazil. 39

Figura 9. Daily thermal amplitude (°C) on white and black experimental plates during winter and summer in the intertidal rocky shores of Arraial do Cabo (RJ), Brazil. Values above bars indicate absolute amplitudes. 40

Figura 10. Events of sea water temperature anomalies (heatwaves in red, coldspells in blue) recorded along the sampling period in the intertidal rocky shores of Arraial do Cabo (RJ), Brazil. 41

Figura 11. Size variation (circumference in mm) of *Chthamalus bisinuatus* according to treatment (white or black plate), season (winter and summer) and site in the intertidal rocky shores of Arraial do Cabo (RJ), Brazil. 42

Figura 12. Correlation between average barnacle size (mm) and mean maximum water temperature (oC) 30 days before sampling in the intertidal rocky shores of Arraial do Cabo (RJ), Brazil. Error bars indicate standard errors. 43

Figura 13. Correlation between average barnacle size (mm) and mean maximum water temperature (oC) 30 days before sampling in the intertidal rocky shores of Arraial do Cabo (RJ), Brazil. Error bars indicate standard errors. 44

Figura 14. Correlation between average barnacle size (mm) and mean maximum water temperature (oC) 30 days before sampling in the intertidal rocky shores of Arraial do Cabo (RJ), Brazil. Error bars indicate standard errors. 44

Figura 15. Relationship between duration of temperature anomalies (30 days prior to sampling) and barnacle mortality odds in the intertidal rocky shores of Arraial do Cabo (RJ), Brazil. 46

Figura 16. Relationship between duration of temperature anomalies (30 days prior to sampling) and barnacle mortality odds in the intertidal rocky shores of Arraial do Cabo (RJ), Brazil. 47

Figura 17. Relationship between duration of temperature anomalies (30 days prior to sampling) and barnacle recruitment in the intertidal rocky shores of Arraial do Cabo (RJ), Brazil. 48

Figura S1. Diagnostic plots of simulated residuals for the barnacle mortality model fitted with glmmTMB (binomial family). 61

Figura S2. Diagnostic plots of simulated residuals for the barnacle recruitment model fitted with glmmTMB (negative binomial family). 62

Figura S3. Estimated marginal means (emmeans) for the average number of barnacle recruits by treatment (white or black plate) and site (Fortaleza, Praia Grande, and Prainha), obtained from the negative binomial regression model. 63

Figura S4. Diagnostic plots of simulated residuals for the barnacle size model fitted with lme4::lmer (linear mixed-effects model). The left panel (A) presents the QQ plot of simulated residuals, indicating good agreement with the expected distribution (non-significant Kolmogorov-Smirnov test). 63

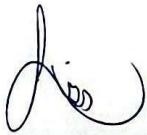
LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Analysis of variance (ANOVA) of plate temperature according to plate color and season (winter and summer) in Arraial do Cabo (RJ), Brazil.	39
Tabela 2. Pearson correlation coefficient (r) between plate mean temperature and sea water mean temperature between May 2024 and January 2025 in Arraial do Cabo (RJ), Brazil.	40
Tabela 3. Results of the Type II Wald χ^2 analysis of deviance for the linear mixed-effects model of <i>C. bisinuatus</i> size (log(circumference) as response variable) in experimental plates in the intertidal rocky shores of Arraial do Cabo (RJ), Brazil.	42
Tabela 4. Results of the Type II Wald χ^2 analysis of deviance for the generalized linear mixed-effects model of <i>C. bisinuatus</i> mortality in experimental plates in the intertidal rocky shores of Arraial do Cabo (RJ), Brazil.	45
Tabela 5. Results of the Type II Wald χ^2 analysis of deviance for the generalized linear mixed-effects model of <i>C. bisinuatus</i> recruitment in experimental plates in the intertidal rocky shores of Arraial do Cabo (RJ), Brazil.	46

Resumo

Os ecossistemas costeiros enfrentam desafios significativos devido às mudanças climáticas, incluindo o aumento das temperaturas globais e a intensificação de eventos extremos, como ondas de calor. Essas mudanças impactam diretamente organismos ectotérmicos, especialmente aqueles que habitam a zona entremarés, como os cracas, que frequentemente vivem próximos aos seus limites térmicos. Este estudo avalia como regimes térmicos — incluindo ressurgência e aquecimento experimental — afetam o recrutamento, tamanho médio e mortalidade da craca *Chthamalus bisinuatus* em costões rochosos de Arraial do Cabo, Brasil. Experimentos de campo utilizando placas de polietileno preta e branca foram realizados em três locais, com monitoramento contínuo da temperatura. As placas pretas apresentaram maior amplitude térmica diária, especialmente no inverno, enquanto eventos de ressurgência moderaram as temperaturas do verão. O tamanho observado foi maior em substratos naturais, sem efeitos significativos da cor da placa ou do local. As taxas de mortalidade foram mais altas na Praia Grande, particularmente em placas brancas expostas à ressurgência e eventos de frio, indicando que o local foi o principal fator determinante da mortalidade. O recrutamento foi significativamente influenciado pela localização ($p < 2.2e-16$) e pela amplitude térmica média nos 15 dias anteriores à amostragem; uma maior amplitude térmica esteve associada à redução no recrutamento. A ocorrência de ondas de calor e de frio impactou diretamente a sobrevivência de juvenis e o recrutamento. Os resultados deste estudo contribuem para a compreensão das respostas ecológicas de comunidades entremarés às mudanças climáticas, destacando a importância da ressurgência como elemento de moderação térmica em ecossistemas costeiros.

Palavras-chave: Mudanças climáticas; Ressurgência; *Chthamalus bisinuatus*; Costões rochosos; Ecossistemas costeiros.



Introdução

Os costões rochosos, formações geológicas localizadas na zona intertidal da costa, constituem ecossistemas que abrigam uma diversidade significativa de organismos marinhos, incluindo crustáceos e juvenis de peixes, que são muito relevantes do ponto de vista ecológico e econômico (Henriques & Almada, 1998; Thompson et al., 2002). Essas áreas podem estar amplamente revestidas por algas, criando um ambiente vital que se distingue por suas características específicas de biodiversidade e distribuição de espécies vegetais e animais. Neste contexto, esses ambientes são modelos para entender as consequências das mudanças climáticas em processos ecossistêmicos (Hawkins et al., 2021).

O sistema de marés é governado por um equilíbrio dinâmico entre forças gravitacionais e iniciais. Na superfície terrestre voltada para a Lua, predomina a atração gravitacional, enquanto no hemisfério oposto as forças centrífugas do sistema Terra-Lua se tornam dominantes. Essa assimetria de forças gera dois bojos de maré diametralmente opostos - um no sublunar e outro no anti lunar. Considerando o período de rotação terrestre em relação à Lua (dia lunar de 24 horas e 50 minutos), cada ponto costeiro experimenta dois ciclos completos de maré alta e baixa nesse intervalo (McCarthy, et al., 2023).

De acordo com Stephenson & Stephenson (1949) , a distribuição vertical das comunidades bênticas nos costões rochosos da zona entremarés apresenta uma organização em zonas horizontais de organismos ou associações de organismos. Os costões rochosos, devido aos gradientes ambientais causados pela variação das marés, são divididos em três regiões principais: supralitoral, mediolitoral (ou entremarés), e infralitoral. Conforme Horn *et al.* (2021), a faixa entremarés é particularmente dinâmica, caracterizada por constantes flutuações impulsionadas pelas marés que afetam tanto os fatores abióticos, como temperatura, oxigênio e salinidade, quanto os fatores bióticos, como a disponibilidade de alimentos, competição e predação, tornando este um habitat fisiologicamente desafiador para os organismos que ali vivem (Granado, 2018).

O nível do mar exerce uma influência fundamental sobre a zona entremarés, onde os organismos estão sujeitos a imersão e emersão em diferentes escalas de tempo e frequências (Buckee et al., 2022). Organismos como macroalgas, crustáceos cirripédios, moluscos bivalves (mexilhões) e gastrópodes herbívoros e predadores estão sujeitos a condições

extremas, incluindo dessecação, temperaturas elevadas e radiação UV (Leeuwis & Gamperl, 2022).

1.2 Ressurgência e sua influência

A ressurgência é um processo oceanográfico caracterizado pela ascensão de massas d'água subsuperficiais frias e ricas em nutrientes para a superfície, resultante, em geral, da ação combinada de ventos persistentes e características geomorfológicas locais que favorecem o transporte de Ekman e a substituição das águas superficiais por águas profundas, como a Água Central do Atlântico Sul (ACAS). (Reff)

Segundo Moser e Ganesella-Galvão (1997), em Cabo Frio, a Água Central do Atlântico Sul (ACAS) ocupa tipicamente as camadas subsuperficiais e de fundo da plataforma, situando-se abaixo de ~40 m em condições sem ressurgência no verão, mas podendo aflorar até a superfície durante eventos de upwelling no inverno e sob ventos favoráveis (NNE), quando a isoterma de 18°C sobe e a ACAS domina toda a coluna d'água nas estações costeiras. No verão amostrado por Moser e Ganesella-Galvão, a ACAS foi identificada abaixo de 40 m ao longo do transecto, com águas superficiais mais quentes e pobres em nutrientes acima da termoclinia; já no inverno, a ACAS alcançou a superfície em frente a Cabo Frio, elevando nitrato na camada superficial (até 7.7 μM) apesar de biomassa fitoplânctonica ainda baixa, um sinal de fase inicial da ressurgência e de resposta biológica defasada no tempo. Esses resultados mostram que o topo da ACAS na região tende a oscilar sazonal e episodicamente entre a base da zona eufótica (\approx 40–50 m) e a própria superfície, dependendo do forçamento de vento e da passagem de frentes frias, enquanto sua presença no fundo da plataforma é praticamente contínua ao longo do transecto estudado.

Esse afloramento altera substancialmente o regime climático e hidrológico costeiro, modulando padrões de temperatura, salinidade e disponibilidade de nutrientes, como nitrato, fosfato e silicato, que apresentam acentuada variação temporal e espacial. A estabilidade térmica e a composição química promovem na zona eufótica condições propícias a florações fitoplânctônicas, as quais estruturam complexas redes tróficas. A elevada produtividade primária sustenta densos estoques de zooplâncton, que respondem em composição e abundância aos ciclos de afloramento e subsidência, influenciando os níveis superiores da cadeia alimentar. No bentos, a variabilidade térmica de curta escala, a maior disponibilidade de nutrientes e a deposição de matéria orgânica modulam padrões de recrutamento, tamanho

médio e composição específica, favorecendo comunidades com afinidades temperadas em latitudes tropicais e aumentando a biomassa de macroalgas e invertebrados filtradores. Os efeitos da ressurgência estendem-se também ao nécton, cuja abundância e distribuição — incluindo peixes demersais e pelágicos de importância comercial — refletem a maior oferta de alimento e as condições oceanográficas associadas ao fenômeno. Assim, a ressurgência atua de forma integrada sobre processos físicos, químicos e biológicos, reorganizando a estrutura e o funcionamento dos ecossistemas costeiros (Valentin, 2001).

De maneira mais específica, a ressurgência pode ser observada como um fenômeno caracterizado pela ascensão de águas frias provenientes de camadas mais profundas, o que resulta na redução da temperatura da água em áreas específicas ($<18^{\circ}\text{C}$) e enriquece o ambiente com nutrientes, sustentando uma complexa teia trófica. Embora comumente associado às margens oeste continentais, como observado nos sistemas de ressurgência do Peru-Chile, Califórnia e Benguela, ocorre excepcionalmente na margem leste da América do Sul, com destaque para a região de Arraial do Cabo (Coelho-Souza et al., 2012).

Este processo dinâmico ocorre em escalas espaciais de dezenas a centenas de quilômetros (mesoescala) e temporais de dias a semanas (escala subinercial). Na plataforma sudeste brasileira, a ressurgência é particularmente influenciada pela interação entre a topografia costeira, os ventos alísios de nordeste e o transporte de Ekman, que promove a ascensão da Água Central do Atlântico Sul (ACAS) durante os meses mais quentes. Estudos recentes demonstram que a pluma de ressurgência pode se estender por até 400 km ao longo da plataforma continental, influenciando ecossistemas marinhos distantes. Este processo responde por aproximadamente 20% da produção pesqueira global, apesar de ocorrer em apenas 1% da área oceânica (Coelho-Souza et al., 2012).

A ressurgência promove um aumento na produção primária do fitoplâncton, o que, por sua vez, resulta em maior biomassa de herbívoros e peixes ao longo da cadeia trófica. Em contraste, a subsidência ocorre em ambientes menos influenciados pela ressurgência, onde prevalecem águas quentes e com baixa concentração de nutrientes (Yoder et al., 1983). Os eventos de ressurgência podem trazer benefícios para as espécies, ao atenuar os efeitos do estresse térmico causado por altas temperaturas atmosféricas (Seabra et al., 2015). Esse regime térmico característico das áreas de ressurgência influencia, em mesoescala, a distribuição de espécies em costões rochosos (Menge & Menge, 2013). Em escala local, as baixas temperaturas e a elevada concentração de nutrientes nessas áreas podem impactar o

crescimento e a alimentação de diversas espécies, especialmente as herbívoras (Sellers et al., 2021).

Na costa brasileira, a ressurgência é notável na região de Cabo Frio, no estado do Rio de Janeiro. Esse sistema é influenciado principalmente pela alta frequência e intensidade dos ventos predominantes, que promovem a elevação da Água Central do Atlântico Sul. No entanto, outros fatores, como a presença de meandros e vórtices na Corrente do Brasil, além da topografia local e da linha costeira, também desempenham papéis importantes. Os eventos de ressurgência são mais frequentes durante as estações de primavera e verão (Coelho-Souza et al., 2012).

A área marinha de Arraial do Cabo destaca-se pela biodiversidade única de seus costões rochosos, onde coexistem espécies de ambientes tropicais e subtropicais. Como descrito por Cordeiro et al. (2024), a região marinha de Arraial do Cabo integra um mosaico geomorfológico de costões cristalinos embainhados por praias arenosas e pequenas enseadas, onde grandes afloramentos rochosos mergulham no mar e são ladeados por bacias de sedimentos moles ao longo do gradiente batimétrico. Essa configuração em ‘embainhamento’ — típica do trecho sudeste da costa brasileira — sobrepõe domínios climáticos e oceanográficos e cria fortes gradientes locais de exposição a ondas, temperatura e profundidade, favorecendo alta heterogeneidade de habitats. A orientação costeira e a batimetria regional favorecem meandros da Corrente do Brasil e eventos de ressurgência, intensificando os contrastes térmicos locais.

Nesse contexto, a Baía de Arraial abriga corais formadores de recifes e outros elementos típicos de águas mais quentes, enquanto espécies de afinidade de águas frias são registradas no lado externo, mais exposto, da Ilha de Cabo Frio. Essa justaposição de condições e biotas faz da região um laboratório natural para estudos de taxonomia, biogeografia e ecologia (Batista et al., 2020).

A sazonalidade do fenômeno de ressurgência em Arraial do Cabo apresenta dois regimes distintos já citados neste texto: a ressurgência propriamente dita, mais ativa durante as estações de primavera-verão com a intensificação dos ventos NE e afloramento da ACAS, e o período de subsidência, predominante nas estações de outono-inverno, com predominância dos ventos SE/SW, apresentando redução do afloramento. Esse regime pode influenciar a liberação de larvas de cracas, de forma semelhante ao efeito de choque térmico observado em

algumas espécies (Qiu & Qian, 1997). Além disso, a ressurgência pode transportar larvas para a costa ou para o mar aberto (Shkedy & Roughgarden, 1997; Skinner & Coutinho, 2005), e também afeta a temperatura da água e a disponibilidade de alimentos, fatores que aceleram ou retardam o tempo de metamorfose larval (Qiu & Qian, 1997).

Esses aspectos são fundamentais para a análise apresentada, pois evidenciam como o refúgio térmico proporcionado pela água gelada e a disponibilidade de nutrientes nas áreas de ressurgência podem ser determinantes para a prosperidade e a distribuição das espécies em ecossistemas costeiros.

1.3 Cracas e suas características ecológicas

Os cirrípedes são crustáceos cuja biologia integra morfologia de formas sésseis e pedunculadas, um processo de desenvolvimento complexo com metamorfose pós-assentamento, e alimentação por batimento cirral que transfere partículas aos aparelhos bucais; exibem musculatura bem desenvolvida no prosoma, cirros e cone oral, com variações de pressão hemolinfática entre linhagens, e fisiologia que inclui trato digestivo descrito para diferentes grupos, trocas gasosas pela superfície corporal, apêndices e revestimento da cavidade do manto, além de brânquias pares nos balanomorfos; o sistema nervoso central, periférico e visceral articula receptores foto-, mecano- e quimiossensíveis, ritmos neurais e secreções exócrinas (como de glândulas de cimento), ao passo que a reprodução hermafrodita abrange oogênese, espermatogênese e acasalamento com papel destacado do pênis, oviposição e controles do período reprodutivo; o desenvolvimento embrionário relaciona tamanho/número de ovos ao habitat, enquanto o desenvolvimento larval e a metamorfose contemplam comparação entre Thoracica e Acrothoracica, estágio cipris, assentamento, reorientação e reorganização dos sistemas juvenis; o crescimento, singular por acreção entre artrópodes, descreve placas primárias e secundárias, padrões nos balanomorfos, formação de placas e efeitos ambientais; por fim, os modos de vida incluem especializações em superfícies livres, vida criptica, escavação, epizoísmo e parasitismo (Rhizocephala), com uma síntese filogenética das superordens e sinopse taxonômica acompanhada de referências selecionadas (Anderson, 1994).

As cracas possuem uma notável capacidade de colonizar quase qualquer substrato duro, sendo frequentemente os primeiros organismos a se fixar em espaços primários disponíveis (Southward & Crisp, 1954). Entre as espécies de cracas, *Chthamalus bispinosus*

destaca-se por sua ampla distribuição, ocorrendo desde o litoral do Piauí até a costa do Uruguai. No Sudeste brasileiro, essa espécie é particularmente abundante no mesolitoral superior, onde pode cobrir densamente o substrato disponível (Southward & Crisp, 1954).

A qualidade do habitat é influenciada principalmente pela competição inter e intraespecífica. Um exemplo clássico dessa dinâmica é a interação entre a craca *Chthamalus bisinuatus*, foco deste estudo, e o mexilhão *Brachidontes solisianus*, cuja competição afeta diretamente a distribuição de ambas as espécies no costão rochoso (Eston, 1986).

Além de sua ampla distribuição, as cracas desempenham importantes funções ecológicas. Como organismos engenheiros, elas aumentam a complexidade estrutural do habitat, criando microhabitats que servem de refúgio e suporte para diversas espécies associadas (Harley et al., 2006). Relações de facilitação entre cracas e litorinídeos, observadas em regiões tropicais, demonstram que as cracas fornecem refúgios térmicos, beneficiando a sobrevivência e o desempenho fisiológico dos litorinídeos em condições de alto estresse térmico (Cartwright & Williams, 2012; Seabra et al., 2015). Nessas situações, os microhabitats formados pelas cracas podem ser essenciais para a persistência das espécies no ambiente entremarés.

