

HUGO BORNATOWSKI



**IMPORTÂNCIA ECOLÓGICA DOS TUBARÕES E RAIAS EM UMA REDE
TRÓFICA NA COSTA SUL DO BRASIL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas – Zoologia, da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas, área de concentração Zoologia.

Orientador: Dr. Marco Fábio Maia Corrêa

Co-orientador: Dr. Vinícius Abilhoa

CURITIBA
2014

HUGO BORNATOWSKI

**IMPORTÂNCIA ECOLÓGICA DOS TUBARÕES E RAIAS EM UMA REDE
TRÓFICA NA COSTA SUL DO BRASIL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas – Zoologia, da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas, área de concentração Zoologia.

Orientador: Dr. Marco Fábio Maia Corrêa

Co-orientador: Dr. Vinícius Abilhoa

CURITIBA
2014



Ministério da Educação
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
Setor de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação Zoologia



TERMO DE APROVAÇÃO

Hugo Bornatowski

“Importância Ecológica dos Tubarões e Raias em uma Rede Trófica na Costa Sul do Brasil”

Tese aprovada como requisito parcial para obtenção do grau de Doutor em Zoologia, do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, pela seguinte Comissão Examinadora:

Marco Fábio Maia Corrêa
Orientador

Dr. Teodoro Vaske Júnior
Membro Externo

Dr. Getúlio Rincon Filho
Membro Externo

Dr. Luis Fernando Fávaro
Membro Interno

Dr. Maurício de Castro Robert
Membro Interno

Curitiba, 25 de Fevereiro de 2014.

Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas - Zoologia/UFPR
Setor de Ciências Biológicas - Departamento de Zoologia
Caixa Postal 19020 - CEP 81531-980 - Curitiba - Paraná
Telefone/FAX +55 (0**41) 3361-1641

AGRADECIMENTOS

Ao CNPq, pelo auxílio financeiro durante o curso.

À minha esposa, Paola, pelo companheirismo, paciência com meus estudos e principalmente por aguentar os “fedores” dos tubarões dentro do carro. E isso vem de 10 anos atrás.

Ao meu pai pelos ensinamentos sobre o mar, pescarias e por sempre me deixar frente a frente com esse ambiente maravilhoso. Talvez ele seja o principal “culpado” por eu ser biólogo e trabalhar com tubarões.

Ao meu eterno professor e co-orientador, Dr. Vinícius Abilhoa, pela dedicação, paciência, ensinamentos, apoio e longas conversas sobre o mundo da ictiologia e inúmeros momentos divertidos no GPIc.

Ao meu orientador, Dr. Marco Fábio, pela confiança depositada em mim durante todo o mestrado e agora no doutorado. Sempre se mostrou muito presente, atencioso e educado. É um grande profissional, mas antes disso, um exemplo de pessoa. Obrigado Marquinho!

Aos meus amigos Matheus O. Freitas, Raul Braga, Jean Vitule, Igor Kintopp, Gislaíne, Letícia, Vanessa Ribeiro, Valduga e Felipe Skora pelos grandes momentos alegres e divertidos em viagens, pescarias, coletas ou no laboratório. Vamos em frente nessa longa jornada...

Ao Dr. Andrés F. Navia (Fundación Squalus – Colômbia), pelos ensinamentos e auxílios em diversos métodos novos e alternativos para estudos de alimentação.

Ao Dr. Mike R. Heithaus (Florida International University), pelas valiosas contribuições sobre alimentação, interação presa-predador, mesopredadores.

Aos colegas oceanógrafos do CEM, Felipe Abbatepaulo e Andrielli Medeiros, que auxiliaram em grande parte das minhas coletas. Dados muito importantes que contribuíram significativamente com o desenvolvimento desse trabalho.

A todos os pescadores das comunidades de Ipanema (Alex, Pedro, Jamilzinho, Waltinho, Lucas, Gilmar e vários outros), Shangri-lá (Seu Zé e demais), Pontal do Sul (Seu Linhares) e Matinhos (Luciano e demais). Sem vocês esse trabalho nunca teria se concretizado.

Aos colegas “elasmobrancólogos”, em especial à Amanda C. Andrade, Fernando F. Mendonça, Teodoro Vaske-Jr., Getúlio Rincón, Rodrigo Rodrigues, Gabriel Vianna,

Luciana Rodrigues, Alberto Amorim, Thiago Menezes, Domingos Garrone-Neto, Jones Santander, Wanessa do Carmo, Natascha Wosnick e muitos outros.

E a todos que contribuíram de alguma forma... OBRIGADO!!!!

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	vii
LISTA DE TABELAS.....	viii
GLOSSÁRIO.....	x
RESUMO GERAL.....	xi
GENERAL ABSTRACT.....	xii
PREFÁCIO.....	1
CAPÍTULO 1 - COMPARAÇÕES TRÓFICAS ENTRE QUATRO ESPÉCIES DE RAIAS (RAJIFORMES) NO SUL DO BRASIL.....	9
Resumo.....	10
Introdução.....	11
Material e Métodos.....	12
Resultados.....	15
Discussão.....	17
Referências.....	21
CAPÍTULO 2 - ECOLOGIA ALIMENTAR E COMPARAÇÕES TRÓFICAS ENTRE SEIS ESPÉCIES DE TUBARÕES EM UM ECOSSISTEMA COSTEIRO NO SUL DO BRASIL.....	38
Resumo.....	39
Introdução.....	40
Material e Métodos.....	41
Resultados.....	44
Discussão.....	49
Referências.....	52
CAPÍTULO 3 - IMPORTÂNCIA ECOLÓGICA DE TUBARÕES E RAIAS EM UMA REDE TRÓFICA ESTRUTURAL NO SUL DO BRASIL.....	71
Resumo.....	72
Introdução.....	73
Material e Métodos.....	75
Resultados.....	79
Discussão.....	82

Referências.....	86
ANEXOS.....	98

LISTA DE FIGURAS:

CAPÍTULO 1:

- Fig. 1** – Costa central do estado do Paraná (pontos vermelho = área de coleta), sul do Brasil..... 35
- Fig. 2** – Média cumulativa (linha sólida) e desvio padrão (linhas pontilhadas) do índice de Shannon-Wiener para amostras das espécies de batóideos estudados no sul do Brasil: (A) *Rhinobatos percellens*, (B) *Zapteryx brevirostris*, (C) *Rhinoptera bonasus* and (D) *Rioraja agassizi*..... 36
- Fig. 3** – NMDS entre a alimentação das quatro espécies de batóideos capturadas no sul do Brasil..... 37

CAPÍTULO 2:

- Fig. 1** – Costa central do estado do Paraná (pontos vermelho = área de coleta), sul do Brasil..... 69
- Fig. 2** – Média cumulativa (linha sólida) e desvio padrão (linhas pontilhadas) do índice de diversidade de Shannon-Wiener para amostras das seis espécies de tubarões estudadas na costa do estado do Paraná, sul do Brasil: (A) *Galeocerdo cuvier*, (B) *Rhizoprionodon lalandii*, (C) *Sphyrna lewini*, (D) *Carcharhinus limbatus*, (E) *Carcharhinus obscurus* e (F) *Sphyrna zygaena*..... 70

CAPÍTULO 3:

- Fig. 1.** Costa do Paraná (barra escura), sul do Brasil..... 96
- Fig. 2.** Rede topológica do sul do Brasil baseada no grau de nós (D_i). O tamanho dos nós é proporcional à importância estrutural de cada nó. Nós em cinza claro representam predadores de topo, em preto mesopredadores, cinza tom médio teleósteos, branco invertebrados e cinza escuro fitoplâncton, zooplâncton e detritos. Nomes dos nós encontra-se no anexo 4..... 97