São organismos frequentemente descritos como espécies-chave em ecossistemas intertidais, influenciando a estrutura e a composição das comunidades bênticas. Elas competem por espaço com outros organismos sésseis, como mexilhões e macroalgas, e sua presença pode limitar ou facilitar a colonização de outras espécies (Rainbow, 1995). Além disso, as cracas podem atuar como intermediárias em interações tróficas, servindo de alimento para predadores como gastrópodes e aves marinhas.

Devido à sua sensibilidade a mudanças ambientais, como temperatura, salinidade e poluição, as cracas podem ser usadas como bioindicadores para monitorar a saúde de ecossistemas costeiros (Rainbow, 1995). Estudos em regiões urbanizadas, por exemplo, mostram que a densidade e o crescimento das cracas podem refletir os níveis de poluição e a qualidade do habitat.

1.4 Mudanças climáticas e o entremarés

As mudanças climáticas ameaçam os ecossistemas marinhos, com efeitos conhecidos sobre a

vida marinha, incluindo alterações nas taxas metabólicas, na sobrevivência e na estrutura das comunidades (Woodburn et al., 2025). Ameaçam também a biodiversidade, a funcionalidade e os serviços ecossistêmicos providos pelos ecossistemas costeiros (Cooley et al., 2022). Estes efeitos manifestam-se em distintas escalas temporais e espaciais, refletindo a complexidade das respostas ecológicas às mudanças ambientais (Poloczanska et al., 2016).

As mudanças climáticas representam um dos maiores desafios para a sociedade contemporânea. Conforme destacado por Holt et al. (2025), essas alterações ameaçam não apenas os ecossistemas marinhos e costeiros, mas também a segurança alimentar, a economia e a resiliência das comunidades litorâneas globalmente. Entre os impactos projetados estão a elevação do nível do mar, o aumento da frequência de eventos extremos, como tempestades, ondas de calor marinhas e inundações costeiras, além de alterações na distribuição de temperatura, salinidade e oxigênio dissolvido que afetam diretamente a estrutura, a dinâmica e as funções dos ecossistemas. A complexidade dessas respostas decorre da interação de múltiplos fatores em diferentes escalas, tornando fundamental o desenvolvimento de infraestruturas de conhecimento e modelos regionais e globais articulados para subsidiar estratégias de adaptação e mitigação nas zonas costeiras.

Collins et al. (2019) destacam que as mudanças climáticas induzidas por atividades humanas estão aumentando a frequência, duração e intensidade de eventos extremos, como ondas de calor e ondas marinhas, capazes de perturbar as comunidades bentônicas. Para diversos cenários de emissões e modelos de circulação global, o IPCC (2023) projeta um aquecimento médio global entre 1,4°C e 4,4°C até o final do século XXI, dependendo do cenário adotado. O relatório também prevê uma elevação do nível médio global do mar entre 0,28 m e 1,01 m até 2100, em relação ao período de 1995 a 2014, com maior aquecimento esperado para os continentes, especialmente em altas latitudes, o que implica um risco significativo de submersão para a zona do entremarés (IPCC, 2023).

Ondas de calor marinhas (MHWs) são caracterizadas por aumentos anômalos na temperatura da superfície do mar, quando esta ultrapassa o percentil 90 da média climatológica por pelo menos cinco dias consecutivos. Esses eventos são classificados em quatro níveis de intensidade: I (Moderado), II (Forte), III (Grave) e IV (Extremo), de acordo com a magnitude do desvio térmico em relação à climatologia (Hobday et al., 2016; Hobday et al., 2018). MHWs têm sido documentados em regiões como o Mediterrâneo, o Nordeste do Pacífico e o



oeste da Austrália, e seus efeitos biológicos podem variar positivamente ou negativamente dependendo do nível trófico e do grupo taxonômico afetado, incluindo plâncton, algas, invertebrados, peixes, aves e mamíferos (Smale et al., 2019).

Além do impacto das MHWs, organismos ectotérmicos tropicais são especialmente vulneráveis às mudanças climáticas, uma vez que seus limites térmicos geralmente se encontram próximos às temperaturas máximas atuais do ar (Brahim et al., 2019). No entremarés, onde a interação entre ambiente marinho e atmosfera é crucial, o aumento da temperatura atmosférica pode provocar impactos fisiológicos significativos nos organismos que habitam essas zonas, afetando sua fisiologia, sobrevivência e distribuição (Brahim et al., 2019; Hobday et al., 2018). Alterações na composição das comunidades modificam as interações entre espécies, decorrentes de mudanças em seu comportamento ou fisiologia (Burrows et al., 2014), podendo gerar consequências para o funcionamento do ecossistema, com impactos ecológicos e econômicos (Loreau et al., 2001).

2. Justificativa

As mudanças climáticas provocam impactos significativos nos ecossistemas costeiros, promovendo alterações substantivas na temperatura da água e na ocorrência de eventos extremos, como ondas de calor marinhas. Esses fenômenos afetam diretamente organismos ectotérmicos do entremarés, tais como as cracas, que frequentemente vivem próximas aos seus limites térmicos fisiológicos (Brahim et al., 2019).

A espécie *Chthamalus bisinuatus* foi escolhida para este estudo devido à sua ampla distribuição no Atlântico Sul, alta abundância nas zonas de entremarés e seu papel estrutural crucial nas comunidades bentônicas. Como organismo sésil e exposto diretamente às variações ambientais, especialmente térmicas, *C. bisinuatus* é um modelo valioso para avaliar os efeitos das mudanças de temperatura sobre o tamanho médio, mortalidade e densidade populacional em ecossistemas costeiros. Sua sensibilidade às variações térmicas e importância ecológica facilitam extrações para ecossistemas tropicais e subtropicais similares.

Adicionalmente, a região de Arraial do Cabo, influenciada pelo fenômeno de ressurgência, apresenta um gradiente térmico singular que permite investigar como variações ambientais naturais e induzidas afetam a biologia e a dinâmica populacional de espécies chave do

entremarés. Este ambiente costeiro é especialmente importante, pois ecossistemas costeiros são áreas altamente dinâmicas, onde processos físicos, químicos e biológicos interagem de forma complexa, exigindo estudos específicos para entender as respostas ao aquecimento global e eventos extremos (Holt et al., 2025).

Conforme destacado por Holt et al. (2025), a modelagem e monitoramento detalhados dessas regiões costeiras são fundamentais, pois os ecossistemas costeiros sustentam diversas funções e serviços ambientais, além de terem relevância direta para comunidades humanas locais. Assim, ao analisar os efeitos térmicos sobre *C. biseinatus* no ambiente de Arraial do Cabo, este estudo contribui para o conhecimento dos impactos das mudanças climáticas nos ecossistemas litorâneos, subsidiando estratégias de conservação, manejo e adaptação ambiental para comunidades costeiras vulneráveis.

Pesquisas sobre organismos ectotérmicos da zona de entremarés têm avançado significativamente na compreensão dos impactos das mudanças climáticas, especialmente do aumento das temperaturas e eventos extremos de calor sobre esses ecossistemas vulneráveis. Dong et al. (2017) destacam que a vulnerabilidade a estresses térmicos entre moluscos intertidais está condicionada por uma combinação complexa entre microclima, comportamento e variações fisiológicas intra e interespecíficas, enfatizando a importância da heterogeneidade microambiental e a capacidade limitada de termorregulação comportamental para prever os riscos térmicos em diferentes latitudes chinesas. Já Raymond et al. (2024) apresentam uma avaliação quantitativa acerca dos efeitos imediatos e variáveis de uma onda de calor atmosférica extrema na densidade e tamanho de populações de bivalves intertidais na região do Salish Sea, ressaltando a necessidade de metodologias adaptativas para monitorar eventos térmicos agudos, considerando a alta variabilidade biológica e ambiental que pode mascarar os impactos. Complementando essa perspectiva, Smale et al. (2019) evidenciam que os eventos de ondas de calor marinhas têm aumentado globalmente em frequência e intensidade, provocando impactos negativos generalizados em espécies marinhas ectotérmicas, sobretudo aquelas no limite térmico quente de sua distribuição, o que pode levar a contrações de faixa geográfica e alterações ecológicas substanciais. Por fim, Monaco et al. (2017) ilustram que, para ectotérmicos expostos a múltiplos estresses ambientais, como calor e dessecação, há um desacoplamento adaptativo entre as curvas de desempenho térmico comportamental e fisiológico, indicando que os organismos da zona de entremarés enfrentam desafios térmicos adicionais que limitam sua atividade e sobrevivência em temperaturas

acima dos limiares comportamentais. Em conjunto, esses estudos demonstram que a investigação sobre a resistência térmica e respostas fisiológicas em organismos ectotérmicos intertidais é um campo ativo e crucial, fundamentando a relevância de compreender como as alterações climáticas afetam esses organismos e a dinâmica dos ecossistemas costeiros.

Portanto, o presente trabalho busca testar a resposta dos organismos do entremarés às variações térmicas induzidas conjuntamente com eventos naturais de ressurgência, avaliando consequências ecológicas e potenciais impactos socioeconômicos, fortalecendo o entendimento sobre a resiliência destes ecossistemas frente às mudanças climáticas globais.

3. Objetivo Geral

Avaliar diferenças no tamanho e mortalidade da craca *Chthamalus bisinuatus* sob diferentes regimes térmicos (ressurgência e experimental);

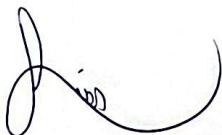
3.1 Objetivos Específicos

- a) Testar se os modos de exposição às ondas de aquecimento experimental do substrato a partir da instalação de placas de polietileno (150 x150x15mm) pretas e brancas, influenciam no desenvolvimento da craca *Chthamalus bisinuatus*;
- b) Verificar se as respostas biológicas de *Chthamalus bisinuatus* — recrutamento, tamanho observado e mortalidade — diferem entre contextos térmicos (influência direta vs. indireta da ressurgência) e tratamentos de substrato (placas pretas vs. brancas).

3.2 Hipótese

H1 (contexto térmico – influência indireta da ressurgência): Maiores extremos e variações térmicas nas áreas sob influência indireta da ressurgência resultariam em respostas biológicas adversas nas cracas: (i) menor recrutamento, (ii) menor tamanho observado nas campanhas (snapshot) e (iii) maior mortalidade, em comparação às áreas sob influência direta da ressurgência, onde o amortecimento térmico seria maior.

H2 (efeito aditivo do aquecimento experimental): O aquecimento do substrato (placas pretas) teria um efeito aditivo negativo sobre essas respostas, reduzindo ainda mais o

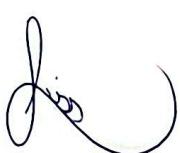


recrutamento e o tamanho observado, e aumentando a mortalidade, sobretudo quando combinado a regimes ambientais com maior ocorrência de máximas e ampla variação térmica.

4. Metodologia

O presente estudo foi desenvolvido na região de Arraial do Cabo, no estado do Rio de Janeiro, área que abriga uma reserva extrativista marinha instituída em 1997, a qual restringe a exploração dos recursos naturais às comunidades pesqueiras tradicionais. A paisagem costeira local é marcada pela presença de um istmo que conecta duas ilhas, e seu litoral é predominantemente rochoso. Os padrões persistentes de vento, aliados às características batimétricas específicas, dão origem a frequentes episódios de ressurgência em pequena escala, resultando em dois regimes hidrográficos distintos: a porção oeste da área apresenta águas mais frias, com temperatura média anual em torno de 18 °C, enquanto o lado leste é caracterizado por águas mais quentes, com média aproximada de 23 °C. Essa heterogeneidade também induz diferenciais na exposição às ondas, sendo os recifes do lado oeste submetidos a maiores forças hidrodinâmicas em comparação aos do lado leste, que são mais protegidos.

O delineamento experimental adotado baseou-se no protocolo de Kordas et al. (2015), devidamente adaptado para as condições tropicais da localidade, e foi implantado em três costões rochosos da região: Fortaleza, Prainha e Praia Grande. Os dois primeiros localizam-se no setor abrigado do istmo, ao passo que Praia Grande é influenciada diretamente pelos fenômenos de ressurgência presentes no setor exposto. Foram fixadas placas de polietileno de alta densidade (PEAD) nas cores preta e branca, totalizando dez réplicas por cor em cada local, com dimensões de 150 × 150 × 15 mm. A escolha das cores objetivou simular o efeito esperado do aquecimento global futuro sobre a temperatura do substrato, uma vez que placas pretas tendem a apresentar aumento térmico em torno de 2,6 °C em relação às brancas. Assim, placas brancas refletem condições normais de aquecimento e temperatura experimentadas pelos organismos do entremarés, enquanto as placas pretas mimetizam condições de aquecimento anômalo, potencialmente ao esperado em condições de aquecimento global devido a alterações climáticas (Kordas et al., 2015).



A área central de cada placa foi revestida com um quadrado de resina epóxi atóxica texturizada com sal (70 × 70 × 1 mm), destinado a padronizar a superfície de assentamento e a manter rugosidade suficiente para favorecer o estabelecimento dos organismos, evitando que variações químicas ou físicas interfiram nos padrões de recrutamento independentes do efeito térmico. Entre as campanhas de inverno e verão, essa camada de resina epóxi foi substituída, utilizando o mesmo material e parâmetros de aplicação, de modo a garantir a padronização das superfícies nas diferentes estações e renovar as condições para uma nova série de amostragens. Próximo às bordas do quadrado, foram realizados furos diagonais, posteriormente vedados com a própria resina. Após o preparo, as placas foram distribuídas aleatoriamente ao longo das margens rochosas, mantendo-se distâncias entre 50 e 100 cm para minimizar interferências microclimáticas.

A temperatura do substrato rochoso foi monitorada continuamente por meio de registradores ElectricBlue® acoplados em pares de placas (uma de cada tratamento) em cada local, coletando dados em intervalos de uma hora. Complementarmente, foram obtidas informações da temperatura da água do mar a partir de uma boia oceanográfica SOFAR Spotter, cujos dados foram utilizados para análises complementares da variabilidade térmica. As variáveis térmicas consideradas incluíram médias, valores mínimos e máximos, amplitude e anomalias, estas últimas definidas conforme metodologias consolidadas, considerando ondas de calor e de frio como valores que ultrapassem o 90º percentil da linha de base histórica de três anos. As anomalias foram expressas como dias acumulados de eventos extremos seguindo a metodologia de Hobday et al. (2018), e aplicando-se análise do perfil climatológico com a função *ts2clm*, seguida da *detect_event* para avaliar anomalias térmicas, ambas do pacote *heatwaveR* (Schlegel e Smit, 2018). Reconhecendo que os efeitos fisiológicos da variação térmica podem resultar da exposição acumulada, foram calculadas médias móveis para os períodos de 15 e 30 dias anteriores a cada coleta. Para evitar problemas de multicolinearidade, as covariáveis que apresentaram correlação de Pearson superior a 0,5 foram excluídas das análises estatísticas.

A coleta dos dados biológicos consistiu em fotografias padronizadas trimestrais de todas as placas, realizadas durante a maré baixa das marés de sizígia. As imagens foram organizadas e nomeadas conforme local, cor e número da placa, facilitando o monitoramento das populações estabelecidas. A análise posterior utilizou-se do software ImageJ (Schneider et al., 2012) para a calibração espacial e mensuração dos parâmetros biológicos, incluindo



contagem e tamanho dos recrutas e sobreviventes de *Chthamalus bisinuatus*. Ressalta-se que a maioria dos indivíduos medidos para a variável tamanho era composta por recrutas. Adicionalmente, indica-se que a variável tamanho representa um estado observado em cada campanha, não uma taxa de crescimento; assim, as inferências referem-se a associações entre tamanho observado e regimes térmicos antecedentes, e não à dinâmica de crescimento individual.

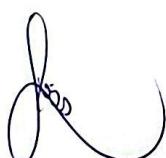
Neste estudo, as métricas de dados de temperatura com janelas temporais foram calculadas em relação a cada data de amostragem em campo. Especificamente, '15 dias antes da amostragem' e '30 dias antes da amostragem' referem-se às médias móveis e aos descritores de anomalias computados, respectivamente, nos 15 e 30 dias que antecederam cada campanha. Essas janelas foram adotadas para captar a exposição térmica acumulada de curto prazo (15 dias) e submensal (30 dias), potencialmente relevante para recrutamento, mortalidade e tamanho. Assim, para cada campanha, as séries de temperatura da água e das placas foram recortadas para os 15 e 30 dias anteriores a fim de calcular temperatura média, temperatura máxima, duração e taxa de início das anomalias, que foram utilizadas como covariáveis nos modelos.

4.1 Análise de Dados

As séries temporais de dados de temperatura foram agregadas em métricas de média, máxima, mínima e amplitude, além de descritores de anomalias (dias acumulados com anomalias térmicas no período e a taxa de aquecimento) em janelas de 15 e 30 dias imediatamente anteriores a cada campanha de campo. Para evitar multicolinearidade, pares de covariáveis com $|r| > 0,5$ foram excluídos antes da modelagem. Os pressupostos e o ajuste dos modelos foram avaliados por resíduos simulados e inspeções gráficas (QQ-plot; resíduos vs. ajustados).

As análises aplicadas incluíram modelos lineares mistos para a avaliação da variação do tamanho das cracas, modelos lineares mistos generalizados para avaliação da mortalidade (distribuição binomial, *link logit*) e recrutamento (distribuição binomial negativa, *log link*). Para todos os modelos, a estrutura completa contou com os fatores aleatórios de placa aninhado em sítio e data de amostragem, além dos fatores fixos de tratamento (dois níveis, placa branca e placa preta), região (dois níveis, influência direta e indireta da ressurgência) e estação (dois níveis, com ressurgência e sem ressurgência). Para redução dos modelos foi

realizada uma seleção conduzida pelo procedimento *backward stepwise* seguindo as indicações de Zuur et al. (2009). A seleção foi iniciada pela avaliação da estrutura aleatória, que, iniciando com o modelo completo justificável pela estrutura hierárquica dos dados (placas aninhadas em dias, aninhadas em locais). A significância de cada termo aleatório aninhado foi testada sequencialmente, do mais específico para o mais geral, utilizando testes de razão de verossimilhança (LRT) com estimativa por máxima verossimilhança (ML) usando o pacote *glmmTMB* (Brooks et al., 2017). Este método assegura que apenas fontes de variação aleatória significativas sejam mantidas no modelo final, prevenindo superajuste e garantindo uma estrutura parcimoniosa que adequadamente captura a dependência nos dados antes da seleção dos efeitos fixos. Após a definição da estrutura aleatória final, procedeu-se com a seleção dos efeitos fixos, priorizando o princípio da parcimônia e plausibilidade biológica. O processo iniciou pela avaliação do termo de mais alta ordem, i.e. a interação entre tratamento e local, utilizando novamente o teste de razão de verossimilhança (LRT). Uma interação não-significativa foi removida, mantendo-se os efeitos principais individuais no modelo. Em seguida, as covariáveis e a estação foram testadas individualmente para verificar sua contribuição marginal para o poder explicativo do modelo, utilizando o Critério de Informação de Akaike (AIC) para comparação entre modelos não-aninhados (Zuur et al., 2029). Este processo assegura que apenas preditores fixos com suporte estatístico e relevância ecológica sejam retidos, resultando em um modelo final mais robusto, interpretável e com melhor generalização. Para fins de validação, as temperaturas observadas nos registradores das placas brancas e pretas foram comparados por ANOVA de duas vias incluindo os locais e tratamento como fatores ortogonais.



CAPÍTULO 1

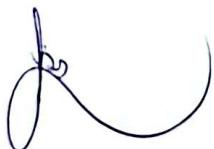
Artigo formatado para submissão ao periódico “Journal of Experimental Marine Biology and Ecology” (CiteScore = 3.8, Impact factor = 1.8).

Survival at the edge: effects of the upwelling and experimental warming on barnacles in tropical rocky shores in Brazil

Isis Viana Marques^{1,*}, Cesar Augusto Marcelino Mendes Cordeiro¹

¹Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF), Campos dos Goytacazes, RJ, Brazil.

** Corresponding author: isisviana.c@gmail.com*



Abstract

Coastal ecosystems face significant challenges due to climate change, including global temperatures rise and the intensification of extreme events such as heatwaves. Those changes directly impact ectothermic organisms, especially those inhabiting the intertidal zone, such as barnacles, which often live near their thermal limits. This study evaluates how thermal regimes—including upwelling and experimental warming—affect the recruitment, size, and mortality of the barnacle *Chthamalus bisinuatus* on rocky shores in Arraial do Cabo, Brazil. Field experiments using black and white polyethylene plates were conducted across three sites with continuous temperature monitoring. Black plates experienced greater daily thermal amplitude, especially during winter, while upwelling events were moderate in summer. The occurrence of heatwaves and cold spells directly impacted juvenile survival and recruitment. Observed size was positively associated with previous average temperatures., with no significant effects of plate color or site. Recruitment rates were highest during winter, and varied according to site, at the upwelling influenced site (Praia Grande), particularly on white plates. Mortality was influenced and recruitment was negatively related to the duration of thermal anomalies in the 30 days prior to sampling. The results of this study contribute to the understanding of the ecological responses of intertidal communities to climate change, highlighting the importance of upwelling as a temperature-buffering element in coastal ecosystems.

keywords: climate change, thermal anomalies, *Chthamalus bisinuatus*, South Atlantic, intertidal, Coastal ecosystems.

1. Introduction

Rocky shores are geological formations located in the coastal zone which host ecosystems with high diversity of marine organisms, including crustaceans and juvenile fish, much relevant from both ecological and economic perspectives (Henriques & Almada, 1998; Thompson et al., 2002). These areas can be extensively covered by algae and other engineering species, creating a vital environment distinguished by specific characteristics of biodiversity and the distribution of plant and animal species (Mieszkowska et al. 2021). The intertidal zone is a biologically rich environment characterized by alternating periods of immersion and emersion. Organisms living in those rocky intertidal zones, such as macroalgae, barnacles, mussels, and herbivorous and predatory gastropods are subject to extreme conditions, including desiccation, high temperatures, and UV radiation during low tide periods (Thomsen et al., 2019; (Lathlean & Minchinton, 2012).

According to Stephenson & Stephenson (1949) and Boaventura (2000), the vertical distribution of benthic communities on rocky shores in the intertidal zone is organized into horizontal zones of organisms or associations of organisms. Rocky shores, due to environmental gradients caused by tidal variation, are divided into three main regions: supralittoral, midlittoral (or intertidal), and infralittoral. According to Horn et al. (2021), the intertidal zone is particularly dynamic, characterized by constant fluctuations driven by the tides that affect both abiotic factors—such as temperature, oxygen, and salinity, besides biotic factors, such as food availability, competition, and predation, making it a physiologically challenging habitat for its inhabitants (Granado, 2018). In this context, these environments serve as models for understanding the consequences of climate change on ecosystem processes (Mieszkowska et al. 2021).

Climate change threatens marine ecosystems, with known effects on marine life, including alterations in metabolic rates, survival, and community structure (Woodburn et al., 2025). It also threatens the biodiversity, functionality, and the ecosystem services provided by coastal ecosystems (Cooley et al., 2022). These effects manifest across different temporal and spatial scales, reflecting the complexity of ecological responses to environmental change (Poloczanska et al., 2016). Collins et al. (2019) highlight that human-induced climate change is increasing the frequency, duration, and intensity of extreme events, such as marine heatwaves (MHWs) and storm waves, which can disrupt benthic communities. For various emission scenarios and global circulation models, the IPCC (2023) projects an average global temperature increase between 1.4°C and 4.4°C by the end of the 21st century, depending on the adopted emission scenario. The report also forecasts a rise in the global mean sea level between 0.28 m and 1.01 m by 2100, relative to the 1995–2014 period, with the greatest warming projected over continents compared to oceans, and more pronounced in high latitudes than in the tropics (IPCC, 2023), which brings a real risk of drowning for the entire intertidal zone.

Marine heatwaves are characterized by anomalous increases in sea surface temperature exceeding the 90th percentile of the climatological mean for at least five consecutive days (Hobday et al., 2016). The biological effects of these events can be negative,

positive, or neutral depending on the trophic level and taxonomic group affected, including plankton, algae, invertebrates, fish, birds, and mammals (Smale et al., 2019; Ruthrof et al., 2018; Sanford et al., 2019; Suryan et al., 2021). Beyond the impacts of MHWs, tropical ectothermic organisms are predicted to be particularly vulnerable to climate change because their thermal tolerance limits are often close to current maximum air temperatures (Brahim et al., 2019). In the intertidal zone, where the interaction between the marine environment and the atmosphere is critical because the rising air temperatures can have physiological impacts on organisms inhabiting these areas. Thus, warming of both the oceans and the atmosphere may exacerbate challenges for these organisms, affecting their physiology, survival, and distribution (Brahim et al., 2019; Hobday et al., 2018). Changes in community composition result in modifications to species interactions due to shifts in their behavior or physiology (Burrows et al., 2014) and can consequently affect ecosystem functioning, leading to ecological and economic impacts (Loreau et al., 2001).

On the Brazilian coast, upwelling is notable in the Cabo Frio region, in the state of Rio de Janeiro, being more frequent during the spring and summer seasons (Coelho-Souza et al., 2012). The coastal area of Arraial do Cabo stands out for its unique rocky shore biodiversity of its rocky shores, where species from both tropical and subtropical environments coexist (Ferreira et al. 1998; Floeter et al. 2008). As outlined by Cordeiro et al. (2024), the marine sector of Arraial do Cabo is shaped by a geomorphological mosaic in which crystalline rocky headlands are “embayed” by sandy beaches and small coves; prominent rocky outcrops descend into the sea and are flanked by soft-sediment basins along the depth gradient. This embayment configuration—characteristic of Brazil’s southeastern coastline—overlaps distinct climatic and oceanographic domains and establishes sharp local gradients in wave exposure, temperature, and depth, thereby promoting high habitat heterogeneity. The coastline’s orientation and regional bathymetry foster meanders of the Brazil Current and recurrent upwelling, which amplify local thermal contrasts (Cordeiro et al., 2024).

Within this setting, the ‘Arraial Bay’ hosts reef-building corals and other warm-water assemblages, whereas cold-affinity species occur on the more exposed, outer margin of Cabo Frio Island. This close juxtaposition of environmental regimes and biotas makes the area a natural laboratory for research in taxonomy, biogeography, and ecology (Batista et al., 2020).

This diversity is favored by a coastal upwelling, where the ascent of deep cold water, results in marked decrease in water temperature in specific areas (<18°C) and enriches the environment with nutrients (Valentin, 1984). This system is mainly influenced by the high frequency and intensity of prevailing winds, which promote the rise of South Atlantic Central Water (SACW) Coelho-Souza et al. (2012). Upwelling promotes an increase in phytoplankton primary production, which in turn results in greater biomass of herbivores and fish throughout the trophic chain. In contrast, subsidence occurs in areas less influenced by upwelling, where warm waters with low nutrient concentrations prevail (Yoder et al., 1983). Beyond enhancing productivity, upwelling events can also benefit species by mitigating the effects of thermal stress caused by high atmospheric temperatures (Seabra et al., 2015). This distinct thermal regime, typical of upwelling zones, not only sustains a rich trophic web but

also influences the mesoscale distribution of species on rocky shores (Menge & Menge, 2013). At a local scale, the combination of lower temperatures and elevated nutrient availability can significantly impact the growth and feeding of various organisms, particularly herbivores Brandt et al. (2022). These features make the region an important site for studies in taxonomy, biogeography, and ecology (Batista et al., 2020).

The seasonality of the upwelling phenomenon in Arraial do Cabo presents two distinct regimes, as previously mentioned in this text: upwelling proper, which is more active during the spring-summer seasons due to intensified NE winds and the surfacing of SACW; and the subsidence period, predominant in the autumn-winter seasons, with prevailing SE/SW winds, leading to a reduction in upwelling. This regime may influence barnacle larval release in a manner similar to thermal shock effects observed in some species (Qiu & Qian, 1997). Additionally, upwelling can transport larvae to the coast or offshore (Shkedy & Roughgarden, 1997; Skinner & Coutinho, 2005), and it also affects water temperature and food availability — factors that either accelerate or delay larval metamorphosis (Qiu & Qian, 1997).

Barnacles (Crustacea: Cirripedia) have a remarkable ability to colonize nearly any hard substrate and are often among the first organisms to settle in newly available primary space (Southward & Crisp, 1954). Among the barnacle species, *Chthamalus bisinuatus* stands out due to its wide distribution, occurring from the coast of Piauí in northern Brazil to the coast of Uruguay. In southeastern Brazil, this species is particularly abundant in the upper mesolittoral zone, where it can densely cover the available substrate (Skinner & Coutinho, 2005). In addition to their ecological importance in space occupation and in structuring benthic communities, *C. bisinuatus* and other barnacles also play a relevant role as bioindicators. Due to their sensitivity to environmental changes, such as temperature, salinity, and pollution, these organisms can be used to monitor the health of coastal ecosystems (Rainbow, 1995).

This study aimed to investigate the effects of thermal changes on a marine key organism, the barnacle *C. bisinuatus*. The choice of a widely distributed model species in the South Atlantic allows for extrapolations to other similar ecosystems. From an environmental perspective, the research highlights the importance of upwelling as a regulator of coastal ecosystems in an area of great importance for the subsistence of local communities. Therefore, by investigating the effects of different thermal regimes on the size, mortality, and recruitment of *C. bisinuatus*, this study aimed to test the response of intertidal organisms to observed temperature variation on artificial settlement surfaces combined with natural extreme seawater temperatures, such as upwelling events.

2. Materials and Methods

The study was conducted in Arraial do Cabo (Rio de Janeiro), which hosts a marine extractive reserve established in 1997 that restricts the exploitation of resources to traditional fishing communities (Cordeiro et al., 2014). The coastal morphology features an isthmus connecting two islands, with rocky shores predominating throughout the area (Figure 1).

Persistent wind patterns and unique bathymetric conditions generate frequent small-scale upwelling events, establishing two distinct hydrographic regimes: the western sector presents colder waters (annual mean temperature $\approx 18^{\circ}\text{C}$), while the eastern side maintains warmer conditions ($\approx 23^{\circ}\text{C}$; Valentin, 1984). This geographic configuration also results in differential wave exposure, with western reefs experiencing stronger hydrodynamic forces compared to the more sheltered eastern formations (Cordeiro et al., 2014).

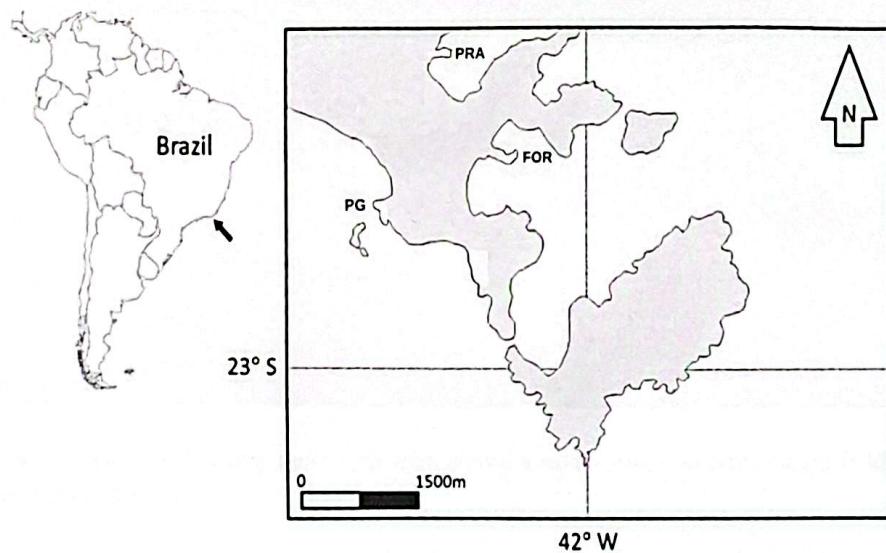


Figure 1. Map of the experimental area in Arraial do Cabo (RJ). Prainha (PRA) and Fortaleza (FOR) indicate areas under indirect influence of upwelling, and Praia Grande (PG) indicates a site under direct influence of upwelling.

We next describe three representative rocky-shore sectors—Praia Grande, Fortaleza, and Prainha—selected along exposure and upwelling gradients to structure field sampling and analyses.

Praia Grande — Rocky Shore

The rocky shore at Praia Grande (Figure 2), situated within the Cabo Frio Tectonic Domain, is primarily composed of Paleoproterozoic gneisses and granitoids, sculpted by differential erosion and influenced by Quaternary relative sea-level oscillations. These processes generated prominent headlands, marine abrasion platforms, and intertidal features characteristic of high-energy coastal environments (Dias, 2011). The regional occurrence of beachrock deposits—radiocarbon dated to between 13,130 and 11,149 cal BP and situated at elevations from +1.5 m to −4.5 m relative to the present mean sea level—provides evidence of transgressive-regressive cycles that shaped the current arrangement of rocky shores and embayments (Castro et al., 2012; Dias, 2011). Local hydrodynamics are strongly modulated by Cabo Frio upwelling events, driven by persistent NE/E winds and local bathymetric controls, which promote the intrusion of cold, nutrient-rich South Atlantic Central Water into

the euphotic zone (Silva et al., 2006). This combination of intense wave energy and thermal variability supports intertidal and subtidal biotic assemblages adapted to exposed rocky substrates (Carnaúba et al., 2023).

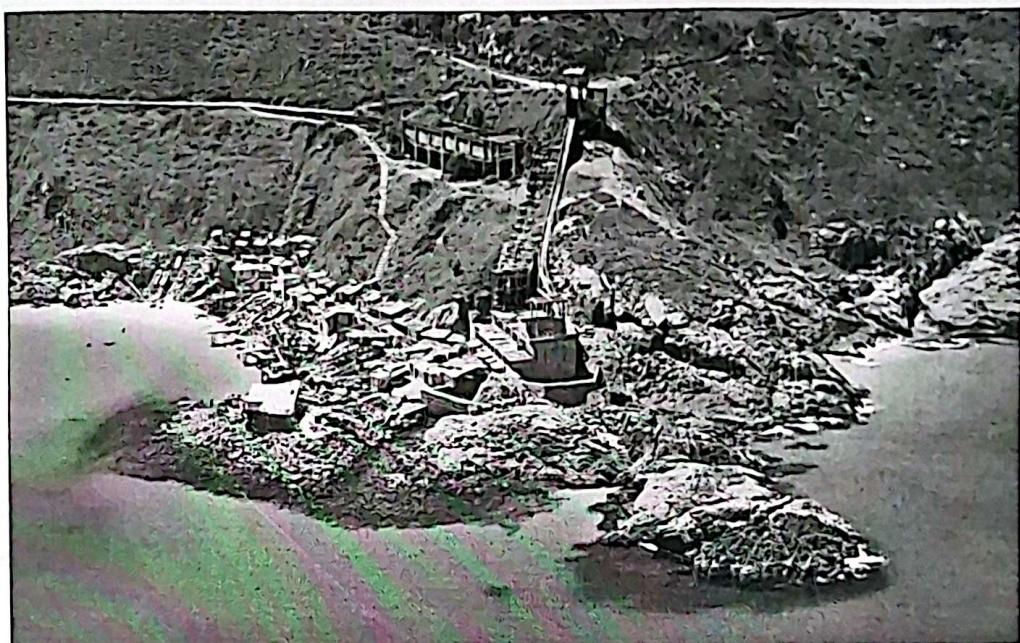


Figure 2. Praia Grande rocky shore seen from above, a drone image captured during fieldwork by researcher Rui Seabra.

Fortaleza — Rocky Shore

The Fortaleza headland (Figure 3) is an exposed rocky promontory underlain by crystalline basement lithotypes, preserving geomorphological imprints of relative sea-level changes and sustained marine abrasion (Dias, 2011). In the Arraial do Cabo sector, beachrock deposits mark paleo-shoreline positions corresponding to relative sea levels of +1.5 m, 0 m, -3.0 m, and -4.5 m, dated to the terminal Pleistocene and early Holocene (Castro et al., 2012; Dias, 2011). Direct exposure to prevailing swell regimes from the southern quadrant enhances water renewal, while recurrent upwelling episodes (Silva et al., 2006) periodically lower sea surface temperatures, creating episodic cooling events. These high-energy oceanographic and thermal regimes favor benthic communities dominated by taxa well adapted to exposed habitats (Carnaúba et al., 2023).



Figure 3. Trail entrance to the Fortaleza rocky shore (A); Top view of the rocky shore (B); and the section of the shore where the experimental plates are fixed (C).

Prainha — Rocky Shore

The rocky shores flanking Prainha (Figure 4) delineate a sandy, arcuate embayment and represent a transitional zone between crystalline basement outcrops and overlying Quaternary sedimentary deposits (Dias, 2011). Their semicircular planform, composed of promontories and wave-cut rock slabs, is consistent with Holocene relative sea-level fluctuations documented in regional beachrock records (Castro et al., 2012; Dias, 2011). The alternation between wave-exposed sectors and relatively sheltered microhabitats produces a heterogeneous mosaic of intertidal environments. Despite offering greater protection than fully exposed sites, Prainha remains subject to the influence of Cabo Frio upwelling events (Silva et al., 2006), leading to pronounced thermal and hydrodynamic variability that shapes lithophilic community composition (Carnaúba et al., 2023).