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1:

Tabela 1 – Número de animais analisados (estômagos com conteúdo) para cada espécie, com suas respectivas médias de comprimento.....	29
Tabela 2 – Percentual em número (%N), peso (%W), frequência de ocorrência (%FO) e percentual de Índice de Importância Relativa (%IRI) dos estômagos com conteúdo para as quatro espécies de raias estudadas na costa sul do Brasil.....	30
Tabela 3 – Teste da ANOSIM pareada para as quatro espécies de raias estudadas na costa sul do Brasil.....	32
Table 4 – Itens que contribuíram para a dissimilaridade entre os grupos (>10%). Valores percentuais de dissimilaridade estão expressos em negrito na coluna dos subtítulos. Zb – <i>Z. brevirostris</i> , Rp – <i>R. percellens</i> , Ra – <i>R. agassizi</i> e Rb – <i>R. bonasus</i>	33
Tabela 5 – Sobreposição alimentar usando o índice de Pianka para as quatro espécies de batóideos no sul do Brasil.....	34

CAPÍTULO 2:

Tabela 1 – Número total de estômagos, com conteúdo, das seis espécies de tubarões separados por classes de tamanho capturados na costa paranaense, sul do Brasil.....	61
Tabela 2 – Itens alimentares encontrados nos estômagos das seis espécies de tubarões capturadas na costa do Paraná, sul do Brasil.....	62
Tabela 3 – Contribuição de SIMPER para itens alimentares (combinado por famílias em vários grupos sistemáticos) em três classes de tubarões. N – neonato, J – juvenil, and A – adulto.....	65
Tabela 4 – Composição trófica em valores percentuais baseadas nos valores de IRI%. Valores para as seis espécies de tubarões capturadas na costa do Paraná, sul do Brasil. Ceph – Cephalopoda, Crust – Crustacea, Elasm – Elasmobranchii, TL – Nível trófico. Valores de níveis tróficos (parênteses) foram obtidos de Cortés (1999).....	66
Tabela 5 – Sobreposição alimentar de seis espécies de tubarões, considerando	

todas as classes juntas (neonatos, juvenis e adultos), capturadas na costa do Paraná, sul do Brasil. * Valores significantes ($O_{jobs} > O_{jsim}$; $p < 0.05$) de acordo com os modelos nulos para cada sobreposição avaliada.....	67
Tabela 6 – Sobreposição alimentar de seis espécies de tubarões capturados na costa do Paraná, sul do Brasil. Células em branco correspondem a neonatos + juvenis, e as células em cinza correspondem aos adultos. * Valores significantes ($O_{jobs} > O_{jsim}$; $p < 0,05$) de acordo com os modelos nulos para cada sobreposição avaliada.....	68
CAPÍTULO 3:	
Tabela 1 – Os 20 primeiros compartimentos da rede trófica do sul do Brasil em termos de dois índices de centralidade (intermediação - <i>Betweenness</i> e proximidade - <i>Closeness</i>). O grau de nó para cada componente também está representado. Elasmobrânquios estão em negrito.....	93
Tabela 2 – Índices quantificando a importância dos nós da rede trófica com e sem predadores de topo no ecossistema costeiro do sul do Brasil. Somente os 20 primeiros componentes estão representados por ordem decrescente. Índice K . K_{bu} = índice bottom-up, K_{td} = índice top-down, K_{dir} = índice de importância direta, K_{ind} = índice de importância indireta e K_i = índice de importância topológica. Elasmobrânquios estão em negrito.....	94

GLOSSÁRIO:

Bottom-up: Mecanismo de controle ecossistêmico em que a estrutura e função da rede trófica são determinadas pelos produtores primários.

Cascata trófica: Efeito indireto em que a redução populacional de um predador de topo produzirá efeitos de redução populacional de níveis tróficos mais baixos, ou seja, presas de suas presas.

Conectância: Número real de interações dentro de uma rede, dividido pelo número de interações possíveis.

Controle ecossistêmico: Mecanismos que determinam a estrutura e função das redes tróficas.

Efeitos diretos: Efeitos que um predador produz sobre o tamanho populacional de suas presas.

Efeitos indiretos: Efeito que produz um predador sobre o tamanho populacional de uma espécie através da predação das populações de seus predadores.

Espécie-chave (*keystone species*): Espécie cujo efeito na rede trófica é desproporcional à sua abundância.

Índices de centralidade: Algoritmos matemáticos que são utilizados para medir o quão centrais são as espécies dentro de uma rede trófica. Baseiam-se no número de vezes que uma espécie ou nó participa nas rotas de dispersão dos efeitos diretos ou indiretos dentro da rede.

Mesopredadores: Presas dos predadores de topo que são predadoras de espécies menores dentro da rede. Também podem ser consideradas como consumidores terciários.

Predador de topo: Espécie que não possui predadores na rede trófica.

Redundância ecológica: conceito teórico que propõe que os grupos tróficos estão compostos por espécies que desempenham funções ecológicas similares, portanto são redundantes entre si.

Top-down: Mecanismo de controle ecossistêmico em que a estrutura e função ecológica da rede trófica estão dominadas por predadores de topo.

RESUMO GERAL

O presente estudo avaliou a composição trófica e a função ecológica das espécies de elasmobrânquios na costa sul do Brasil. Observações foram realizadas entre abril 2010 e março de 2012 nas comunidades pesqueiras artesanais de Ipanema, Shangri-lá e Pontal do Sul, pertencentes ao município de Pontal do Paraná, e também na comunidade do município de Matinhos, sul do Brasil. As amostragens foram realizadas através dos desembarques pesqueiros, obtendo os exemplares provenientes das pescarias com redes de emalhe (malhas 7, 9, 11, 16, 18 e 45 cm entre nós-opostos). Apesar de distintas, as três comunidades operaram na mesma área de pesca, aproximadamente 20 km de distância da costa central do Paraná e em profundidade de até 20 m. Através desses dados, o trabalho foi dividido em três seções: 1) comparando a dieta de quatro espécies de raias, 2) estudando e comparando a dieta de seis espécies de tubarões, e 3) agregando as informações dos itens 1 e 2 com dados bibliográficos foi construída uma teia trófica estrutural para análise da função ecológica dos elasmobrânquios, testando a hipótese de que tubarões e raias são componentes importantes no ecossistema marinho. Entre as raias, as diferenças constatadas entre as dietas das quatro espécies foram significativas, onde *Rhinobatos percellens* apresentou uma dieta especializada e constituída principalmente de siri-azul, seguido por peixes teleósteos. *Zapteryx brevirostris* também apresentou uma dieta especializada, consumindo primeiramente Polychaeta, seguido por camarões Caridea. Para *Rhinoptera bonasus*, Ophiuroidea foi o item predominante, seguido por Gastropoda e Bivalve. Finalmente, *Rioraja agassizi* consumiu peixes teleósteos, Gammaridae, camarões Caridea e Dendrobranchiata. Entre os tubarões, *Sphyrna lewini*, *Carcharhinus obscurus*, *C. limbatus*, *Rhizoprionodon lalandii* e *Galeocerdo cuvier* apresentaram hábito ictiófago, exceto *Sphyrna zygaena* que apresentou hábito primariamente teutófago. *Galeocerdo cuvier* apresentou uma dieta generalista e as demais espécies mostraram tendência à especialização. Mudanças ontogenéticas foram observadas para *C. obscurus* e *S. lewini*, onde grandes indivíduos consumiram elasmobrânquios. Mudanças ontogenéticas também foram observadas para *R. lalandii*. Indícios de sobreposição alimentar foram registrados entre *C. obscurus* e *S. lewini*, *C. obscurus* e *C. limbatus*, e *R. lalandii* e *C. limbatus*. Por fim, os resultados de rede trófica mostraram que *G. cuvier*, *C. obscurus*, *Carcharias taurus*, *S. lewini* e *S. zygaena* são espécies com importante função ecológica e podem exercer poderosos efeitos para níveis inferiores. *Carcharhinus obscurus*, *S. zygaena* e *Z. brevirostris* foram os elasmobrânquios com maiores valores de centralidade e podem, dessa forma, ser considerados como elementos chave na estrutura topológica. Estas questões precisam ser consideradas para estratégias de conservação e gestão pesqueiras, visto que se houver redução de grandes tubarões a integridade do ecossistema pode ser comprometida.

Palavras-chave: Dieta, ontogenia, competição, sobreposição, função ecológica, predadores de topo, mesopredadores.

GENERAL ABSTRACT

The present study evaluates the trophic composition and ecological function of elasmobranch species in southern Brasil. Surveys were conducted from artisanal fishery landings along the central coast of the state of Paraná, southern Brazil, from April 2010 to March 2012. Mesh sizes used by the gillnet fishery include 7, 9, 11, 16, 18 and 45cm stretch mesh. Gillnets were set a maximum of 20 kilometers from the coast in water depths up to 30 m. Through these data, the work was separated in three sections: 1) Comparisons of feeding of four batoids, 2) study and comparisons of diet of six sharks species, and 3) gathering information of items 1 and 2 with literature data (grey literature and published articles) was constructed a structural food web to evaluates the ecological function of elasmobranchs, testing the hypothesis that sharks and rays plays a important roles in the marine ecosystem studied. According to batoid's diet, significant differences were observed among species. *Rhinobatos percellens* had a specialized diet, consisting predominatly of blue crabs, followed by teleost fish. *Zapteryx brevirostris* also had a very specialized diet feeding primarily on Polychaeta, followed by Caridea shrimp. For *Rhinoptera bonasus*, Ophiuroidea was the predominant prey item, followed by Gastropoda and Bivalvia. Finally, *Rioraja agassizi* feed on teleost fish Gammaridae, Caridea shrimp and Dendrobranchiata shrimp. The trophic levels of the batoids in this study are < 4.0 , placing them in intermediate trophic levels. The diets of the four batoids studied here indicate that feeding differs substantially among the four species, suggesting a partitioning of food resources available in the environment. In respect of the sharks *Sphyrna lewini*, *Carcharhinus obscurus*, *C. limbatus*, *Rhizoprionodon lalandii* and *Galeocerdo cuvier* were ichthyophagous, with exception of *S. zygaena*, which was teutophagous. With the exception of *G. cuvier*, which had a generalist diet, the other five species displayed levels of specialization in their feeding. Ontogenetic shifts were observed in *C. obscurus* and *S. lewini* with large individuals consuming elasmobranchs. Due to the diet overlap between *C. obscurus* and *S. lewini*, *C. obscurus* and *C. limbatus*, and *R. lalandii* and *C. limbatus*, future studies on the spatial and temporal distributions of these species are needed to understand the extent of competitive exclusion. Finally, our results indicate that *G. cuvier*, *C. obscurus*, *C. taurus*, *S. lewini* and *S. zygaena* are species with large ecological function values and may exert a powerful influence over lower levels. These issues need to be considered by conservation and fishery management groups since it appears that ecosystem integrity may be compromised by reductions in the populations of large predators. *Carcharhinus obscurus*, *S. zygaena* and *Z. brevirostris* were the elasmobranchs with largest values of centrality, and can, therefore, be considered key elements in the topological structure.

Keywords: Diet, ontogeny, competition, feeding overlap, ecological function, top predators, mesopredators.

PREFÁCIO

A importância dos tubarões para a vida humana vai muito além do que se possa imaginar. Em primeiro lugar, como predadores de topo os tubarões exercem efeitos significativos na cadeia alimentar, desempenhando controle sobre populações de níveis inferiores (Heithaus *et al.*, 2008). Neste caso, a sobrepesca e a consequente redução de suas populações podem desencadear efeitos de cascata trófica, desequilibrando todo o ecossistema (Myers *et al.*, 2007). Em segundo, a carne de tubarão fornece grande parte das necessidades proteicas em várias comunidades pobres no mundo inteiro (WildAid, 2007), que dependem desse recurso para subsistência. Além desses fatos, alguns países criaram “santuários de tubarões” (*e.g.* Palau - www.sharksanctuary.com), onde o turismo voltado para o mergulho com tubarões contabiliza milhões de dólares por ano (Vianna *et al.*, 2012). Em suma, reduções populacionais desses animais podem causar inúmeras consequências negativas, tanto ecológicas quanto econômicas.

As características biológicas dos tubarões e raias, como vida longa, baixa fecundidade e crescimento lento (Cahmi *et al.*, 1998), tornam estes animais altamente susceptíveis às pressões pesqueiras. De fato, a sobrepesca tem sido apontada como a principal ameaça para populações de tubarões em todo mundo (Dulvy *et al.*, 2008; Worm *et al.*, 2013; Bornatowski *et al.*, 2013) e declínios abruptos foram registrados nos últimos tempos com algumas populações sendo reduzidas em mais de 90% (Musick *et al.*, 1993; Jackson *et al.*, 2001; Dulvy *et al.*, 2008; Pauly *et al.*, 2013; Worm *et al.*, 2013). Estimativas de mortalidade demonstraram que através da intensa pressão pesqueira, grandes tubarões e outras espécies com características biológicas similares estarão extintas em um futuro próximo (Myers and Worm, 2005). Portanto, os tubarões podem ser considerados como um dos grupos de vertebrados mais ameaçados do planeta (Lucifora *et al.*, 2011).

Como exemplo, duas espécies de tubarões, o tubarão-martelo-entalhado - *Sphyrna lewini* (Griffith and Smith, 1834) e o tubarão-martelo-liso - *Sphyrna zygaena* (Linnaeus, 1758), declinaram mais de 95% no noroeste do Atlântico (Myers *et al.*, 2007) e ambos foram incluídos no apêndice II da Convenção sobre Comércio Internacional das Espécies da Flora e Fauna Selvagens em Perigo de Extinção – CITES em 2013. *Sphyrna lewini* tem alto interesse comercial devido o elevado valor de suas

nadadeiras, o que levou ao aumento da pressão pesqueira sobre essa espécie nas últimas décadas (Baum *et al.*, 2013). Ambas espécies de tubarão-martelo são capturadas em toda a costa do Brasil, sendo que as pescarias industriais capturam grandes indivíduos por espinhel pelágico e redes de emalhar (~80 toneladas de tubarão martelo em 2009 – UNIVALI/CTTMar, 2010), enquanto que as pescarias artesanais capturam grandes proporções de indivíduos neonatos e juvenis (~15% para *S. lewini* e 2,7% para *S. zygaena*) ao longo da plataforma continental usando redes de emalhar e arrasto (Gadig *et al.*, 2002; Motta *et al.*, 2005). O quanto esta pescaria em larga escala pode afetar o ecossistema ainda é muito difícil de inferir, pois pouco se conhece sobre as interações tróficas desses tubarões-martelos.