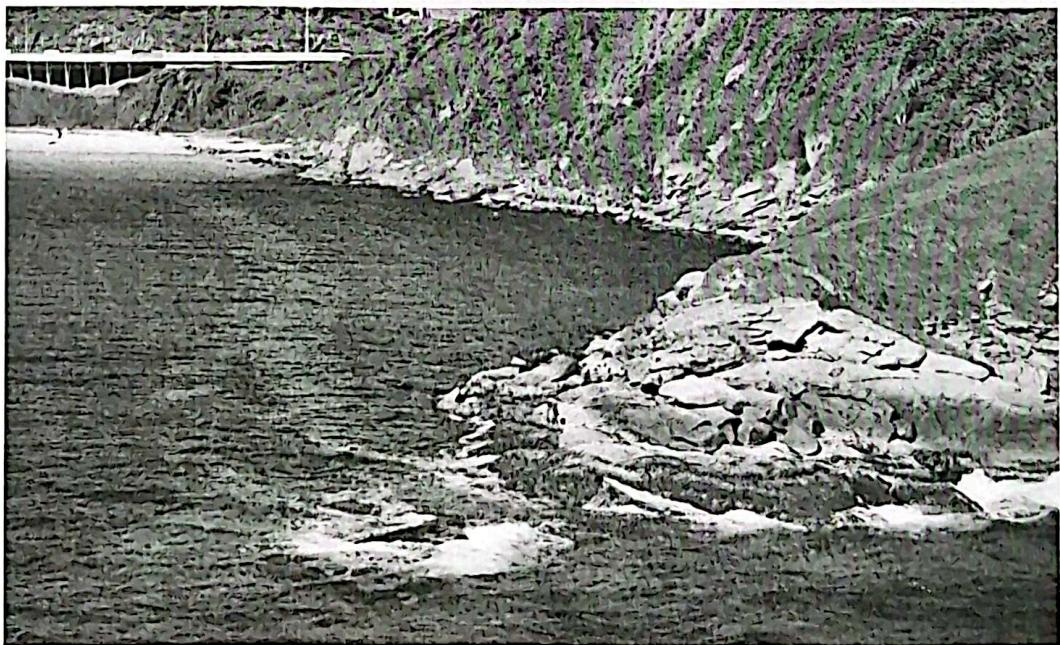


Figure 4. Prainha rocky shore seen from above, a drone image captured during fieldwork by researcher Rui Seabra.

These standardized site descriptions underpin the stratified design applied to sampling transects, temporal replication, and temperature/logging deployments detailed in the subsequent subsections.

The experiment applied here was based on the protocol established by Kordas et al. (2015), adapted to the tropical conditions of Arraial do Cabo, and installed in three rocky shore sites: Fortaleza, Prainha, and Praia Grande. The first two sites are located on the sheltered side of the isthmus, while Praia Grande is directly influenced by local upwelling on the exposed side. The experiment consisted of fixing high-density polyethylene (HDPE) plates, in black ($n=10$) and white ($n=10$) ($150 \times 150 \times 15$ mm), (Figure 5) in the lower mesolittoral zone of the three rocky shores to monitor recruitment, mortality, and barnacle size under different treatments. The color choice was based on the expected increase in temperature of the black plates by approximately 2.6°C compared to the white plates (Kordas et al., 2015), mimicking the global warming scenario predicted for the coming decades (WMO, 2025). The material and design followed Kordas et al. (2015): the HDPE outer edges allowed for passive manipulation of substrate temperature through differences in heat absorption between colors, without altering irradiance, while the central area received a square ($70 \times 70 \times 1$ mm) of non-toxic epoxy resin textured with salt to maintain rugosity and facilitate organism settlement, thus standardizing the surface and preventing chemical or physical variations from influencing recruitment independently of the thermal effect. Between the winter and summer sampling cycles, the epoxy resin layer was replaced, so that the settlement surface used in winter differed from that in summer. The new application followed exactly the same material, parameters, and procedures as the original, ensuring full standardization and only renewing the surface for a new sampling series. Near the edges of this square, diagonal holes were drilled and subsequently sealed with the same resin. Once prepared, the plates were randomly distributed along the shore margins, maintaining a distance of 50–100 cm to minimize microclimatic interference.



Figure 5. Installation process of the polyethylene plates on the rocky shore showing (A) the drilling into the rock using the pre-existing holes in the plate as a guide, (B) fastening the plate to the rock with screws.

Rock temperature was continuously monitored using ElectricBlue® loggers attached to a pair of plates (one per treatment) in each location, with data collected every hour. Seawater temperature data were also recorded using an oceanographic buoy SOFAR Spotter (data available at <https://spotters.sofarocean.com/?spotter-filter=SPOT-1272>), located close to the Cabo Frio island, whose data were used for subsequent thermal amplitude analyses. For analysis, temperature variability was measured as mean, minimum, maximum, and range. We also evaluated seawater temperature anomalies following Hobday et al. (2016), Schlegel et al. (2017), and Hobday et al. (2018), considering anomalous temperatures as those warmer (marine heatwaves) or colder (cold spells) than the 90th percentile of a three-year historical baseline. Considering that the effects of temperature variation result from cumulative stress over exposure time (Rezende et al., 2014), we calculated moving averages for the 15 and 30 days preceding each sampling event. Before using these covariates in the analyses, correlations between each pair of variables were tested using Pearson's correlation coefficient, and variables with $r > 0.5$ were excluded from the analysis.

The study began with a pilot phase for methodological adjustments, such as testing plate fixation on the rock and verifying initial *Chthamalus bisinuatus* recruits, followed by the main sampling phase during the winter months (July, August, and September 2024) and summer months (January, February, and April 2025) (Figure 6).

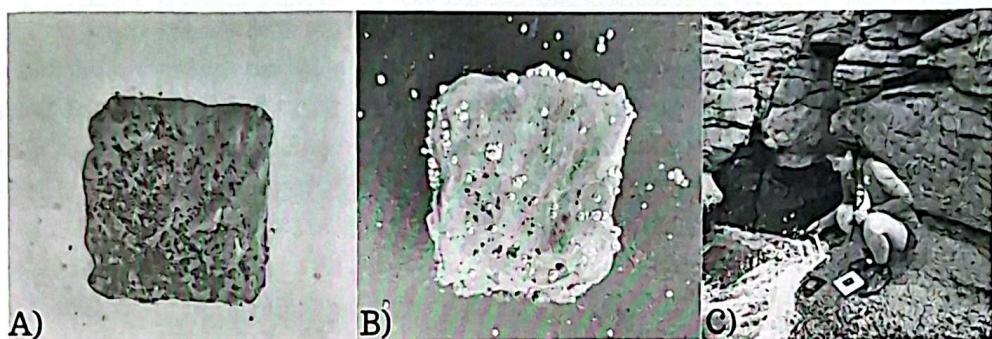


Figure 6. (A) White and (B) black HDPE plates photographed during the data collection period to record organism colonization. (C) Example of field procedure for photographing plates on the rocky shore.

Sampling was conducted quarterly during spring tides and consisted of obtaining standardized images of all plates. The plates were numbered so that each photograph was named according to location, plate color, and plate number, facilitating the monitoring of the established population over time. The experimental setup, including spatial distribution of plates, treatments, monitoring equipment, and sampling periods, is summarized in Figure 7. Finally, the images were analyzed using the software *ImageJ* (version 1.53t) with the “Straight Line Tool” for spatial calibration and measurement of biological parameters (count and measurement of barnacle recruits and survivors).

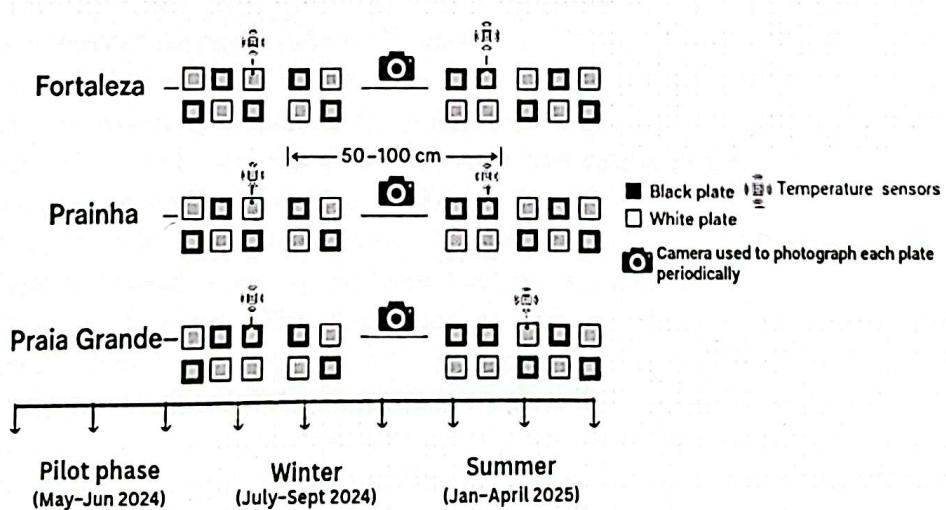


Figure 7. Scheme of the experimental design and procedures employed in this study.

The variables analyzed included: (i) experimental factors (plate color, upwelling influence, season) and (ii) biological responses (recruitment, mortality, and size of *Chthamalus bisinuatus*). To evaluate treatment effects, we applied linear mixed-effects models ($n = 10$ replicates per group), complemented by Levene's tests to verify homogeneity of variances. Biological responses were modeled according to their characteristic

distributions: generalized linear models (GLMs) with negative binomial distribution for recruitment (overdispersed count data) and logistic regression for mortality (binomial data). Linear mixed-effects model analyses and GLMs and logistic regressions were performed using the *glmmTMB* function from the *glmmTMB* package (Brooks et al., 2017). In the models applied, the biological responses were included as dependent variables, the experimental factors as fixed effects, and temperature indicators (mean, minimum, maximum, range, and anomalies) as covariates. To account for dependence in repeated measures, we included a random factor with plates nested by site and sampling date. Visualizations were generated using the *ggplot2* package (Wickham, 2016), including temperature time series, comparative mortality diagrams between sampling campaigns, and size boxplots relative to natural controls. For this variable, most of the measured individuals were recruits.

2.1 Data Analysis

Thermal time series data were aggregated into metrics of mean, maximum, minimum, and amplitude, in addition to descriptors of anomalies (accumulated days with thermal anomalies in the period and the warming rate) over windows of 15 and 30 days immediately preceding each field campaign (black triangles in the anomaly figure). To avoid multicollinearity, pairs of covariates with $|r| > 0.5$ were excluded prior to modeling. Model assumptions and fit were evaluated using simulated residuals and graphical inspections (QQ-plot; residuals vs. fitted values).

The applied analyses included linear mixed models for assessing variation in barnacle size, and generalized linear mixed models for assessing mortality (binomial distribution, logit link) and recruitment (negative binomial distribution, log link). For all models, the full structure included the random effects of plate nested within site and sampling date, plus the fixed factors of treatment (two levels, white plate and black plate), region (two levels, direct and indirect upwelling influence), and season (two levels, upwelling and non-upwelling seasons). Model reduction was performed via a backward stepwise selection procedure following the guidelines of Zuur et al. (2009).

Selection began with the evaluation of the random effects structure, starting from the justifiable full model defined by the hierarchical data structure (plates nested within days, nested within locations). The significance of each nested random term was tested sequentially, from the most specific to the most general, using likelihood ratio tests (LRT) with maximum likelihood (ML) estimation in the *glmmTMB* package (Brooks et al., 2017). This method ensures that only significant sources of random variation are retained in the final model, preventing overfitting and guaranteeing a parsimonious structure that adequately captures the dependence in the data before the selection of fixed effects.

Following the definition of the final random structure, the selection of fixed effects proceeded, prioritizing the principles of parsimony and biological plausibility. The process began by evaluating the highest-order term, i.e., the interaction between treatment and location, again using the likelihood ratio test (LRT). A non-significant interaction was removed, while the individual main effects were retained in the model. Subsequently, the covariates and season were tested individually to verify their marginal contribution to the model's explanatory power, using the Akaike Information Criterion (AIC) for comparison

between non-nested models (Zuur et al., 2009). This process ensures that only fixed predictors with strong statistical support and ecological relevance are retained, resulting in a final model that is more robust, interpretable, and has better generalization.

For validation purposes, the temperatures observed by the loggers on the white and black plates were compared using a two-way ANOVA including site and treatment as orthogonal factors.

In this study, time-windowed thermal metrics were computed relative to each field sampling date (indicated by black triangles in the anomaly plot). Specifically, '15 days before sampling' and '30 days before sampling' refer to moving averages and derived anomaly descriptors calculated over the 15-day and 30-day periods preceding each sampling event, respectively. These windows were chosen to capture short-term (15 days) and sub-monthly (30 days) cumulative thermal exposure potentially relevant to recruitment, mortality, and size responses. Thus, for every sampling event, seawater and plate temperature series were subset to the prior 15 and 30 days to compute mean temperature, maximum temperature, anomaly duration and onset rate, which were then used as covariates in the models.

3. Results

Temperature data collected between May 2024 and January 2025 revealed distinct patterns of thermal variation between the black and white experimental plates throughout the monitored period (Figure 8). Analyses showed that black plates exhibited greater daily temperature means in both seasons compared to white plates, with pronounced differences during the summer (Table 1, Figure 9). Statistical tests revealed significant differences between treatments and season, and their interaction, reflecting the larger difference observed during the summer. These larger differences during the summer may be associated with multiple factors, including the effects of coastal upwelling.

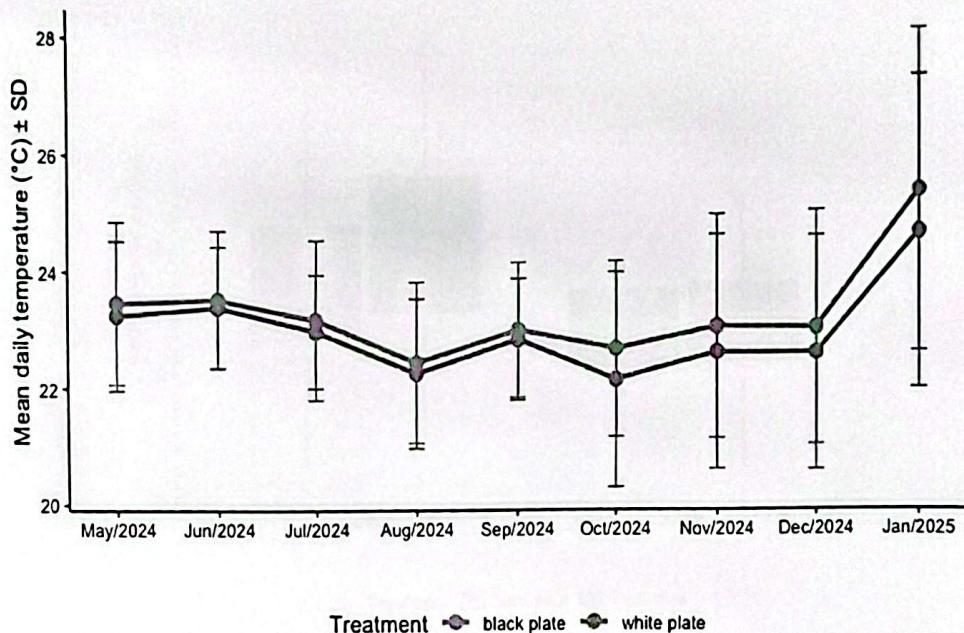


Figure 8. Mean daily thermal variation (°C) on white and black experimental plates during the experimental period in the intertidal rocky shores of Arraial do Cabo (RJ), Brazil.

Table 1. Analysis of variance (ANOVA) of plate temperature according to plate color and season (winter and summer) in Arraial do Cabo (RJ), Brazil.

factor	df	F value	p-value
plate	1	10.87	0.004
station	1	67.29	<0.001
plate : station	1	4.53	0.03
residuals	401		

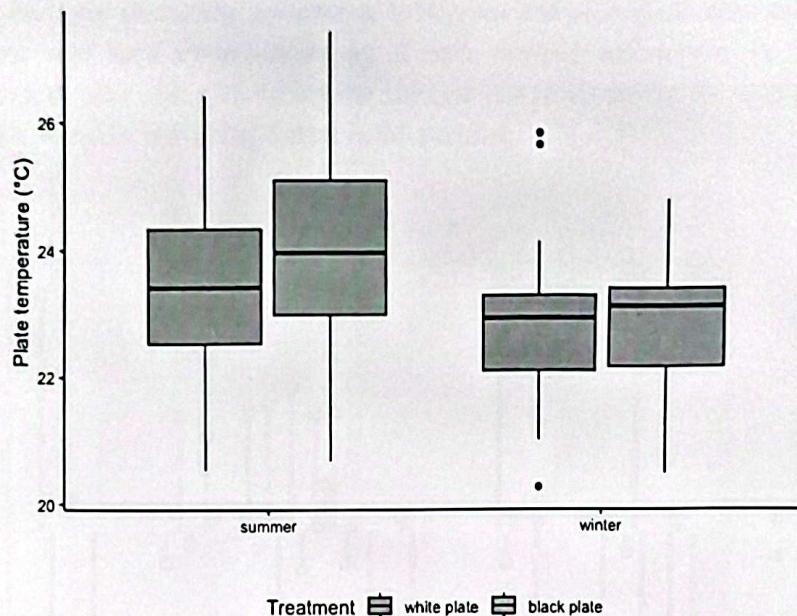


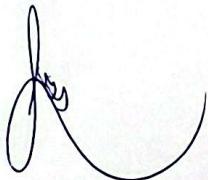
Figure 9. Daily thermal amplitude ($^{\circ}\text{C}$) on white and black experimental plates during winter and summer in the intertidal rocky shores of Arraial do Cabo (RJ), Brazil. Values above bars indicate absolute amplitudes.

After characterizing the patterns of mean temperature and thermal amplitude, the linear correlation between the mean temperature recorded on the plates and the sea water temperature recorded by an oceanic buoy was calculated. The results are presented in Table 2 and show that the correlation between water and plates temperatures varied according to site and plate color, being highest at Praia Grande (especially for black plates), intermediate at Fortaleza, and lowest at Prainha.

Table 2. Pearson correlation coefficient (r) between plate mean temperature and sea water mean temperature between May 2024 and January 2025 in Arraial do Cabo (RJ), Brazil.

Site	Plate color	n	r	p-value
Fortaleza	White	15	0.622	0.03
	Black	15	0.602	0.018
Praia Grande	White	15	0.854	<0.001
	Black	8	0.950	<0.001
Prainha	White	15	0.400	0.140
	Black	15	0.425	0.114

Positive (heatwaves) and negative temperature anomalies (coldspells) were identified during the monitoring period (Figure 10). The intensity of these anomalies ranged approximately from -3°C to $+3^{\circ}\text{C}$ in the average of water temperatures. These events were distributed throughout the year, with certain periods exhibiting more pronounced temperature



anomalies. Multiple alternating episodes of heatwaves and cold spells were recorded, with a total of nine cold spell events occurring in both summer and winter. In contrast, three heatwave events were observed during the summer and seven during the winter, highlighting the influence of colder upwelling waters in the summer.

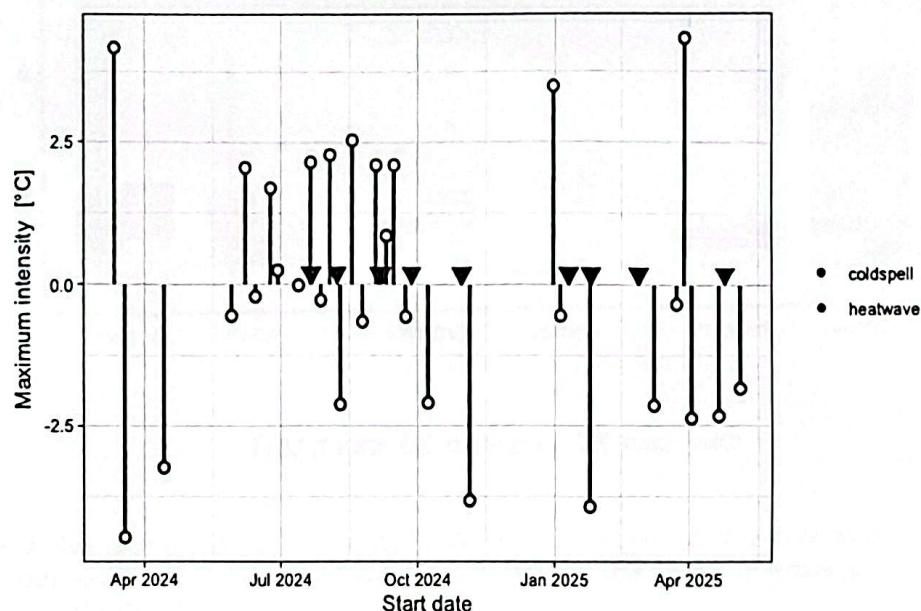
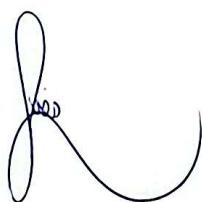


Figure 10. Events of sea water temperature anomalies (heatwaves in red, coldspells in blue) recorded along the sampling period in the intertidal rocky shores of Arraial do Cabo (RJ), Brazil. The x-axis shows event start dates and the y-axis indicates maximum anomaly intensity ($^{\circ}\text{C}$). Black triangles mark sampling dates; thermal metrics '15 days' and '30 days before sampling' were computed over the respective windows preceding each triangle.

To assess the effects of treatment (black and white experimental plates) and season (summer or winter), we compared barnacle observed size (circumference) across sites (Figure 11). This pattern was consistent across Fortaleza, Praia Grande, and Prainha, and was most pronounced at Prainha, where recruits exhibited larger circumferences on average. We also detected a seasonal pattern in observed size: in both plate types, individuals measured in winter had higher average circumferences than those measured in summer, especially at Fortaleza and Prainha. Note that 'observed size' represents a snapshot at the sampling dates and does not imply an estimate of individual growth rate.



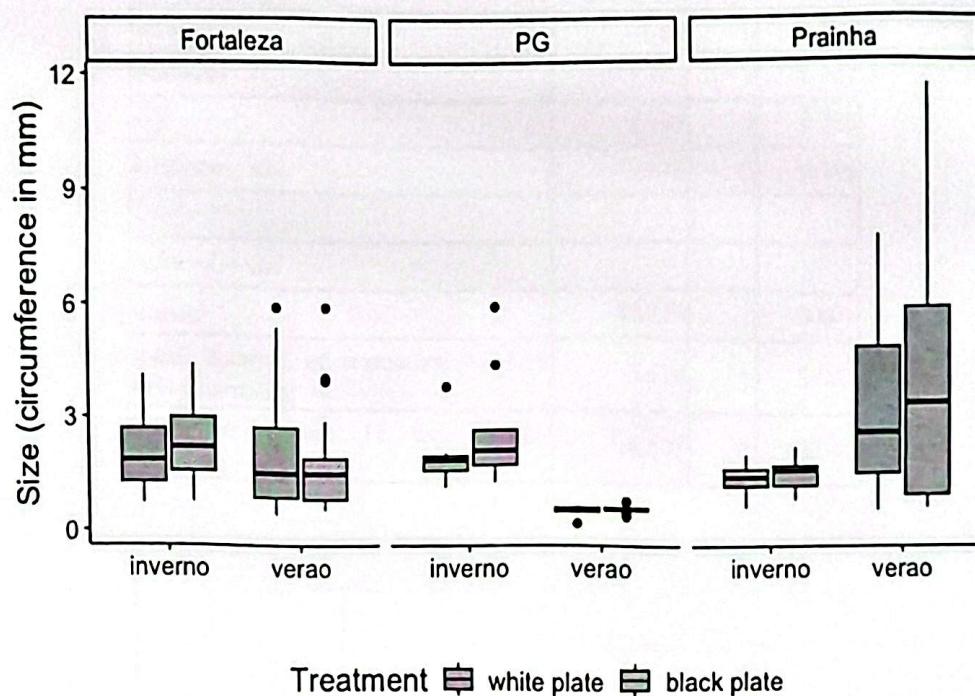


Figure 11. Size variation (circumference in mm) of *Chthamalus bisinuatus* according to treatment (white or black plate), season (winter and summer) and site in the intertidal rocky shores of Arraial do Cabo (RJ), BrazilArraial do Cabo (RJ), Brazil.

The deviance analysis (Type II Wald χ^2) of the linear mixed model for size (log(circumference)) only identify season as statistically significant for the full model (Table 3). However, the reduced model indicated effects of season, the mean duration of anomalies 30 days before sampling and mean temperature 15 days before sampling (Table 3). Barnacles were larger during the summer, indicating larger observed sizes, when compared with winter (Figure 12). Temperature showed positive effects on barnacle size, both for previous anomalies duration (Figures 13) and previous mean temperatures (Figure 14).

Table 3. Results of the Type II Wald χ^2 analysis of deviance for the linear mixed-effects model of *C. bisinuatus* size (log(circumference) as response variable) in experimental plates in the intertidal rocky shores of Arraial do Cabo (RJ), Brazil.

Variable	χ^2	df	p-value
<i>full model</i>			
mean duration of anomalies 30 days before sampling	1.446	1	0.229
mean onset rate of anomalies 15 days before sampling	2.320	1	0.127
mean temperature 15 days before sampling	0.168	1	0.682
mean maximum temperature 30 days before sampling	0.077	1	0.781

season	8.86	1	0.003
treatment	2.143	1	0.143
site	3.189	2	0.203
treatment : site	3.849	2	0.146
<i>reduced model</i>			
season	46.119	1	<0.001
mean duration of anomalies 30 days before sampling	5.128	1	0.023
mean temperature 15 days before sampling	18.675	1	<0.001

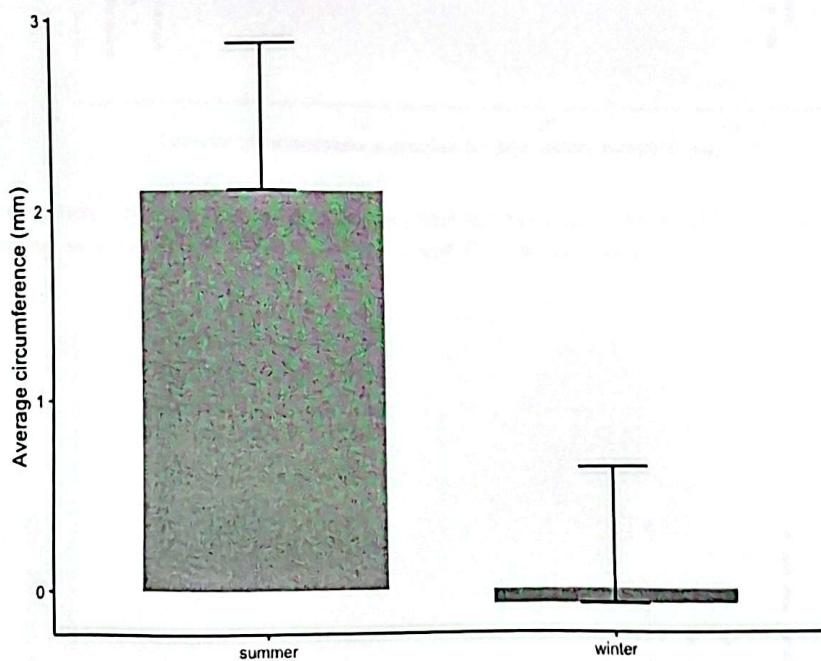


Figure 12. Correlation between average barnacle size (mm) and mean maximum water temperature (°C) 30 days before sampling in the intertidal rocky shores of Arraial do Cabo (RJ), Brazil. Error bars indicate standard errors.

Adriano

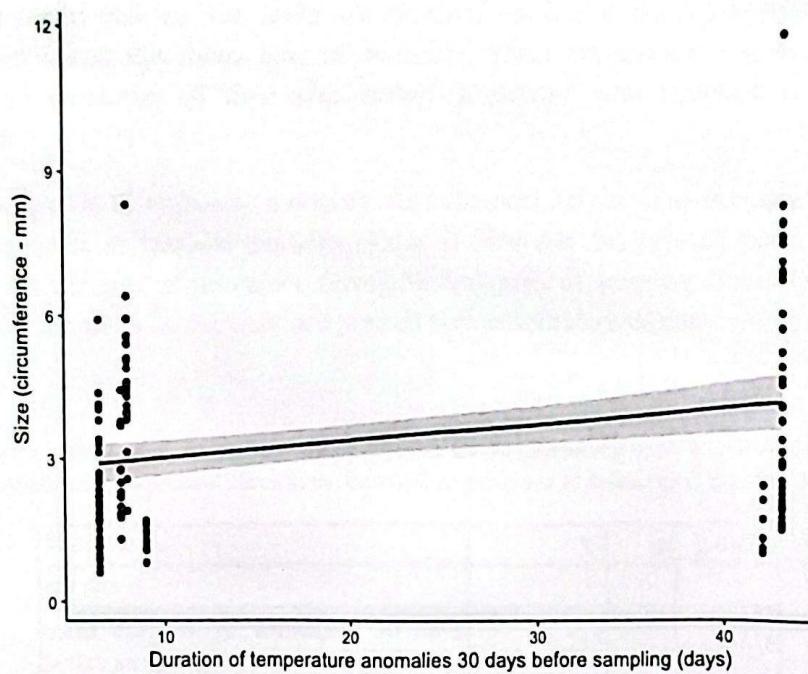


Figure 13. Correlation between average barnacle size (mm) and mean maximum water temperature ($^{\circ}\text{C}$) 30 days before sampling in the intertidal rocky shores of Arraial do Cabo (RJ), Brazil. Error bars indicate standard errors.

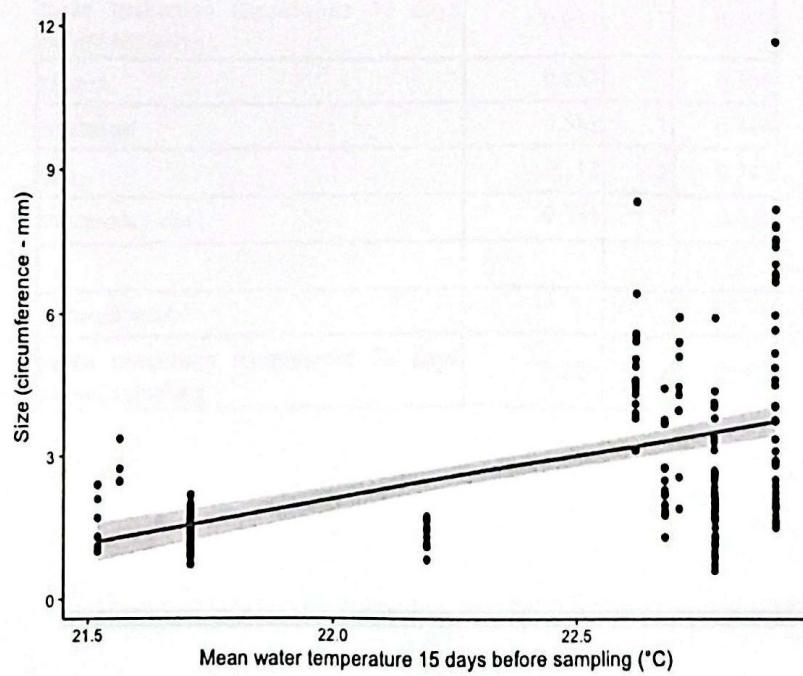


Figure 14. Correlation between average barnacle size (mm) and mean maximum water temperature ($^{\circ}\text{C}$) 30 days before sampling in the intertidal rocky shores of Arraial do Cabo (RJ), Brazil. Error bars indicate standard errors.

The results indicate that, under the evaluated conditions, the experimental treatment and site influenced the mean size of barnacles, while temperature regimes suggest a physiological regulation of their size mainly associated with variation in sea water temperature.

In respect to *C. bisinuatus* mortality, the full model did not show any significant effect of tested variables on barnacle mortality (Table 4). However, the reduced model retained as significant the duration of anomalies during 30 days prior to sampling (Table 4), indicating that mortality increases during extended periods with temperature anomalies (Figure 15).

Table 4. Results of the Type II Wald χ^2 analysis of deviance for the generalized linear mixed-effects model of *C. bisinuatus* mortality in experimental plates in the intertidal rocky shores of Arraial do Cabo (RJ), Brazil.

Variable	χ^2	df	p-value
<i>full model</i>			
mean duration of anomalies 30 days before sampling	0.252	1	0.616
mean onset rate of anomalies 15 days before sampling	0.153	1	0.695
mean temperature 15 days before sampling	0.010	1	0.918
mean maximum temperature 30 days before sampling	0.699	1	0.791
season	0.853	1	0.356
treatment	0.581	1	0.446
site	2.112	2	0.348
treatment : site	0.396	2	0.820
<i>reduced model</i>			
mean maximum temperature 30 days before sampling	9.223	1	0.002

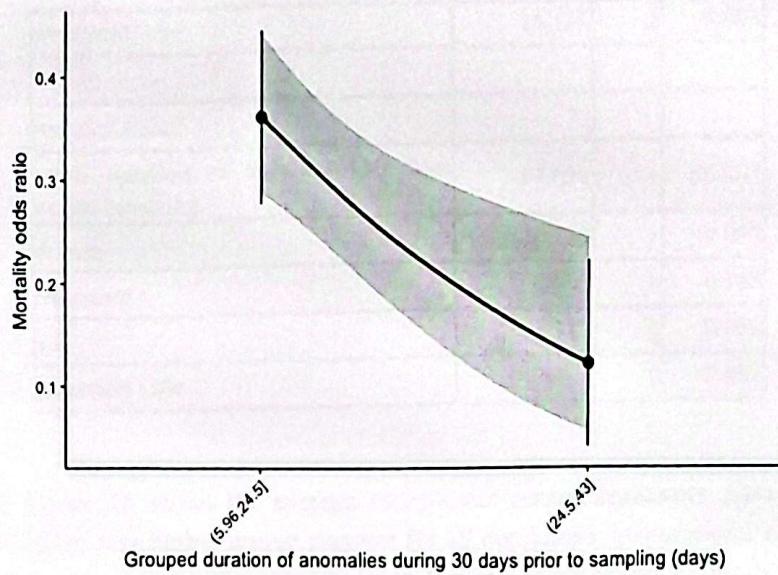


Figure 15. Relationship between duration of temperature anomalies (30 days prior to sampling) and barnacle mortality odds in the intertidal rocky shores of Arraial do Cabo (RJ), Brazil.

To further elucidate the population dynamics of *C. bisinuatus* under the different experimental conditions, recruitment rates were analyzed across treatments, sites, and seasons. Preliminary analyses using a Poisson generalized linear model indicated poor model fit due to overdispersion in the recruitment data. Therefore, a negative binomial model was employed to account for the observed variance and to provide more reliable estimates of the effects of treatment and site on barnacle recruitment. The results indicate that 'season' and the interaction of treatment and site were statistically significant on recruitment rates under the full model (Table 5). However, the reduced model also found significant the influence of the mean duration of anomalies 30 days before sampling over barnacle recruitment, besides the previously factors observed in the full model.

Table 5. Results of the Type II Wald χ^2 analysis of deviance for the generalized linear mixed-effects model of *C. bisinuatus* recruitment in experimental plates in the intertidal rocky shores of Arraial do Cabo (RJ), Brazil.

Variable	χ^2	df	p-value
<i>full model</i>			
mean duration of anomalies 30 days before sampling	0.065	1	0.798
mean onset rate of anomalies 15 days before sampling	0.027	1	0.869
mean temperature 15 days before sampling	0.001	1	0.981
mean maximum temperature 30 days before sampling	0.126	1	0.723
season	9.296	1	0.002
treatment	0.390	1	0.532
site	2.813	2	0.245

treatment : site	13.121	2	0.001
<i>reduced model</i>			
mean duration of anomalies 30 days before sampling	14.651	1	<0.001
season	11.330	1	<0.001
treatment	0.008	1	0.928
site	12.327	2	0.002
treatment : site	17.191	2	<0.001

The Figure 16 shows the average recruitment across treatments, sites and season, where recruitment was higher during summer for all conditions. In Fortaleza, similar values were found for both treatments, but in Praia Grande and Prainha, opposite trends were observed between plate colors depending on the site. During summer and winter, black plates had higher numbers of recruits in Prainha, but white plates showed higher numbers of recruits in Praia Grande (Figure 16), which reflects the significant interaction found in the analysis (Table 5). Lastly, a negative association was observed between recruitment and the duration of temperature anomalies 30 prior to sampling, indicating a cumulative effect of temperature extremes reducing recruitment success (Figure 17).

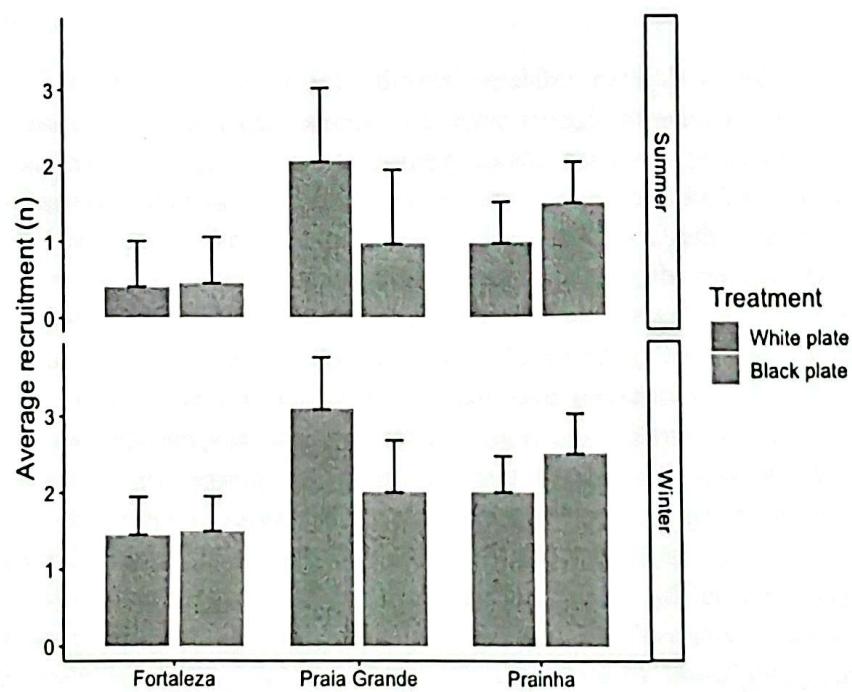


Figure 16. Average barnacle recruitment in experimental settlement plates in the intertidal rocky shores of Arraial do Cabo (RJ), Brazil, according to site, season and treatment.