Tubarões e raias, por serem convencionalmente classificados elementos terciários ou predadores de topo em uma teia trófica, realizam importantes ligações entre níveis tróficos inferiores, determinando o tamanho desses níveis através de efeitos diretos (contribuição da presa na dieta do predador) e indiretos (*e.g.* competição aparente, competição por exclusão, efeitos de risco) das relações entre predadores e presas (Cortés, 1999; Stevens *et al.*, 2000; Heithaus *et al.*, 2008, 2010; Ferretti *et al.*, 2010). Esses organismos, então, são capazes de exercer fortes efeitos *top-down* (de cima para baixo) na teia trófica e hipóteses indicam que reduções em suas populações poderiam acarretar mudanças nas relações tróficas de níveis inferiores (Myers *et al.*, 2007; Ritchie and Johnson, 2009; Heithaus *et al.*, 2010; Ferretti *et al.*, 2010). Além disso, as espécies que exercem controle de níveis tróficos podem ser consideradas como espécies-chave (*keystone species*), sendo que alterações em suas abundâncias podem modificar toda a comunidade, uma vez que possuem um papel de regulação entre níveis dependente da sua biomassa ou nível trófico (Paine, 1966, 1969; Power *et al.*, 1996; Heithaus *et al.*, 2008).

Nesse contexto, análises das interações tróficas, identificação de espécies-chave e quais espécies exercem efeitos *top-down* e *bottom-up* (de baixo para cima) são fundamentais para avaliar a estabilidade e dinâmica do ecossistema, principalmente as que sofrem intensa pressão pesqueira (Angelini *et al.*, 2006; Dunne 2009; Navia *et al.*, 2012). Portanto, estudar a ecologia alimentar de elasmobrânquios, associados com dados sobre suas funções ecológicas, podem fornecer informações sobre possíveis impactos que a pesca pode exercer sobre os ecossistemas.

Estudos básicos de alimentação de peixes são necessários para análises mais robustas e complexas sobre as interações e, entendimento quanti/qualitativo, entre as espécies no contexto trófico, (Wetherbee and Cortés, 2004; Braga *et al.*, 2012), principalmente em regiões de alta riqueza e diversidade (Braga *et al.*, 2012). Portanto, informações detalhadas sobre dieta, diferenças ontogenéticas, variação espacial, sobreposição alimentar, estratégias, entre outros, fortalecem as análises de efeitos nas comunidades através dos modelos de balanço de massas (*e.g.* Stevens *et al.*, 2000; Kitchell *et al.*, 2002; Coll *et al.*, 2013), também servindo como base para construção e análises de redes tróficas (Pimm, 2002; Dunne *et al.*, 2004), facilitando na determinação topológica de espécies-chave (Jordán *et al.*, 2006).

Dessa forma, o presente estudo propõe avaliar a função ecológica de tubarões e raias em um ecossistema costeiro no sul do Brasil. Três etapas foram realizadas para atingir esse objetivo. A primeira foi avaliar a ecologia alimentar de quatro espécies raias. A segunda foi estudar a dieta e ecologia trófica de seis espécies de tubarões. Ambas as etapas tiveram o intuito de obter informações importantes para o conhecimento das interações entre as espécies, principalmente competição entre elas. A terceira etapa avaliou a importância ecológica dos tubarões e raias no ecossistema costeiro do sul do Brasil, através de uma análise de rede trófica estrutural. Para isso, informações das duas primeiras etapas (dados de alimentação) associadas às informações secundárias de literatura cinza e publicações dos demais componentes da rede trófica (teleósteos, demais elasmobrânquios, aves, répteis e invertebrados), foram compiladas para construção de uma teia alimentar. Estas etapas geraram três artigos, correspondentes aos capítulos, sobre a ecologia trófica dos elasmobrânquios que são relatados a seguir.

Referências

Angelini, R., Fabr , N. N., and Silva, Jr. U. L. 2006. Trophic analysis and fishing simulation of the biggest Amazonian catfish. *African Journal of Agricultural Research* 1, 151- 158.

- Baum, J., Clarke, S., Domingo, A., Ducrocq, M., Lamónaca, A.F., Gaibor, N., Graham R., *et al.* (2013) *Sphyrna lewini*. In IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.1. <www.iucnredlist.org>.
- Bornatowski, H., Braga, R.R., and Vitule, J.R.S. 2013. Shark Mislabeling Threatens Biodiversity. *Science* 340(6235), 923.
- Braga, R.R., Bornatowski, H., and Vitule, J.R.S. 2012. Feeding ecology of fishes: an overview of worldwide publications. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 22, 915-929.
- Camhi, M., Fowler, S., Musick, J., Braütigam, A. and Fordham, S. 1998. Sharks and their relatives: ecology and conservation. Occasional Paper of the IUCN Species Survival Commission. 20, 63p.
- Coll, M., Navarro, J., and Palomera, I. 2013. Ecological role, fishing impact, and management options for the recovery of a Mediterranean endemic skate by means of food web models. *Biological Conservation*, 157: 108–120.
- Cortés, E. 1999. Standardized diet composition and trophic levels of sharks. *ICES Journal of Marine Science* 56, 707–717.
- Dulvy, N.K., Baum, J.K., Clarke, S., Compagno, L.J.V., Cortés, E., Domingo, A., *et al.*, (2008). You can swim but you can't hide: the global status and conservation of oceanic pelagic sharks and rays. *Aquatic Conservation* 18, 459–482.
- Dunne, J.A., Williams, R.J. and Martínez, N.D. 2004. Network structure and robustness of marine food webs. *Marine Ecology Progress Series* 273, 291-302.
- Dunne, J.A. 2009. Food webs. In: “Complex Networks and Graph Theory” section of the *Encyclopedia of Complexity and Systems Science*, ed. R.A. Meyers. Springer, New York. Pp. 3661-3682.

- Ferretti, F., Worm, B., Britten, G.L., Heithaus, M.R. and Lotze, H.K. (2010) Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean. *Ecology Letters* 13, 1055–1071.
- Gadig O. B. F., Motta F. S. and Namora R. C. (2002) Projeto Cação: a study on small coastal sharks in São Paulo, Southeast Brazil. In: *Proceedings of the International Conference on Sustainable Management of Coastal Ecosystems*, (ed. Duarte P.). Porto: Universidade Fernando Pessoa. pp. 239–246.
- Heithaus, M.R., Frid, A., Vaudo, J.J., Worm, B. and Wirsing, A.J. (2010) Unraveling the ecological importance of elasmobranchs. In: *Biology of Sharks and Their Relatives II*. Carrier, J.C.; Musick, J.A.; Heithaus, M.R. (Eds.). Boca Raton, FL: CRC Press, pp. 611-637.
- Heithaus, M.R., Frid, A., Wirsing, A.J. and Worm, B. 2008. Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends in Ecology and Evolution* 23(4), 202-210.
- Jackson, J.B.C., Kirby, M.X., Berger, W.H., Bjorndal, K.A., Botsford, L.W., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R., Erlandson, J., Estes, J.A., et al., 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*, 293: 629–638.
- Jordán, F., Liu, W. and Davis, A.J. (2006) Topological keystone species: measures of positional importance in food webs. *Oikos* 112, 535-546.
- Kitchell, J.F., T.E. Essington, C.H. Boggs, D.E. Schindler and C.J. Walters. 2002. The role of sharks and long-line fisheries in a pelagic ecosystem of central Pacific. *Ecosystems*, 5: 202-216.