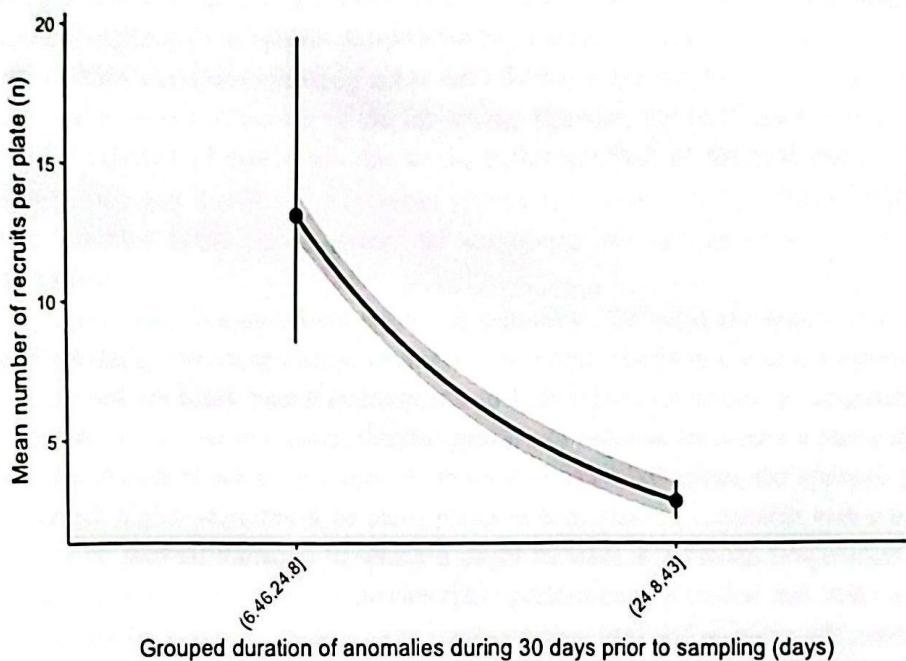


Figure 17. Relationship between duration of temperature anomalies (30 days prior to sampling) and barnacle recruitment in the intertidal rocky shores of Arraial do Cabo (RJ), Brazil.

4. Discussion

This study demonstrates that the thermal variability, particularly daily amplitude and the duration of warm and cold anomalies is more strongly associated with responses of *Chthamalus bisinuatus* than simple temperature means, negatively modulating recruitment and early survival, whereas prior warmer conditions are associated with larger observed sizes (snapshot). This pattern emerged in a context-dependent way, reflecting environmental heterogeneity and the differentiated influence of upwelling along the evaluated rocky shores. In general, anomalies were associated with peaks in juvenile mortality, while overall, greater thermal mean led to larger average barnacle sizes. These findings underscore the importance of thermal variability and anomalies, rather than mean temperature alone, as a driver of ecological processes and population structure in tropical intertidal environments.

Barnacles are among the most important foundational species on temperate, subtropical, and tropical rocky shores, and have long been recognized as indicators of environmental change (Southward & Crisp, 1954; Southward et al., 1995; Bertness & Leonard, 1997; Hawkins et al., 2003). Given their fundamental role in structuring intertidal communities and their recognized sensitivity to environmental fluctuations, barnacles are not only key bioindicators but also excellent model organisms for investigating fundamental ecological processes. Their abundance and ecological versatility on subtropical and tropical rocky shores make them particularly suitable for experimental studies on the effects of environmental stressors such as upwelling and thermal variability. The effect of upwelling is not homogeneous along the SE Brazilian coast, and factors such as coastal topography and

the proximity to upwelling centers create mosaics of environmental conditions, resulting in marked differences in species composition and abundance between nearby sites (Pardal et al., 2023). This way, some sites may act as sinks for barnacles recruits considering the interaction with the seasonal influence of the upwelling; likewise, the same sites may act as refuges during episodes of heatwaves due to the buffering effect of the cold waters. Finally, the results indicated that the *C. bisinuatus* recruits are sensitive to temperature variations, and that deserves further investigation for monitoring this species as indicative of climatic alterations.

At Praia Grande (direct upwelling influence), the rapid alternation between cooling and warming, with more intense anomalies and larger amplitudes, was associated with lower recruitment on black plates in summer and higher juvenile mortality, suggesting that the combination of cold intrusions, thermal peaks, and water-stress creates a particularly hostile microenvironment for early stages. At Prainha (indirect influence), the opposite pattern was observed: higher recruitment on black plates in both seasons, consistent with a less extreme regime of thermal variation in which a slight increase in substrate temperature may favor settlement and immediate post-metamorphic performance, provided that daily amplitude is not excessive. Fortaleza showed more moderate responses and no major differences between treatments, reinforcing the interpretation that it is the magnitude and persistence of anomalies and amplitudes—rather than the mean alone—that condition the direction and intensity of biological effects in the intertidal zone.

It is important to note that, although black and white HDPE plates are a well-established approach to simulate passive substrate warming, the plate material and geometry themselves can alter the thermal and moisture balance of the settlement micro-layer (e.g., differences in thermal absorption and reactivity; moisture retention; air circulation), as can the roughness and physicochemical properties of the epoxy-standardized surface. Therefore, part of the observed recruitment and mortality patterns may reflect a “plate effect” superimposed on the environmental thermal regime. Consequently, mortality estimated on plates should not be interpreted as the “natural” rate on the shore, but rather as a response in standardized, thermally manipulated artificial microhabitats. This distinction is critical for *C. bisinuatus* juveniles, which are highly sensitive to thermal peaks and desiccation (Foster, 1971; Gosselin & Qian, 1997; Helmuth & Hofmann, 2001; Harley et al., 2006; Rezende et al., 2014).

The relationship between thermal variation and demographic responses can also be mediated by productivity and pelagic–benthic connectivity modulated by upwelling. In upwelling regions, greater nutrient availability increases phytoplankton production (Valentin, 1984; Kokkinakis & Wheeler, 1987; Yoder et al., 1983), potentially improving larval condition (Jarrett & Pechenik, 1997; Emlet & Sadro, 2006; Miron et al., 2000; Pechenik et al., 1998; Pechenik, 2006; Tremblay et al., 2007; and, possibly, initial post-settlement performance. On the other hand, upwelling events and associated winds can export larvae offshore, reducing local supply and recruitment (Shkedy & Roughgarden, 1997; Skinner & Coutinho, 2005; Mazzuco et al., 2018). Thus, at Praia Grande, the combination of greater in situ thermal variability and changes in larval supply may have penalized successful settlement, whereas at Prainha, under indirect influence and less extreme variation, the slight warming of the substrate (black plates) may have favored recruitment. At Fortaleza, more

muted responses align with an intermediate regime of thermal variability and upwelling influence. Additionally, density-dependent processes and local interactions (Wethey, 1983; Stephens et al., 1999; Bertness & Leonard, 1997; Berryman et al., 2003; Leslie, 2005; Bruno et al., 2003) can modulate post-recruitment performance, but the densities observed throughout the experiment do not suggest strong negative competitive effects on subsequent growth (Phillips, 2005).

Regarding observed size, higher prior temperatures and longer recent anomaly duration were associated with larger measurements, suggesting that, for individuals that overcome the initial “bottleneck” of settlement and survival, moderate warming may favor somatic performance. However, the same scenario that favors size can reduce settlement success and early survival when variability (peaks and drops) is prolonged. In summary, thermal mean tends to favor growth, whereas daily amplitude and anomaly duration penalize recruitment and juvenile survival, especially where upwelling influence accentuates short-scale thermal oscillation (Valentin, 1984; Coelho-Souza et al., 2012; Menge & Menge, 2013; Seabra et al., 2015; Brandt et al., 2022; Ferreira et al., 1998; Floeter et al., 2008; Cordeiro et al., 2014; Batista et al., 2020).

As for thermal plasticity, there is evidence that post-settlement adjustments can increase heat tolerance as a function of local thermal heterogeneity (Brahim et al., 2019), and that protective responses to desiccation can confer cross-tolerance to heat (Leeuwis & Gamperl, 2022). Nevertheless, the effectiveness of these mechanisms appears limited in the juvenile phase under repeated thermal peaks, large daily amplitudes, and prolonged anomalies, especially in microenvironments that favor water loss. In Arraial do Cabo, the small tidal range and generally non-extreme winds reduce average aerial exposure time (Correia Filho et al., 2021); even so, very short-scale thermal oscillation at the rock-air interface can impose stresses that plasticity does not fully offset in early stages. In parallel, in tropical and subtropical environments, trophic constraints on filter feeders (Ciotti et al., 2010; Kasten & Flores, 2013; Freuchet et al., 2015; Barbosa et al., 2016) and proximity to upper thermal limits (Brahim et al., 2019; Hobday et al., 2016; Hobday et al., 2018) increase recruitment vulnerability when thermal variability is high (Sunday et al., 2011; Vasseur et al., 2014; Lathlean & Minchinton, 2012; Kordas et al., 2015; Lamb et al., 2014; Mieszkowska et al., 2021; Sanford et al., 2019; Suryan et al., 2021). Taken together, these elements explain the sensitivity of *C. bisinuatus* to thermal anomalies and reinforce its potential as an indicator of environmental change (Southward & Crisp, 1954; Southward et al., 1995; Hawkins et al., 2003; Thompson et al., 2002; Bijma et al., 2013; Doney et al., 2012; Poloczanska et al., 2016; Wernberg et al., 2013; Loreau et al., 2001; Rainbow, 1995).

Finally, it is important to recognize the scope of the experiment: passive thermal manipulation via plate color, applied at three shores and tracked over one winter and one summer, is adequate to detect short-term responses to local thermal variability and natural anomalies, but not to quantify long-term effects of global warming or mechanistically isolate all environmental factors (e.g., moisture balance, natural shading, biofilms, and natural substrate microtopography). Thus, climate inferences should be cautious: the findings support the hypothesis that thermal variability (amplitude/anomaly duration), more than the mean, is a critical axis for initial success and survival of barnacles on shores under upwelling influence, but they do not replace long time series nor integrative approaches that couple

physical–biological monitoring across scales and experiments on natural substrate (Hobday et al., 2016; Hobday et al., 2018; Collins et al., 2019; IPCC, 2023).

5. Conclusion

This study highlights the importance of coastal upwelling as a thermal moderator in intertidal environments and demonstrates that the patterns observed for *Chthamalus bisinuatus* in upwelling-influenced areas contribute to a deeper understanding of the mechanisms of resilience and adaptation within intertidal communities in the face of rapid environmental changes. These findings provide valuable insights into the processes governing recruitment, survival, and community dynamics under such dynamic scenarios. Considering that the experimental period encompassed only one summer and one winter, the results obtained were sufficient to address key questions but remain limited in their temporal scope. To build on these findings, it is essential to propose a long-term study with periodic analyses of the behavior and population dynamics of *C. bisinuatus*. Such an approach would allow for the collection of extended temperature datasets, enabling the identification of long-term patterns and the monitoring of progressive temperature increases. Additionally, it would facilitate a more comprehensive assessment of how these organisms respond to ongoing environmental changes. Continuous monitoring of the interactions among species, temperature, upwelling events, and experimental treatments would provide richer, more robust data. This would enhance our ability to detect subtle trends, seasonal shifts, and potential thresholds in species' responses, ultimately improving predictions about the resilience and adaptation of intertidal communities under future climate scenarios.

Reference

Anderson, D. T. (1994). *Barnacles: Structure, function, development and evolution*. Chapman & Hall.

Barbosa, A. C. C., Gomes, C. C., Pereira, G. C., Bueno, M., & Flores, A. A. V. (2016). Local biological drivers, not remote forcing, predict settlement rate to a subtropical barnacle population. *Marine Ecology Progress Series*, 543, 201–208.

Barry, J. P., Baxter, C. H., Sagarin, R. D., & Gilman, S. E. (1995). Climate-related, long-term faunal changes in a California rocky intertidal community. *Science*, 267(5198), 672-675.

Bates D., Maechler M, Bolker B., Walker S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48.

Batista, D., Granthom-Costa, L. V., & Coutinho, R. (2020). Biodiversidade marinha dos costões rochosos de Arraial do Cabo: histórico, ecologia e conservação. Arraial do Cabo: Instituto de Estudos do Mar Almirante Paulo Moreira.

Berryman, A. A., Lima Arce, M., & Hawkins, B. A. (2003). Population regulation, emergent properties, and a requiem for density dependence. *Oikos*, 99(1), 17–26.

Bertness, M. D., & Leonard, G. H. (1997). The role of positive interactions in communities: Lessons from intertidal habitats. *Ecology*, 78(7), 1976–1989.

Bijma, J., Pörtner, H. O., Yesson, C., & Rogers, A. D. (2013). Climate change and the oceans – What does the future hold? *Marine Pollution Bulletin*, 74(2), 495-505.

Boaventura, D. M. (2000). Patterns of distribution in intertidal rocky shores: The role of grazing and competition in structuring communities (Dissertação de doutoramento, Universidade do Algarve, Faro, Portugal).

Brahim, A., Mustapha, N., & Marshall, D. J. (2019). Non-reversible and reversible heat tolerance plasticity in tropical intertidal animals: responding to habitat temperature heterogeneity. *Frontiers in Physiology*, 9, 1909.

Brandt, M., Silva-Romero, I., Fernández-Garnica, D., Agudo-Adriani, E., Bove, C. B., & Bruno, J. F. (2022). Top-Down and Bottom-Up Control in the Galápagos Upwelling System. *Frontiers in Marine Science*, 9, 845635.

Bruno, J. F., Stachowicz, J. J., & Bertness, M. D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(3), 119-125.

Buckee, J., Hetzel, Y., Edge, W., Verduin, J., & Pattiariatchi, C. (2022). Daily timing of low tide drives seasonality in intertidal emersion mortality risk. *Frontiers in Marine Science*, 9, 904191.

Burrows, M. T., Schoeman, D. S., Richardson, A. J., Molinos, J. G., Hoffmann, A., Buckley, L. B., ... & Poloczanska, E. S. (2014). Geographical limits to species-range shifts are suggested by climate velocity. *Nature*, 507(7493), 492-495.

Carnaúba, EAA, Gomes, L. de MJ, Garcia, GS, Cordeiro, CAMM, Mendes, TC, Ferreira, CEL, & Gherardi, DFM (2023). Montagem não determinística de comunidades de peixes recifais em uma subprovíncia transicional influenciada pela ressurgência do Atlântico Sudoeste. *Frontiers in Marine Science*, 10, 1272323.

Castro, J. W. A., Suguio, K., Cunha, A. M., Guedes, E., Tâmega, F. T. S., & Riosmena-Rodriguez, R. (2012). Beachrocks from the Cabo Frio Island: Unique geological record of the Pleistocene–Holocene transition in Rio de Janeiro State. *Anuário do Instituto de Geociências – UFRJ*, 35(1), 236–241.

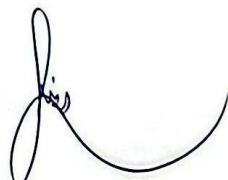
Castro, JWA, Suguio, K., Cunha, AM, Guedes, E., Tâmega, FTS, & Riosmena-Rodriguez, R. (2012). Beachrocks from the Cabo Frio Island: Unique geological record of the Pleistocene–Holocene transition in Rio de Janeiro State. *Anuário do Instituto de Geociências – UFRJ*, 35 (1), 236–241.

Ciotti, A. M., Garcia, C. A. E., & Jorge, D. S. F. (2010). Temporal and meridional variability of Satellite-estimates of surface chlorophyll concentration over the Brazilian continental shelf. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 5(2): 64-81

Coelho-Souza, S. A., López, M. S., Guimarães, J. R. D., Coutinho, R., & Candella, R. N. (2012). Biophysical interactions in the Cabo Frio upwelling system and effects on plankton community and fish production. *Brazilian Journal of Oceanography*, 60(3), 353–365.

Collins, M., Knutti, R., Arblaster, J., Dufresne, J.-L., Fichefet, T., Friedlingstein, P., & Wehner, M. (2019). Long-term climate change: Projections, commitments and irreversibility. In *IPCC AR5* (pp. 1029–1136). Cambridge University Press.

Cooley S., Schoeman D., Bopp L., Boyd P., Donner S., Ito S., et al. 2022. Oceans and coastal ecosystems and their services. In *IPCC AR6 WGII*. Cambridge University Press.



Cordeiro, C. A. M. M., Floeter, S. R., & Ferreira, C. E. L. (2024). Biogeographic patterns of Brazilian rocky reef fauna. In R. Coutinho & R. A. Christofoletti (Eds.), *Brazilian rocky shores* (pp. 15–40). Springer.

Cordeiro, C. A. M. M., Harborne, A. R., & Ferreira, C. E. L. (2014). Patterns of distribution and composition of sea urchin assemblages on Brazilian subtropical rocky reefs. *Marine Biology*, 161: 2221-2232.

Correia Filho, W. L. F., Souza, P. H. D. A., de Oliveira-Júnior, J. F., Terassi, P. M. D. B., de Gois, G., da Silva Junior, C. A., ... & Pimentel, L. C. G. (2021). Investigating the characteristics and predictability of measured wind speed data over Rio de Janeiro, Brazil. *Pure and Applied Geophysics*, 178(6), 2333-2355.

Dias, L. F. L. (2011). *Transição Pleistoceno–Holoceno na Enseada dos Anjos, Arraial do Cabo / Rio de Janeiro: Reconstituição paleoambiental 3D* (Trabalho final de curso, UFRJ, Instituto de Geociências).

Doney, S. C., Ruckelshaus, M., Duffy, J. E., Barry, J. P., Chan, F., English, C. A., ... & Talley, L. D. (2012). Climate change impacts on marine ecosystems. *Annual Review of Marine Science*, 4, 11-37.

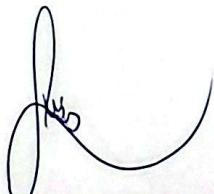
Emie Woodburn, Cathryn C. Murray, Edward J. Gregr, Kai M.A. Chan, and Andy Stock. 2025. The many pathways of climate change affecting coastal ecosystems: a case study of western Vancouver Island, Canada. *FACETS*. 10: 1-18.

Emlet, R. B., & Sadro, S. S. (2006). Linking stages of life history: How larval quality translates into juvenile performance for an intertidal barnacle (*Balanus glandula*). *Integrative and Comparative Biology*, 46(3), 334–346.

Ferreira, D. E. L., Peret, A. C., & Coutinho, R. (1998). Seasonal grazing rates and food processing by tropical herbivorous fishes. *Journal of Fish Biology*, 53, 222-235.

Findlay, H. S., Kendall, M. A., Spicer, J. I., Widdicombe, S., & Boothroyd, D. (2008). Novel microcosm system for investigating the effects of elevated carbon dioxide and temperature on intertidal organisms. *Aquatic Biology*, 3(1), 51–62.

Floeter, S. R., Rocha, L. A., Robertson, D. R., Joyeux, J. C., Smith-Vaniz, W. F., Wirtz, P., ... & Bernardi, G. (2008). Atlantic reef fish biogeography and evolution. *Journal of Biogeography*, 35(1), 22-47.



Foster, B. A. (1971). Desiccation as a factor in the intertidal zonation of barnacles. *Marine Biology*, 8(1), 12–29.

Freuchet, F., Tremblay, R., & Flores, A. A. V. (2015). Interacting environmental stressors modulate reproductive output and larval performance in a tropical intertidal barnacle. *Marine Ecology Progress Series*, 532, 161–175.

Gosselin, L. A., & Qian, P.-Y. (1997). Juvenile mortality in benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, 146, 265–282.