- Lucifora, L. O., García, V. B., and Worm, B. 2011. Global diversity hotspots and conservation priorities for sharks. PLoS ONE 6, doi:10.1371/journal.pone.0019356.
- Motta F.S., Gadig O.B.F., Namora R.C., and Braga F.M.S. (2005). Size and sex compositions, length–weight relationship, and occurrence of the Brazilian sharpnose shark, *Rhizoprionodon lalandii*, caught by artisanal fishery from southeastern Brazil. Fisheries Research, 74: 116-126.
- Musick, J.A., Branstetter, S. and Colvocoresses, J.A. (1993) Trends in shark abundance 1974-1991 for the Chesapeake Bight of the US Mid-Atlantic coast. NOAA Technical Report NMFS 115, 1-18.
- Myers RA, Baum JK, Shepherd TD, Powers SP, Peterson CH (2007) Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. Science 315, 1846–1850.
- Myers, R.A. and Worm, B. (2005). Extinction, survival or recovery of large predatory fishes. Philosophical Transactions of the Royal Society B. 360, 13–20.
- Navia, A.F., Cortés, E., Jordán, F. Cruz-Escalona, V.H. and Mejía-Falla, P.A. (2012) Changes to Marine Trophic Networks Caused by Fishing, Diversity of Ecosystems. In: Diversity Ecosystems, Ali, M. (Ed.). Editora InTech. DOI: 10.5772/37787. Disponível em: <http://www.intechopen.com/books/diversity-of-ecosystems/changes-to-marine-food-webs-caused-by-fishing>.
- Palau Shark Sanctuary (2001) Available from: <http://www.sharksanctuary.com/>. Accessed 23 August 2013.
- Paine, R. T. (1966). Food web complexity and species diversity. American Naturalist 100, 65-75.

- Paine, R.T. (1969) A note on trophic complexity and community stability. *American Naturalist* 103, 91–93.
- Pauly, D., Hilborn, R. and Branch, T.A. (2013) Fisheries: Does catch reflect abundance? *Nature* 494, 303-306.
- Pimm, S.L. 2002. Food webs. The University of Chicago Press. London. 219 p.
- Power, M.E., D. Tilman, J.A. Estes, B.A. Menge, W.J. Bond, L.S. Mills, G. Daily, J.C. Castilla, J. Lubchenco and R.T. Paine. 1996. Challenges in the quest for keystones. *BioScience* 46, 609-620.
- Ritchie, E.G. and Johnson, C.N. (2009) Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters* 12, 982–998.
- Stevens, J. D., Bonfil, R., Dulvy, N. K., and Walker, P. A. (2000) The effects of fishing on sharks, rays, and chimeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science* 57, 476–494.
- UNIVALI/CTTMAR. (2010) Boletim estatístico da pesca industrial de Santa Catarina – Ano 2009 e panorama 2000 - 2009. Universidade do Vale do Itajaí, Centro de Ciências Tecnológicas da Terra e do Mar, Itajaí, SC. Volume 09, 97 p.
- Vianna, G.M.S., Meekan, M.G., Pannell, D., Marsh, S., and Meeuwig, J. (2012). Socio-economic value and community benefits from shark-diving tourism in Palau: A sustainable use of reef shark populations. *Biological Conservation*, 145: 267–277.
- Wetherbee, B.M., and Cortés, E. 2004. Food consumption and feeding habits, 223-244. In: Carrier, J.F., J.A. Musick & M. Heithaus. (Eds.) *Biology of sharks and their relatives*. CRC press, USA, 596 p.
- WildAid. (2007). The end of the line? Global threats to sharks. Available from: www.wildaid.org. Accessed 10 August 2013.

Worm, B., Davis, B., Kettermer, L., Ward-Paige, C.A., Chapman, D., Heithaus, M.R., Kessel, S.T. and Gruber, S.H. (2013) Global catches, exploitation rates, and rebuilding options for sharks. *Marine Policy* 40, 194–204.

CAPÍTULO 1

COMPARAÇÕES TRÓFICAS ENTRE QUATRO ESPÉCIES DE RAIAS (RAJIFORMES) NO SUL DO BRASIL

Paper formatado e submetido para Journal of Marine Biological Association of the UK

(Anexo 1)

Resumo

O partilhamento de recursos entre espécies é uma estratégia comum para evitar competição, permitindo que duas ou mais espécies habitem uma mesma área. A fim de se avaliar a competição entre as espécies de raias regularmente capturadas por pescarias artesanais no sul do Brasil, o presente trabalho teve como objetivo analisar a dieta e relações tróficas de quatro espécies de raias. *Rhinobatos percellens* apresentou uma dieta especializada composta principalmente de siri-azul, seguido por peixes teleósteos. *Zapteryx brevirostris* também apresentou uma dieta especializada, constituída principalmente por Polychaeta e por camarões Caridea. Para *Rhinoptera bonasus*, Ophiuroidea foi o item predominante, seguido por Gastropoda e Bivalvia. Finalmente, *Rioraja agassizi* consumiu peixes teleósteos, Gammaridae, camarões Caridea e Dendrobranchiata. Diferenças significativas foram encontradas entre as dietas das espécies baseadas na ANOSIM. As dietas diferiram substancialmente entre as espécies, sugerindo uma partilha entre os recursos disponíveis no ambiente. Essa partilha de recursos pode ser um fator determinante para facilitar a coexistência dessas quatro espécies na região estudada.

Palavras-chave: Elasmobranchii, alimentação, competição, Rajidae, Rhinopteridae, Rhinobatidae.

Introdução

O grau de sobreposição no uso de recursos entre espécies de elasmobrânquios simpátricas é variável e interações estão associadas com flutuações espaciais (*e.g.* Navia *et al.*, 2007, Barausse *et al.*, 2010; Valls *et al.*, 2011), desenvolvimento ontogenético (*e.g.* Navia *et al.*, 2001; Brickle *et al.*, 2003; Barausse *et al.*, 2010; Bornatowski *et al.*, 2012) e competição (*e.g.* Ellis *et al.*, 1996; Treloar *et al.*, 2007; Navia *et al.*, 2007). O partilhamento de recursos entre espécies é uma estratégia comum, permitindo que duas ou mais espécies habitem uma mesma área e/ou região (Schoener 1974). A competição aparente, no entanto, é uma forma indireta de interação, que pode ser classificada como relação negativa entre a abundância de espécies ocupando o mesmo nível trófico (Chaneton & Bonsall 2000).

Elasmobrânquios de pequeno porte (< 150 cm – comprimento total) são geralmente consumidos por grandes tubarões e são classificados como mesopredadores (Ferretti *et al.*, 2010). A redução de grandes tubarões pode desencadear a “proliferação de mesopredadores”, causando desestabilização nas comunidades marinhas através de cascatas tróficas (Myers & Worm, 2003; Myers *et al.*, 2007; Ritchie & Johnson, 2009; Heithaus *et al.*, 2010; Navia *et al.*, 2010). Portanto, compreender os padrões tróficos e níveis de sobreposição entre as espécies de elasmobrânquios de níveis inferiores (*i.e.* batóideos) é fundamentalmente importante. Esses dados alimentares facilitam a construção de redes tróficas e modelos ecológicos, os quais são essenciais para prever possíveis efeitos da presença ou ausência das espécies em um dado ecossistema (Navia *et al.*, 2010; Braga *et al.*, 2012).

Raias usualmente ocupam posições intermediárias na cadeia trófica (nível trófico < 4,0) em comunidades demersais (*e.g.* Muto *et al.*, 2001; Mabragaña & Gilberto 2007;

Navia *et al.*, 2007; Vaudo & Heithaus 2009; Barbini & Lucifora 2010; Bornatowski *et al.*, 2010; López-García *et al.*, 2012) e também estão presentes na dieta de grandes tubarões (Vaudo & Heithaus 2011). Nesse sentido, por se enquadrarem como mesopredadores, promovem importantes ligações entre os níveis tróficos superior e inferior, desempenhando um papel importante na dinâmica dos ecossistemas (Vaudo & Heithaus 2011).

A presença de raias é comum nas pescarias ao longo do sul do Brasil (Vooren & Klippel 2005; Costa & Chaves 2006) e suas capturas ocorrem juntamente com espécies comercialmente importantes como o linguado *Paralichthys* spp., corvina *Micropogonias furnieri*, bagre-branco *Genidens barbatus*, e pescadas *Cynoscion* spp. Por esse motivo, a fim de avaliar a sobreposição entre as espécies de raias frequentemente capturadas por pescarias artesanais no sul do Brasil (Costa & Chaves 2006; Bornatowski *et al.*, 2009), o presente estudo teve como objetivo analisar a dieta e relações tróficas de quatro espécies de raias: *Rhinobatos percellens*, *Zapteryx brevirostris*, *Rioraja agassizi* e *Rhinoptera bonasus*.

Material e Métodos

O estudo foi conduzido entre abril 2010 e março 2012 nas comunidades pesqueiras artesanais de Ipanema, Shangri-lá e Pontal do Sul, pertencentes ao município de Pontal do Paraná, sul do Brasil (Figura 1). As amostragens foram realizadas através dos desembarques pesqueiros, obtendo os exemplares provenientes das pescarias com redes de emalhe (malhas 7, 9, 11, 16 e 18 cm entre nós-opostos). Apesar de distintas, as três comunidades operaram na mesma área de pesca, aproximadamente 20 km de distância da costa central do estado do Paraná e em profundidades de até 20 m.

Para cada indivíduo de *R. percellens* e *Z. brevirostris* foi registrado o comprimento total (cm) e para *R. agassizi* e *R. bonasus* foi registrada a largura do disco (cm). Os estômagos foram removidos, fixados em formalina 10% e posteriormente analisados em laboratório. Os itens alimentares foram separados e identificados até o nível taxonômico mais preciso possível.

Para verificar a importância dos itens para a dieta das espécies foi calculado o Índice de Importância Relativa (IRI; Pinkas *et al.*, 1971):

$$IRI = (\%N + \%W) * \%FO,$$

onde %N é o percentual do número de presas em relação ao total do número de presas (Hyslop, 1980); %W é o percentual do peso de presas em relação ao peso total das presas; e %FO é o percentual de frequência de ocorrência de cada presa (Hyslop, 1980). Os valores de IRI foram padronizados (%IRI) de acordo com Cortés (1997).

Para verificar se o número de estômagos foi suficiente para descrever a alimentação de cada espécie foram geradas curvas acumulativas de presas (Ferry & Cailliet, 1996; Cortés, 1997). As curvas foram obtidas com os índices de Shannon-Wiener, com auxílio do software EstimateS (versão 8.2, Colwell, 2009). Esse programa gera amostras baseadas em curvas de rarefação para vários estimadores de riqueza de espécies, apresentando uma média do número aleatório de amostras. O tamanho amostral foi considerado suficiente quando visualmente as curvas alcançaram a assíntota.

A amplitude de nicho trófico foi quantificada usando o índice de Levins' (B_i): $B_i = 1/\sum P_j^2$, onde p_j é a fração do peso dos itens de cada categoria alimentar j ($\sum P_j = 1$) (Krebs, 1999). Valores foram padronizados (B_A) usando a equação $B_A = (B_i - 1)/(N - 1)$, onde N é o número de classes (Krebs, 1999). Os valores variam entre 0 e 1, sendo que

baixos valores indicam dieta especialista, enquanto que altos valores indicam uma dieta generalista.

Sobreposição de nicho foi calculada usando o índice de Pianka:

$$O_{jk} = \frac{\sum_i P_{ij} P_{ik}}{\sqrt{\sum_i P_{ij}^2 \sum_i P_{ik}^2}}$$

onde O_{jk} é a sobreposição de nicho entre as espécies j e k ; e P_{ij} e P_{ik} é a proporção de predador j e k com presa i no estômago. Os cálculos foram realizados com software EcoSim, versão 7.72 (Gotelli & Entsminger, 2000). Sobreposição é geralmente considerada biologicamente significativa quando valores excedem 0,60 (Zares & Rand, 1971). A significância estatística dos resultados foi testada pela sobreposição dos valores observados à distribuição dos valores esperados baseados em simulações dos modelos nulos. A distribuição desse modelo foi realizada com 1000 repetições pela aleatorização do algoritmo R3. Os valores observados (O_{jobs}) foram considerados estatisticamente diferentes, quando a distribuição dos valores nulos foram maiores ou menores que 95% dos índices simulados (O_{jsim}) (Gotelli & Graves, 1996).

O nível trófico para as quatro espécies foi calculado usando o índice TR (*trophic level index*) proposto por Cortés (1999):

$$TR = 1 + \left(\sum_{j=1}^n P_j * TR_j \right)$$

onde, TR_j é o nível trófico de cada presa j e P_j é a proporção de cada presa na dieta baseada nos valores de %IRI. Os níveis tróficos das categorias de presas foram obtidos no trabalho de Cortés (1999).

Para testar a variação da dieta entre as espécies, uma matriz de similaridade com valores de peso dos itens foi gerada usando o coeficiente de similaridade de Bray-Curtis. Através dessa matriz, Análises de Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) e Análises de Similaridade (ANOSIM) foram usadas para testar a hipótese nula de que não há diferenças na dieta entre os fatores (espécies). Análises de percentual de similaridade (SIMPER) foram usadas para estimar a contribuição de cada presa na dieta de cada espécie de raia. As análises foram geradas com auxílio do software PRIMER v6 (Clarke & Gorley, 2006).

Resultados

De 359 estômagos analisados, 94 estavam vazios (32% de *R. percellens*, 19% de *Z. brevirostris*, 20% de *R. bonasus* e 29% de *R. agassizi*) e 265 com algum conteúdo (Tabela 1). Todos os indivíduos analisados eram adultos. As curvas acumulativas de presas indicaram que as amostras foram suficientes para descrever a dieta das quatro espécies (Figura 2).

Dieta e amplitude de nicho

Rhinobatos percellens apresentou uma dieta especializada ($B_A=0,05$), constituída predominantemente de siri-azul *Callinectes* sp. (66% IRI). A dieta foi complementada por peixes teleósteos (16% IRI), com destaque para *Symphurus tessellatus* (12% IRI) e Paralicthyidae (3%) (Tabela 2). *Zapteryx brevirostris* também apresentou especialização em sua dieta ($B_A = 0,07$), consumindo principalmente Polychaeta (65% IRI), seguido por camarões Caridea (22% IRI). A dieta ainda foi complementada por anfioxos (6%), peixes (4%) e camarões Dendrobranchiata (1%) (Tabela 2). Para

Rhinoptera bonasus, Ophiuroidea foi o item predominante (54% IRI), seguido por Gastropoda (17% IRI) e Bivalvia (14% IRI) (Tabela 2). A amplitude de nicho para *R. bonasus* foi baixa, também indicando especialização. *Rioraja agassizi*, por outro lado, teve uma maior amplitude de nicho ($B_A = 0,33$), com uma variada dieta dividida entre peixes (24% IRI), Gammaridae (23% IRI), camarões Caridea (21% IRI) e camarões Dendrobranchiata (6% IRI) (Tabela 2). Mesmo com uma amplitude maior que as outras espécies, *R. agassizi* ainda é considerada como um predador especialista.