Granado, Priscila. Resposta de organismos do entremarés ao aumento da temperatura: abordagem fisiológica e comportamental em uma perspectiva de aquecimento global. 2018. 238 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas – Zoologia) – Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Instituto de Biociências do Campus do Litoral Paulista, São Vicente, 2018.

Harley, C. D. G., Hughes, A. R., Hultgren, K. M., Miner, B. G., Sorte, C. J. B., Thornber, C. S., & Williams, S. L. (2006). The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters*, 9(2), 228–241.

Hawkins, S. J., Southward, A. J., & Genner, M. J. (2003). Detection of environmental change in a marine ecosystem—evidence from the western English Channel. *Science of the Total Environment*, 310(1–3), 245–256.

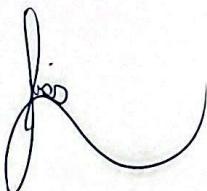
Helmuth, B., & Hofmann, G. E. (2001). Microhabitats, thermal heterogeneity, and patterns of physiological stress in the rocky intertidal zone. *Biological Bulletin*, 201(3), 374–384.

Helmuth, B., Broitman, B. R., Blanchette, C. A., Gilman, S., Halpin, P., Harley, C. D., ... & Strickland, D. (2006). Mosaic patterns of thermal stress in the rocky intertidal zone: implications for climate change. *Ecological Monographs*, 76(4), 461–479.

Henriques, M., & Almada, V. C. (1998). Juveniles of non-resident fish found in sheltered rocky subtidal areas. *Journal of Fish Biology*, 52(6), 1301–1304.

Hobday, A. J., et al. (2016). A hierarchical approach to defining marine heatwaves. *Progress in Oceanography*, 141, 227–238.

Hobday, A. J., Oliver, E. C., Gupta, A. S., Benthuysen, J. A., Burrows, M. T., Donat, M. G., ... & Smale, D. A. (2018). Categorizing and naming marine heatwaves. *Oceanography*, 31(2), 162–173.



Hobday, A. J., Oliver, E. C. J., Sen Gupta, A., Benthuysen, J. A., Burrows, M. T., Donat, M. G., Holbrook, N. J., Moore, P. J., Thomsen, M. S., Wernberg, T., Smale, D. A. (2018). Categorizing and naming marine heatwaves. *Oceanography* 31(2).

Hobday, A.J. et al. (2016). A hierarchical approach to defining marine heatwaves. *Progress in Oceanography*, 141, pp. 227-238.

Horn, K. M., Fournet, M. E., Liautaud, K. A., Morton, L. N., Cyr, A. M., Handley, A. L., ... & Hardy, K. M. (2021). Effects of intertidal position on metabolism and behavior in the acorn barnacle, *Balanus glandula*. *Integrative Organismal Biology*, 3(1), obab010.

Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). (2023). Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva: IPCC.

Jarrett, J. N., & Pechenik, J. A. (1997). Temporal variation in cyprid quality and juvenile growth capacity for an intertidal barnacle. *Ecology*, 78, 1262–1265.

Kasten, P., & Flores, A. A. V. (2013). Disruption of endogenous tidal rhythms of larval release linked to food supply and heat stress in an intertidal barnacle. *Marine Ecology Progress Series*, 472, 185–198.

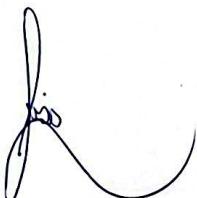
Kokkinakis, S. A., & Wheeler, P. A. (1987). Nitrogen uptake and phytoplankton growth in coastal upwelling regions. *Limnology and Oceanography*, 32(5), 1112–1123.

Kordas, R. L., Dudgeon, S., Storey, S., & Harley, C. D. (2015). Intertidal community responses to field-based experimental warming. *Oikos*, 124(7), 888-898.

Lamb, E. A., Leslie, H. M., & Shinen, J. L. (2014). Both like it hot? Influence of temperature on two co-occurring intertidal barnacles in central Chile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 453, 54–61.

Lathlean, J. A., & Minchinton, T. E. (2012). Manipulating thermal stress on rocky shores to predict patterns of recruitment of marine invertebrates under a changing climate. *Marine Ecology Progress Series*, 467, 121–136.

Leal, I., Flores, A. A. V., Archambault, P., Collin, R., & Tremblay, R. (2020). Response of tropical and subtropical chthamalid barnacles to increasing substrate temperatures. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 524, 151281.



Leeuwis, R. H. J., & Gamperl, A. K. (2022). Adaptations and plastic phenotypic responses of marine animals to the environmental challenges of the high intertidal zone. In S. J. Hawkins et al. (Eds.), *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 60, 625–680. Taylor & Francis.

Leslie, H. M. (2005). Positive intraspecific effects trump negative effects in high-density barnacle aggregations. *Ecology*, 86(10), 2716–2725.

Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., ... & Wardle, D. A. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294(5543), 804-808.

Mazzuco, A. C. A., Christofolletti, R. A., Coutinho, R., & Ciotti, Á. M. (2018). The influence of atmospheric cold fronts on larval supply and settlement of intertidal invertebrates: case studies in the Cabo Frio coastal upwelling system (SE Brazil). *Journal of sea research*, 137: 47-56.

Menge, B. A., & Menge, D. N. L. (2013). Dynamics of coastal meta-ecosystems: the intermittent upwelling hypothesis and a test in rocky intertidal regions. *Ecological Monographs*, 83(3), 283–310.

Mieszkowska, N., Burrows, M. T., Hawkins, S. J., & Sugden, H. (2021). Impacts of pervasive climate change and extreme events on rocky intertidal communities: Evidence from long-term data. *Frontiers in Marine Science*, 8, 642764.

Miron, G., Walters, L. J., Tremblay, R., & Bourget, E. (2000). Physiological condition and barnacle larval behavior: A preliminary look at the relationship between TAG/DNA ratio and larval substratum exploration in *Balanus amphitrite*. *Marine Ecology Progress Series*, 198, 303–310.

Moser, G. A. O., & GIANESELLA-GALVÃO, S. M. F. (1997). Biological and oceanographic upwelling indicators at Cabo Frio (RJ). *Revista Brasileira de Oceanografia*, 45(1–2), 11–23.

Murray, Nicholas J., Stuart R. Phinn, Michael DeWitt, Renata Ferrari, Renee Johnston, Mitchell B. Lyons, Nicholas Clinton, David Thau, and Richard A. Fuller. 2019. "The global distribution and trajectory of tidal flats." *Nature* 565 (7738):222-225.

Pardal, A., Martinez, A. S., Ciotti, Á. M., Christofolletti, R. A., & Cordeiro, C. A. M. M. (2023). Macroecology of rocky intertidal benthic communities along the southwestern Atlantic: patterns of spatial variation and associations with natural and anthropogenic variables. *Marine Environmental Research*, 190, 106099.

Pechenik, J. A., Wendt, D. E., & Jarrett, J. N. (1998). Metamorphosis is not a new beginning: Larval experience influences juvenile performance. *BioScience*, 48(11), 901–910.

Pechenik, J. A. (2006). Larval experience and latent effects—metamorphosis is not a new beginning. *Integrative and Comparative Biology*, 46(3), 323–333.

Phillips, N. E. (2005). Growth of filter-feeding benthic invertebrates from a region with variable upwelling intensity. *Marine Ecology Progress Series*, 295, 79-89.

Poloczanska, E. S., Burrows, M. T., Brown, C. J., García Molinos, J., Halpern, B. S., Hoegh-Guldberg, O., ... & Sydeman, W. J. (2016). Responses of marine organisms to climate change across oceans. *Frontiers in Marine Science*, 3, 62.

Qian, P. Y., Thiagarajan, V., Lau, S. C. K., & Cheung, S. C. K. (2003). Relationship between bacterial community profile in biofilm and attachment of the acorn barnacle *Balanus amphitrite*. *Aquatic Microbial Ecology*, 33, 225–237.

Qiu, J.-W., & Qian, P.-Y. (1997). Effects of food availability, larval source and culture method on larval development of *Balanus amphitrite* amphitrite Darwin (Crustacea: Cirripedia). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 217(1), 47–61.

Rezende, E. L., Castañeda, L. E., & Santos, M. (2014). Tolerance landscapes in thermal ecology. *Functional Ecology*, 28(4): 799-809.

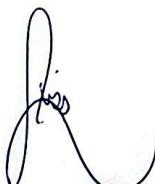
Ruthrof, K. X., Breshears, D. D., Fontaine, J. B., Froend, R. H., Matusick, G., Kala, J., ... & Hardy, G. E. S. J. (2018). Subcontinental heat wave triggers terrestrial and marine, multi-taxa responses. *Scientific Reports*, 8(1), 13094.

Sanford, E., Sones, J. L., García-Reyes, M., Goddard, J. H., & Largier, J. L. (2019). Widespread shifts in the coastal biota of northern California during the 2014–2016 marine heatwaves. *Scientific Reports*, 9(1), 4216.

Schlegel, R. W., Oliver, E. C. J., Wernberg, T. W., Smit, A. J. (2017). Nearshore and offshore co-occurrences of marine heatwaves and cold-spells. *Progress in Oceanography*, 151, pp. 189-205.

Seabra, R., Wethey, D. S., Santos, A. M., & Lima, F. P. (2015). Understanding complex biogeographic responses to climate change. *Scientific Reports*, 5, 12930.

Shkedy, Y., & Roughgarden, J. (1997). Barnacle recruitment and population dynamics predicted from coastal upwelling. *Oikos*, 487-498.



Silva, G. L., Dourado, M. S., & Candella, R. N. (2006). Estudo preliminar da climatologia da ressurgência na região de Arraial do Cabo – RJ. *Revista Brasileira de Oceanografia*, 54(4),

Skinner, L. F., & Coutinho, R. (2005). Effect of microhabitat distribution and substrate roughness on barnacle *Tetraclita stalactifera* (Lamarck, 1818) settlement. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 48(1), 109-113

Smale, D. A., Wernberg, T., Oliver, E. C., Thomsen, M., Harvey, B. P., Straub, S. C., ... & Moore, P. J. (2019). Marine heatwaves threaten global biodiversity and the provision of ecosystem services. *Nature Climate Change*, 9(4), 306-312.

Southward, A. J., Hawkins, S. J., & Burrows, M. T. (1995). Seventy years' observations of changes in distribution and abundance of zooplankton and intertidal organisms in the western English Channel in relation to rising sea temperature. *Journal of Thermal Biology*, 20(1–2), 127–155.

Stephens, P. A., Sutherland, W. J., & Freckleton, R. P. (1999). What is the Allee effect? *Oikos*, 87(1), 185–190.

Stephenson, T. A., & Stephenson, A. (1949). The universal features of zonation between tide-marks on rocky coasts. *Journal of Ecology*, 37(2), 289–305.

Sunday, J. M., Bates, A. E., & Dulvy, N. K. (2011). Global analysis of thermal tolerance and latitude in ectotherms. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 1823–1830.

Suryan, R. M., Arimitsu, M. L., Coletti, H. A., Hopcroft, R. R., Lindeberg, M. R., Barbeaux, S. J., ... & Zador, S. G. (2021). Ecosystem response persists after a prolonged marine heatwave. *Scientific Reports*, 11(1), 6235.

Thompson, R. C., Crowe, T. P., & Hawkins, S. J. (2002). Rocky intertidal communities: past environmental changes, present status and predictions for the next 25 years. *Environmental Conservation*, 29(2), 168-191.

Thomsen, M. S., Mondardini, L., Alestra, T., Gerrity, S., Tait, L., South, P. M., Lilley, S. A., & Schiel, D. R. (2019). Local extinction of Bull Kelp (*Durvillaea* spp.) due to a marine heatwave. *Frontiers in Marine Science*, 6, 84.

Tremblay, R., Olivier, F., Bourget, E., & Rittschof, D. (2007). Physiological condition of *Balanus amphitrite* cyprid larvae determines habitat selection success. *Marine Ecology Progress Series*, 340, 1–8.



Valentin, J. L. (1984). Analyse des paramètres hydrobiologiques dans la remontée de Cabo Frio (Brésil). *Marine Biology*, 82(3), 259-276.

Vasseur, D. A., DeLong, J. P., Gilbert, B., Greig, H. S., Harley, C. D., McCann, K. S., ... & O'Connor, M. I. (2014). Increased temperature variation poses a greater risk to species than climate warming. *Proceedings of the royal society B: biological sciences*, 281(1779), 20132612.

Wernberg, T., Smale, D. A., Tuya, F., Thomsen, M. S., Langlois, T. J., De Bettignies, T., ... & Rousseaux, C. S. (2013). An extreme climatic event alters marine ecosystem structure in a global biodiversity hotspot. *Nature Climate Change*, 3(1), 78-82.

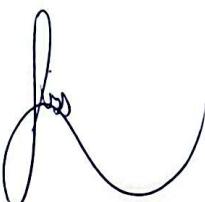
Wethey, D. S. (1983). Geographic limits and local zonation: The barnacles *Semibalanus* (*Balanus*) and *Chthamalus* in New England. *Biological Bulletin*, 165(1), 330–341.

Wickham H (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York

World Meteorological Organization. (2025, May 28). Annual to decadal climate update (2025–2029)

Wu, R. S. S. (1980). Effects of crowding on the energetics of the barnacle *Balanus glandula* Darwin. *Canadian Journal of Zoology*, 58(4), 559–566.

Yoder, J. A., Atkinson, L. P., Bishop, S. S., Hofmann, E. E., & Lee, T. N. (1983). Effect of upwelling on phytoplankton productivity of the outer southeastern United States continental shelf. *Continental Shelf Research*, 2(1), 1–16.



Appendix I

Model Adjustment

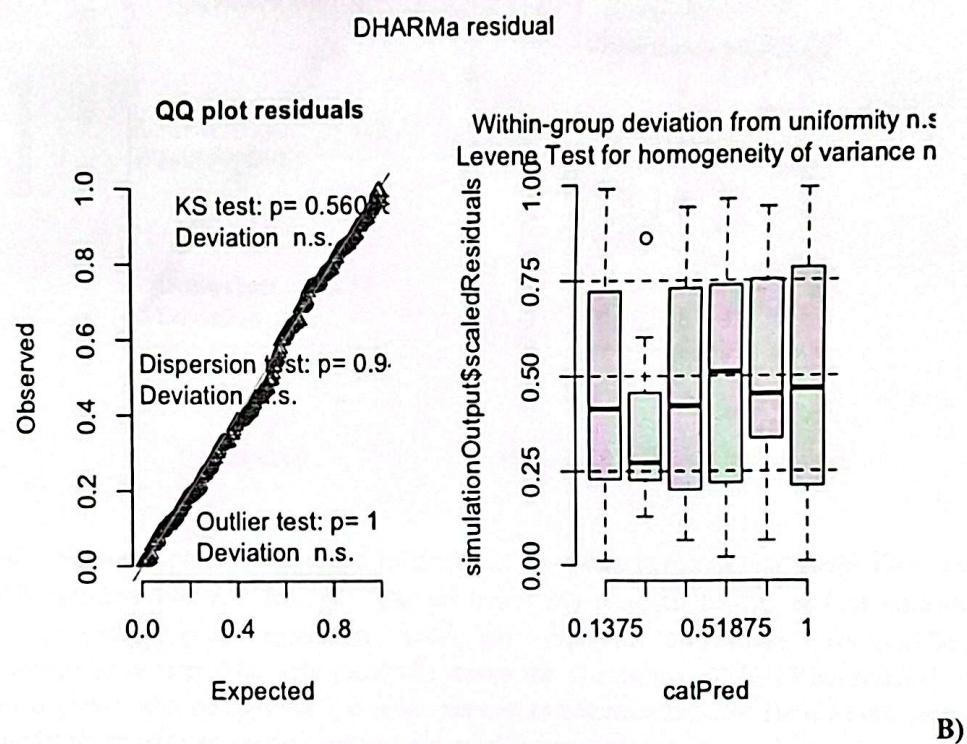


Figure S1. Diagnostic plots of simulated residuals for the barnacle mortality model fitted with glmmTMB (binomial family). The left panel (A) displays the QQ plot of simulated residuals, indicating good agreement with the expected distribution (non-significant KS test). The right panel (B) shows the distribution of residuals by categorical group, with no detected deviations or heterogeneity of variance (non-significant Levene's test). These results suggest that the model fits the data adequately and that key assumptions are not violated.

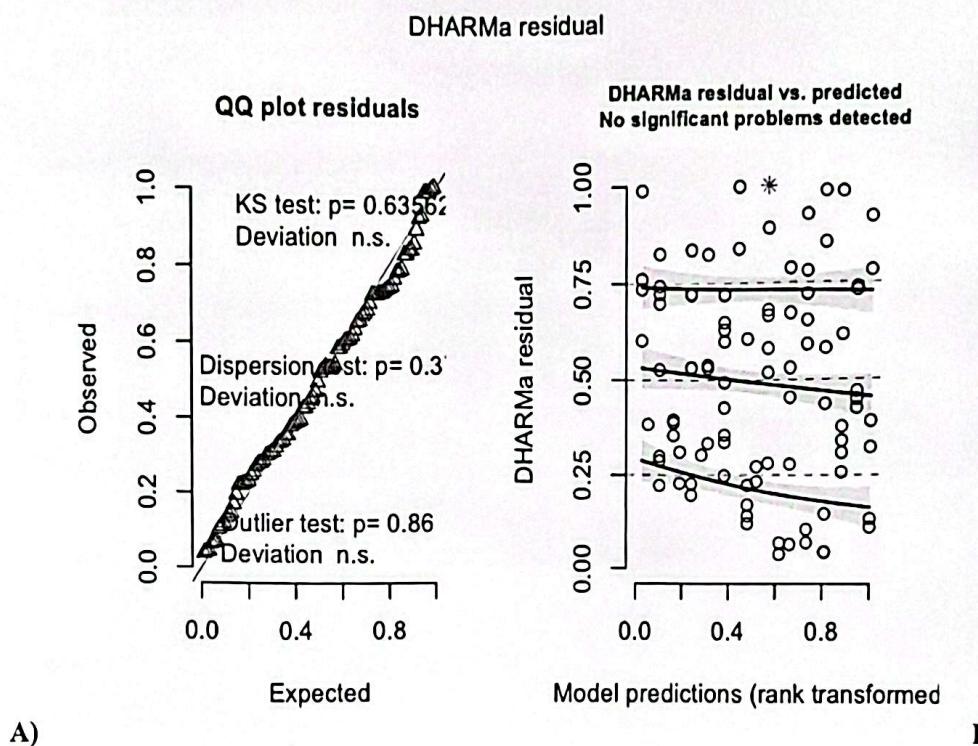


Figure S2. Diagnostic plots of simulated residuals for the barnacle recruitment model fitted with glmmTMB (negative binomial family). The left panel (A) presents the QQ plot of simulated residuals, indicating good agreement with the expected distribution (non-significant Kolmogorov-Smirnov test). The right panel (B) shows the distribution of DHARMA residuals by predictor categories, with no apparent systematic patterns or heteroscedasticity. These results suggest that the model fits the data adequately and that statistical assumptions were not violated.