Similaridades alimentares, sobreposição e nível trófico

Através da ANOSIM diferenças significativas foram registradas entre as espécies ($R_{\text{global}} = 0,356$; $p = 0,001$; Fig. 3). Todas as análises pareadas (espécie x espécie) também foram significativamente diferentes ($p < 0,01$) (Tabela 3). No entanto, análises de NMDS indicaram uma leve sobreposição entre *R. percellens* e *R. agassizi* (Fig. 3), mas não foram confirmadas na ANOSIM (Tabela 4). Análises de SIMPER resultaram que as dissimilaridades entre as espécies foram todas maiores que 75% (Tabela 3). Os itens que mais contribuíram para *Z. brevirostris* foram Polychaeta (48,5%) e Caridea (45,6%); para *R. percellens* Brachyura (48,7%) e peixes (46,7%); para *R. agassizi* Dendrobranchiata (53,5%) e peixes (42,3%); e para *R. bonasus* Ophiuroidea (48,2%), Gastropoda (18,2%), Bivalve (13,5%), Polychaeta (9,3%) e peixes (9,2%).

Não houve sobreposição alimentar entre as espécies, caracterizando partilhamento dos recursos (Tabela 5). Os baixos valores de sobreposição foram todos significativos ($O_{\text{jobs}} > O_{\text{jsim}}$; $p = 0,05$). Os níveis tróficos das raias estudadas apresentaram-se abaixo de 4,0, fazendo parte dos níveis tróficos intermediários. Os

valores variaram de 3,4 para *R. bonasus*, 3,5 para *Z. brevirostris*, 3,6 para *R. percellens* e 3,7 para *R. agassizi*.

Discussão

Todas as espécies de raias estudadas aqui ocorrem em toda costa paranaense e são frequentemente capturadas por pescarias de emalhe em águas até 20 m de profundidade (Costa & Chaves, 2006; Bornatowski *et al.*, 2010).

Grandes exemplares de *R. percellens* (> 75 cm) parecem consumir grandes proporções de siris, caranguejos, camarões e peixes, como apresentado no presente estudo e também na região limítrofe entre os estados do Paraná e Santa Catarina (Bornatowski *et al.*, 2010). No entanto, em um estudo dentro do complexo estuarino de Paranaguá, na costa paranaense, *R. percellens* consumiu baixas proporções de caranguejos e siris e também de teleósteos, sendo que a dieta foi predominada por pequenos camarões Caridea: *Leptochela serratorbita* e *Ogyrides alphaerostris* (W. Carmo, comunicação pessoal). Possivelmente essa diferença esteja relacionada a variações ontogenéticas, sendo que os exemplares estudados por W. Carmo (comunicação pessoal) eram menores (< 75 cm) do que os estudados no presente trabalho e na região limítrofe entre PR e SC (Bornatowski *et al.*, 2010). Outra hipótese é que ocorra o consumo de presas mais disponíveis nos diferentes ambientes.

Ao contrário do presente estudo, *Z. brevirostris* na costa de São Paulo, sudeste brasileiro, apresentou uma dieta baseada principalmente em Decapoda, seguida por Polychaeta, Amphipoda, Isopoda e Cumacea (Soares *et al.*, 1992; Marion *et al.*, 2011). Por outro lado, resultados similares ao presente estudo foram encontrados por Barbini *et al.* (2011) para costa Argentina, principalmente evidenciando a presença de

Cephalochordata. Como as três regiões localizam-se no Atlântico sul é possível que haja variação na abundância de presas em determinadas regiões, forçando com que essa espécie se alimente de presas diferentes ou até mesmo apresente mudanças comportamentais.

Estudos conduzidos com raia-emplastro, *R. agassizi*, na costa de São Paulo revelaram uma dieta baseada principalmente em crustáceos, teleósteos e poliquetas (Soares *et al.*, 1999; Muto *et al.*, 2001). Na costa Argentina, crustáceos também foram predominantes, seguido por teleósteos (Barbini *et al.*, 2011). Esses resultados suportam as análises do presente estudo, os quais crustáceos e teleósteos apresentam importância similar para a dieta de *R. agassizi*.

Estudos têm sugerido que a raia-ticonha, *R. bonasus*, alimenta-se de moluscos, influenciando na abundância dessas presas e afetando diretamente a indústria comercial de Bivalves (vieiras) no Atlântico norte (Orth 1975; Kraeuter & Castagna 1980; Smith & Merriner 1985; Peterson *et al.*, 2001). No entanto, alguns estudos têm mostrado que o elevado consumo de moluscos não é um fator comum para todas as localidades onde essa espécie foi estudada. No presente estudo, por exemplo, *R. bonasus* demonstrou um equilibrado consumo de Ophiuroidea, Gastropoda e Bivalve. No Golfo do México, Polychaeta dominou na dieta da raia-ticonha, com baixo número de moluscos Bivalve (Craig *et al.*, 2010). Em uma área estuarina do Porto Charlotte, na Flórida, outro estudo encontrou elevado consumo de crustáceos por *R. bonasus*, seguido por Polychaeta e por último, moluscos bivalves (Collins *et al.*, 2007). O elevado consumo de Ophiuroidea por *R. bonasus* no presente estudo foi similar ao registrado para uma espécie congênere, *R. steindachneri*, na costa colombiana (Navarro-González *et al.*, 2012). Dessa forma, a abundância de presas em determinados locais pode refletir diretamente na dieta das

espécies de raias. Além disso, o alto grau de especialização de *R. bonasus* pode colocá-la como *strong interactor* (*sensu* Paine, 1969), com forte influência em efeitos de cascata trófica (Power *et al.*, 1996; Power, 1997; Myers *et al.*, 2007).

O padrão corporal dos batóideos permite uma efetiva predação de organismos bentônicos (Moyle & Cech-Jr. 1982), devido à posição ventral da boca e elevada protração mandibular, tornando-as capazes de consumir presas associadas ao fundo. As raias também exibem grandes níveis de variação interespecífica no padrão mandibular e dentário, proporcionando diferentes performances alimentares, permitindo o consumo de uma grande variedade de itens (Wilga & Motta 1998; Dean *et al.*, 2007). De fato, além das táticas antipredatórias, abundância de presas no ambiente e competição interespecífica, a ingestão de alimentos está amplamente dependente da morfologia e do comportamento do predador (Moyle & Cech-Jr. 1982; Heithaus 2004). As diferenças alimentares observadas entre as espécies estudadas podem estar relacionadas com o comportamento e versatilidade do aparato alimentar (boca e estrutura mandibular) de cada espécie (Dean *et al.*, 2007). *Rhinobatos percellens*, por exemplo, apresenta uma boca relativamente grande, permitindo o consumo de presas grandes e rápidas, tais como siris e linguados (Dean *et al.*, 2007). *Rhinoptera bonasus*, ao contrário, possui placas dentárias próprias para uma alimentação durofágica, ou seja, consumo de presas duras e com concha (Smith & Merriner 1985, 1987; Summers 2000; Collins *et al.*, 2007). *Zapteryx brevirostris* possui uma boca relativamente menor do que *R. percellens*, permitindo o consumo de presas menores como pequenos camarões e poliquetas. Apesar da boca relativamente pequena e em formato de “V” (Dean *et al.*, 2007), *R. agassizi* alimenta-se de pequenos crustáceos, mas também é capaz de consumir presas maiores, como peixes.