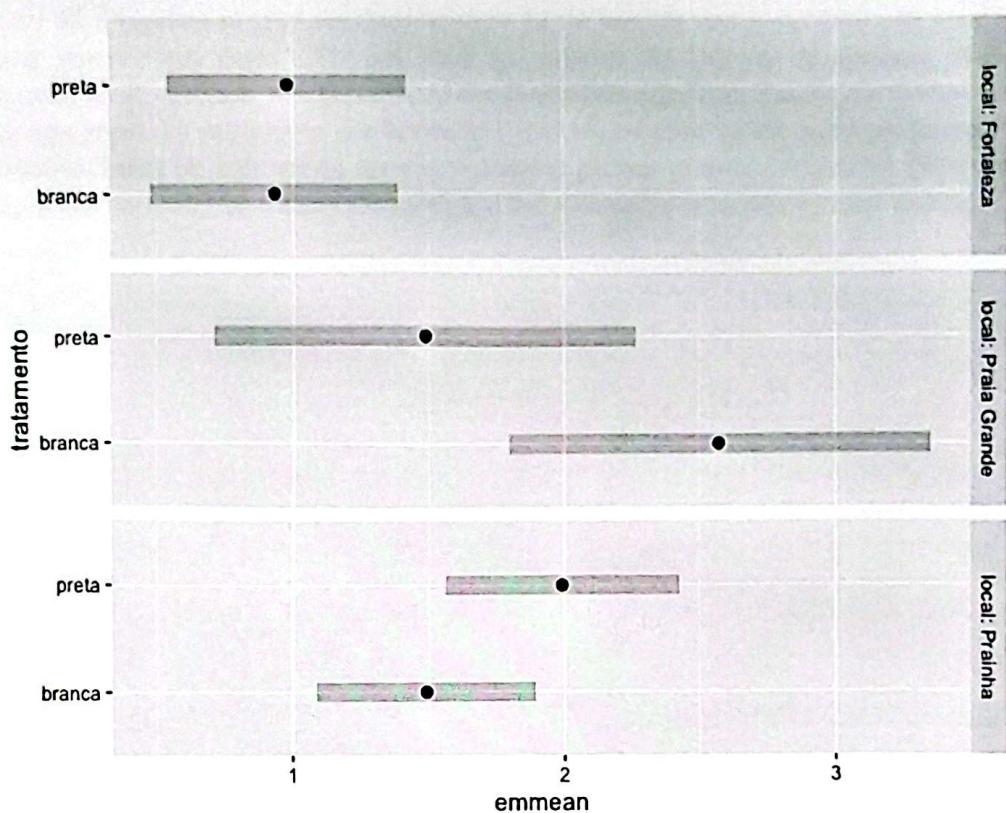


Figure S3. Estimated marginal means (emmeans) for the average number of barnacle recruits by treatment (white or black plate) and site (Fortaleza, Praia Grande, and Praia da Prainha), obtained from the negative binomial regression model. Points represent the estimated means for each treatment and site combination, while horizontal bars indicate 95% confidence intervals. The plot highlights differences in mean recruitment between the treatments and sites analyzed.

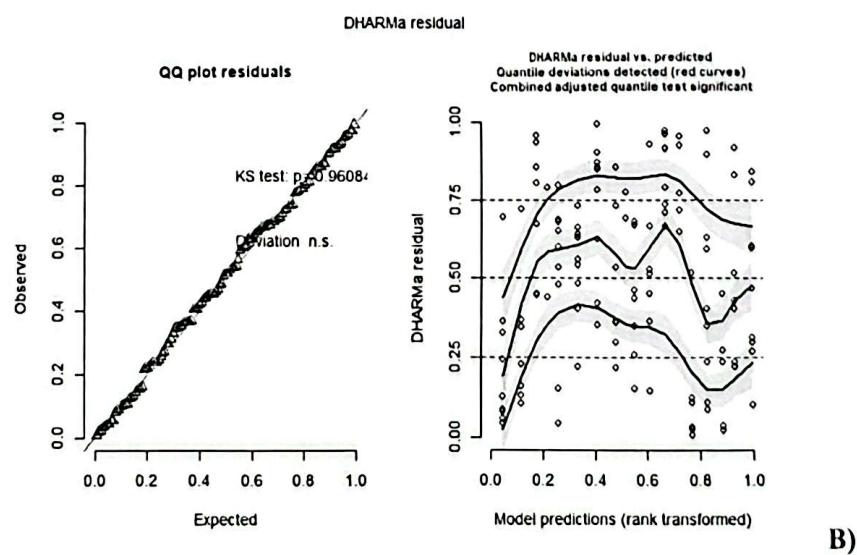


Figure S4. Diagnostic plots of simulated residuals for the barnacle size model fitted with `lme4::lmer` (linear mixed-effects model). The left panel (A) presents the QQ plot of simulated residuals, indicating good agreement with the expected distribution (non-significant Kolmogorov-Smirnov test). The right panel (B) displays the distribution of DHARMA residuals versus model predictions, with confidence bands (in red) and no apparent systematic patterns or heteroscedasticity. These results suggest that the model fits the data adequately and that statistical assumptions were not violated.

4. Conclusão

Este estudo mostra que o regime térmico afeta negativamente recrutamento e mortalidade, mas favorece o aumento do tamanho de *Chthamalus bisinuatus*, especialmente em locais com maior variação de temperatura. Episódios de frentes frias e ondas de calor tiveram forte associação com flutuações populacionais, e anomalias térmicas estiveram ligadas a picos de mortalidade juvenil, enquanto temperaturas médias maiores resultaram em indivíduos adultos maiores. Assim, fica claro que a variabilidade térmica, mais do que a média em si, é determinante para a estrutura das populações intertidais subtropicais.

Regiões de ressurgência aumentam a produtividade e a disponibilidade de alimento para filtradores como cracas e mexilhões, alterando a dinâmica das comunidades. Processos dependentes da densidade desempenham papel importante nessas populações, podendo tanto trazer benefícios (como diluição de predação e maior disponibilidade de parceiros) quanto efeitos negativos quando a competição aumenta. Neste estudo, o enriquecimento promovido pela ressurgência parece favorecer o desenvolvimento larval, mas as densidades registradas não sugerem efeitos negativos pós-recrutamento.

A qualidade da alimentação larval é fundamental para o desempenho dos juvenis de cracas, pois nauplios bem nutridos produzem ciprides maiores e com melhores reservas para as fases seguintes. Além disso, efeitos da dieta larval podem se estender após o assentamento e influenciar o sucesso inicial da fase bentônica. Durante eventos de ressurgência, o recrutamento pode ser prejudicado pela exportação das larvas devido a ventos, o que explicaria diferenças entre áreas mais e menos influenciadas pela ressurgência.

Em ambientes tropicais e subtropicais, organismos filtradores frequentemente enfrentam escassez alimentar, impactando no tamanho e reprodução. O regime térmico local também é decisivo para o sucesso pós-metamórfico, sendo que melhores condições larvais contribuem para maior sobrevivência em ambientes subtropicais, enquanto o excesso de calor pode ser limitante em regiões tropicais. Nossos dados reforçam que amplitudes térmicas elevadas reduzem o recrutamento, especialmente em áreas com grande variação, e sugerem que ligeiro aumento de temperatura pode favorecer o recrutamento, desde que não gere extrema amplitude térmica diária.

Cracas intertidais toleram temperaturas extremas, mas a exposição combinada ao calor e à dessecção pode limitar sua distribuição vertical. Ainda são raros os estudos que exploram quantitativamente a interação entre estresses térmico e hídrico. Já se sabe, por outro lado, que respostas protetoras adquiridas frente a um estressor podem gerar tolerância cruzada (cross-tolerance) a outros, fazendo com que exposições prévias preparem cracas para suportar novos episódios de estresse térmico. Em Arraial do Cabo, a amplitude de maré pequena e a baixa velocidade dos ventos sugerem menor exposição aérea, diminuindo esses fatores como controladores principais.

Ambientes com grande oscilação térmica impõem desafios fisiológicos a ectotérmicos, favorecendo a seleção de indivíduos mais resistentes. Por outro lado, ambientes mais estáveis favorecem populações mais diversas e abundantes. Nossos experimentos também mostram que o tamanho e recrutamento são sensíveis a eventos anômalos de temperatura, e que a duração dessas anomalias afeta mortalidade e sucesso do recrutamento, especialmente de juvenis — fase reconhecidamente sensível a extremos térmicos.

Por fim, cracas são bioindicadores reconhecidos e úteis para estudos de processos ecológicos e resposta a variações ambientais. Em regiões de ressurgência, a heterogeneidade ambiental pode criar mosaicos de abundância e composição das espécies entre áreas próximas, podendo agir tanto como sumidouro de recrutas quanto como refúgio em ondas de calor. Assim, *C. bisinuatus* se mostra sensível às variações de temperatura, o que reforça sua importância no monitoramento das mudanças ambientais.

5. Referências

Barry, J. P., Baxter, C. H., Sagarin, R. D., & Gilman, S. E. (1995). Climate-related, long-term faunal changes in a California rocky intertidal community. *Science*, 267(5198), 672-675.

Batista, D., Granthom-Costa, L. V., & Coutinho, R. (2020). Biodiversidade marinha dos costões rochosos de Arraial do Cabo: histórico, ecologia e conservação. Arraial do Cabo: Instituto de Estudos do Mar Almirante Paulo Moreira.

Bijma, J., Pörtner, H. O., Yesson, C., & Rogers, A. D. (2013). Climate change and the oceans – What does the future hold? *Marine Pollution Bulletin*, 74(2), 495-505.

Brahim, A., Mustapha, N., & Marshall, D. J. (2019). Non-reversible and reversible heat tolerance plasticity in tropical intertidal animals: responding to habitat temperature heterogeneity. *Frontiers in Physiology*, 9, 1909.

Burrows, M. T., Schoeman, D. S., Richardson, A. J., Molinos, J. G., Hoffmann, A., Buckley, L. B., ... & Poloczanska, E. S. (2014). Geographical limits to species-range shifts are suggested by climate velocity. *Nature*, 507(7493), 492-495.

Coelho-Souza, S. A., López, M. S., Guimarães, J. R. D., Coutinho, R., & Candella, R. N. (2012). Biophysical interactions in the Cabo Frio upwelling system, Southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography*, 60, 353-365.

Collins, M., Knutti, R., Arblaster, J., Dufresne, J.-L., Fichefet, T., Friedlingstein, P., & Wehner, M. (2019). Long-term climate change: Projections, commitments and irreversibility. In *IPCC AR5* (pp. 1029–1136). Cambridge University Press.

Doney, S. C., Ruckelshaus, M., Duffy, J. E., Barry, J. P., Chan, F., English, C. A., ... & Talley, L. D. (2012). Climate change impacts on marine ecosystems. *Annual Review of Marine Science*, 4, 11-37.

Eston, V.R. (1986). *Chthamalus bisinuatus* (Cirripedia) and *Brachidontes solisianus* (Bivalvia) spatial interactions: A stochastic model. *Ecological Modelling*, 34, 99–113.

Granado, Priscila. Resposta de organismos do entremarés ao aumento da temperatura: abordagem fisiológica e comportamental em uma perspectiva de aquecimento global. 2018. 238 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas – Zoologia) – Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Instituto de Biociências do Campus do Litoral Paulista, São Vicente, 2018.



Gruber, N. (2011). Warming up, turning sour, losing breath: ocean biogeochemistry under global change. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 369(1943), 1980-1996.

Helmuth, B., Broitman, B. R., Blanchette, C. A., Gilman, S., Halpin, P., Harley, C. D., ... & Strickland, D. (2006). Mosaic patterns of thermal stress in the rocky intertidal zone: implications for climate change. *Ecological Monographs*, 76(4), 461-479.

Henriques, M., & Almada, V. C. (1998). Juveniles of non-resident fish found in sheltered rocky subtidal areas. *Journal of Fish Biology*, 52(6), 1301-1304.

Hobday, A. J., et al. (2016). A hierarchical approach to defining marine heatwaves. *Progress in Oceanography*, 141, 227-238.

Hobday, A. J., Oliver, E. C., Gupta, A. S., Benthuysen, J. A., Burrows, M. T., Donat, M. G., ... & Smale, D. A. (2018). Categorizing and naming marine heatwaves. *Oceanography*, 31(2), 162-173.

Horn, K. M., Fournet, M. E., Lautaud, K. A., Morton, L. N., Cyr, A. M., Handley, A. L., ... & Hardy, K. M. (2021). Effects of intertidal position on metabolism and behavior in the acorn barnacle, *Balanus glandula*. *Integrative Organismal Biology*, 3(1), obab010.

Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). (2023). *Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Geneva: IPCC.

Leeuwis, R. H. J., & Gamperl, A. K. (2022). Adaptations and plastic phenotypic responses of marine animals to the environmental challenges of the high intertidal zone. In S. J. Hawkins et al. (Eds.), *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 60, 625-680. Taylor & Francis.

Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., ... & Wardle, D. A. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294(5543), 804-808.

Marine Ecology Progress Series, 543, 201-208.

McCarthy, G. D., Caesar, L., Ulthaman, A., & Daly, E. (2023). *Physical oceanography*. Marine Institute.

Mieszkowska, N., Burrows, M. T., Hawkins, S. J., & Sugden, H. (2021). Impacts of pervasive climate change and extreme events on rocky intertidal communities: Evidence from long-term data. *Frontiers in Marine Science*, 8, 642764.



Poloczanska, E. S.; Burrows, M. T., Brown, C. J., García Molinos, J., Halpern, B. S., Hoegh-Guldberg, O., ... & Sydeman, W. J. (2016). Responses of marine organisms to climate change across oceans. *Frontiers in Marine Science*, 3, 62.

Rainbow, P. S. (1995). Biomonitoring of heavy metal availability in the marine environment. *Marine Pollution Bulletin*, 31(4–12), 183–192.

Seabra, R., Wethey, D. S., Santos, A. M., & Lima, F. P. (2015). Understanding complex biogeographic responses to climate change. *Scientific Reports*, 5, 12930.

Shkedy, Y., & Roughgarden, J. (1997). Barnacle recruitment and population dynamics predicted from coastal upwelling. *Oikos*, 487–498.

Skinner, L. F., & Coutinho, R. (2005). Effect of microhabitat distribution and substrate roughness on barnacle *Tetraclita stalactifera* (Lamarck, 1818) settlement. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 48(1), 109–113.

Smale, D. A., Wernberg, T., Oliver, E. C., Thomsen, M., Harvey, B. P., Straub, S. C., ... & Moore, P. J. (2019). Marine heatwaves threaten global biodiversity and the provision of ecosystem services. *Nature Climate Change*, 9(4), 306–312.

Southward, A. J., & Crisp, D. J. (1954). The distribution of certain intertidal animals around the Irish coast. *Proceedings of the Royal Irish Academy. Section B: Biological, Geological, and Chemical Science*, 56, 1–29.

Stephenson, T. A., & Stephenson, A. (1949). The universal features of zonation between tide-marks on rocky coasts. *Journal of Ecology*, 37(2), 289–305.

Thompson, R. C., Crowe, T. P., & Hawkins, S. J. (2002). Rocky intertidal communities: past environmental changes, present status and predictions for the next 25 years. *Environmental Conservation*, 29(2), 168–191.

Yoder, J. A., Atkinson, L. P., Bishop, S. S., Hofmann, E. E., & Lee, T. N. (1983). Effect of upwelling on phytoplankton productivity of the outer southeastern United States continental shelf. *Continental Shelf Research*, 2(1), 1–16.

Valentin, J. L. (2001). The Cabo Frio upwelling system, Brazil. In U. Seeliger & B. Kjerfve (Eds.), *Coastal Marine Ecosystems of Latin America* (pp. 97–105).

Sellers, A. J., et al. 2021. Seasonal upwelling reduces herbivore control of tropical rocky intertidal algal communities. *Ecology* 102:e03335.



Anderson, Derek T. (1994). *Barnacles: Structure, function, development and evolution*. Chapman and Hall

The many pathways of climate change affecting coastal ecosystems: a case study of western Vancouver Island, Canada.

Hobday, A. J., Oliver, E. C., Gupta, A. S., BenthuySEN, J. A., Burrows, M. T., Donat, M. G., ... & Smale, D. A. (2018). Categorizing and naming marine heatwaves. *Oceanography*, 31(2), 162-173.

Schlegel RW, Smit AJ (2018). "heatwaveR: A central algorithm for the detection of heatwaves and cold-spells." *Journal of Open Source Software*, 3(27), 821. doi:10.21105/joss.00821

Schneider, C. A., Rasband, W. S., & Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9(7), 671–675. doi:10.1038/nmeth.2089

Zuur, Alain F., et al. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Vol. 574. New York: Springer, 2009.

Brooks, M. E., Kristensen, K., van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Maechler, M., Bolker, B. M. (2017) glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal*, 9(2), 378-400. doi: 10.32614/RJ-2017-066.

Holt, J., Katavouta, A., Hopkins, J., Amoudry, L. O., Appendini, C. M., Arneborg, L., Arnold, A., Artioli, Y., Aucan, J., Berx, B., Cagigal, L., De Dominicis, M., Denamiel, C., Galli, G., Graham, J. A., Jacobs, Z., Jevrejeva, S., Kamranzad, B., Langlais, C., Larsen, M. A. D., ... Pinardi, N. (2025). Future climate projections in the global coastal ocean. *Progress in Oceanography*, 235, 103497. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2025.103497>

Hobday, A. J., Oliver, E. C. J., Sen Gupta, A., BenthuySEN, J. A., Burrows, M. T., Donat, M. G., Holbrook, N. J., Moore, P. J., Thomsen, M. S., Wernberg, T., & Smale, D. A. (2018). Categorizing and naming marine heatwaves. *Oceanography*, 31(2), 162–173. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2018.205>

Dong, Y., Liao, M., Han, G., Somero, G. N., & Helmuth, B. (2017). Untangling the roles of microclimate, behaviour and physiological polymorphism in governing vulnerability of intertidal snails to heat stress. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1851), 20162367. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2367>

Raymond, W. W., Barber, J. S., DeBlasio, M., Love, D. C., & Moore, J. (2024). Short-term effects of an unprecedented heatwave on intertidal bivalve populations: Fisheries management surveys provide an incomplete picture. *Frontiers in Marine Science*, 11, 1390763. <https://doi.org/10.3389/fmars.2024.1390763>

Monaco, C. J., McQuaid, C. D., & Marshall, D. J. (2017). Decoupling of behavioural and physiological thermal performance curves in ectothermic animals: A critical adaptive trait. *Oecologia*, 185(4), 583–593. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-3974-5>

FICHA CATALOGRÁFICA
UENF - Bibliotecas
Elaborada com os dados fornecidos pela autora.

M357 Marques, Isis Viana.

Sobrevivência No Limite : Efeitos da Ressurgência e do Aquecimento Experimental Sobre Cracas em Costões Tropicais de Arraial do Cabo / Isis Viana Marques. - Campos dos Goytacazes, RJ, 2025.

70 f. : il.
Inclui bibliografia.

Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) - Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Biociências e Biotecnologia, 2025.
Orientador: César Augusto Marcelino Mendes Cordeiro.

1. Mudanças climáticas. 2. Ressurgência. 3. *Chthamalus bisinuatus*. 4. Costões rochosos.
5. Ecossistemas costeiros. I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. II.
Título.

CDD - 577