O partilhamento de recursos entre espécies e pode ser um facilitador para auxiliar na coexistência de duas ou mais espécies em um mesmo local (Schoener, 1974; O'Shea *et al.*, 2013). Na costa da Tasmânia, duas espécies de raias simpátricas coexistem partilhando recursos (Yick *et al.*, 2011). Por outro lado, na costa australiana foi encontrado evidências de sobreposição trófica, sugerindo alto compartilhamento alimentar entre as espécies (Treloar *et al.*, 2007). As dietas das espécies estudadas no presente estudo indicaram que a alimentação diferiu substancialmente entre as quatro espécies, sugerindo um partilhamento dos recursos disponíveis no ambiente. Apesar dos resultados apresentados, estudos futuros sobre flutuação espacial e temporal desses quatro batóideos são necessários, além de dados sobre a abundância de presas na área. Através dessas informações será possível determinar os níveis de partilhamento alimentar e também as estratégias alimentares de cada espécie.

As quatro espécies de raias estudadas apresentaram níveis tróficos abaixo de 4,0, caracterizando-as, portanto, como predadores intermediários de cadeia trófica (Cortés, 1997; Ebert & Bizarro, 2007). Mesopredadores precisam ser estudados e com melhor atenção, pois se as populações de seus predadores declinarem podem resultar em um aumento substancial em suas populações ocasionando efeitos de cascata trófica no ecossistema (Ritchie & Johnson, 2009; Heithaus *et al.*, 2008). Por exemplo, *Rhinoptera bonasus* foi alvo de extensos estudos sobre seu impacto nas populações de moluscos bivalves comercialmente importantes no Atlântico norte (*e.g.* Orth 1975; Kraeuter & Castagna 1980; Smith & Merriner 1987; Peterson *et al.*, 2001). Através desse alto grau de especialização, *R. bonasus* pode ser um forte candidato a *strong interactor* (Paine, 1969), com forte influência em cascatas tróficas (Power *et al.*, 1996; Power 1997; Myers *et al.*, 2007).

Três espécies, *R. percellens*, *R. agassizi* e *R. bonasus*, foram encontradas em conteúdos estomacais de grandes predadores na área estudada (e.g. *Sphyrna lewini*, *Carcharias taurus*, *Carcharhinus obscurus*, *C. limbatus* e *Galeocerdo cuvier*) (Bornatowski, dados não publicados).

Referências

- Barbini S.A. and Lucifora L.O. (2011)** Feeding habits of the Rio skate, *Rioraja agassizi* (Chondrichthyes: Rajidae), from off Uruguay and north Argentina. *Journal of Marine Biological Association of the UK* 91,1175–1184.
- Barbini S.A., Lucifora L.O. and Hozbor N.M. (2011)** Feeding habits and habitat selectivity of the shortnose guitarfish, *Zapteryx brevirostris* (Chondrichthyes, Rhinobatidae), off north Argentina and Uruguay. *Marine and Biological Research* 7(4), 365-377.
- Barousse A., Baremore I.E., Murie D.J. and Carlson J.K. (2010)** Seasonal and size-related differences in diet of the Atlantic angel shark *Squatina dumeril* in the northeastern Gulf of Mexico. *Aquatic Biology* 8(2), 125–136.
- Bornatowski H., Abilhoa V. and Freitas M.O. (2005)** Alimentação da raia-viola *Zapteryx brevirostris* na baía de Ubatuba-Enseada, São Francisco do Sul, Santa Catarina, Brasil. *Estudos de Biologia* 27, 31-36.
- Bornatowski H., Abilhoa V. and Charvet-Almeida P. (2009)** Elasmobranchs of the Paraná Coast, southern Brazil, south-western Atlantic. *Marine Biodiversity Records* 2, e158.

- Bornatowski H., Robert M.C. and Costa L. (2010)** Feeding of guitarfish *Rhinobatos percellens* (Walbaum, 1972) (Elasmobranchii, Rhinobatidae), the target of Artisanal fishery in southern Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography* 58(1), 45-52.
- Bornatowski H., Heithaus M.R., Abilhoa V. and Corrêa M.F.M. (2012)** Feeding of the Brazilian sharpnose shark *Rhizoprionodon lalandii* (Müller & Henle, 1839) from southern Brazil. *Journal of Applied Ichthyology* 28, 623-627.
- Braga R.R., Bornatowski H. and Vitule J.R.S. (2012)** Feeding ecology of fishes: an overview of worldwide publications. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 22, 915-929.
- Brickle P., Laptikhovsky V.V., Pompert J. and Bishop A. (2003)** Ontogenetic changes in the feeding habits and dietary overlap between three abundant rajid species on the Falkland Islands' shelf. *Journal of Marine Biological Association of the UK* 83, 1119–1125.
- Chaneton E.J. and Bonsall M.B. (2000)** Enemy-mediated apparent competition: empirical patterns and the evidence. *Oikos* 88, 380–394.
- Clarke K.R. and Gorley R.N. (2006)** PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth.
- Collins A.B., Heupel M.R. and Motta P.J. (2007)** Residence and movement patterns of cownose rays *Rhinoptera bonasus* within a south-west Florida estuary. *Journal of Fish Biology* 70, 1-20.
- Colwell R.K. (2005)** EstimateS version 7.5: Statistical estimation of species richness and shared species from samples.

- Cortés E. (1997)** A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54, 726–738.
- Cortés E. (1999)** Standardized diet composition and trophic levels of sharks. *ICES Journal of Marine Science* 56, 707–717.
- Costa L. and Chaves P.T.C. (2006)** Elasmobrânquios capturados pela pesca artesanal na costa sul do Paraná e norte de Santa Catarina, Brasil. *Biota Neotropica* 6(3),
Accessible in:
<http://www.biotaneotropica.org.br/v6n3/pt/abstract?article+bn02706032006>.
- Craig J.K., Gillikin P.C., Magelnicki M.A. and May L.N. (2010)** Habitat use of cownose rays (*Rhinoptera bonasus*) in a highly productive, hypoxic continental shelf ecosystem. *Fisheries Oceanography* 19(4), 301–317.
- Dean M.N., Bizzarro J.J. and Summers A.P. (2007)** The evolution of cranial design, diet, and feeding mechanisms in batoid fishes. *Integrative and Comparative Biology* 47, 70–81.
- Ellis J.R., Pawson M.G. and Shackley S.E. (1996)** The comparative feeding ecology of six species of shark and four species of ray (Elasmobranchii) in the north-east Atlantic. *Journal of Marine Biological Association of the UK* 76, 89–106.
- Ferretti F., Worm B., Britten G.L., Heithaus M.R. and Lotze H.K. (2010)** Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean. *Ecology Letters* 13, 1055–1071.
- Ferry L.A. and Caillet G.M. (1996)** Sample size and data analysis: are we characterizing and comparing diet properly? In MacKinlay D. and Shearer K. (eds) *Feeding ecology and nutrition in fish. Proceedings of the Symposium on the*

Feeding Ecology and Nutrition in Fish. International Congress on the Biology of Fishes. American Fisheries Society, San Francisco, pp 71–80.

Gotelli N.J. and Graves G.R. (1996) Null Models in Ecology. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Gotelli N.J. and Entsminger G.L. (2002) EcoSim: null models software for ecology. Version 7.

Heithaus M.R. (2004) Predator-Prey Interactions. In: Carrier J.C., Musick J.A. and Heithaus M.R. (eds) *Biology of Sharks and Their Relatives*. Boca Raton, FL: CRC Press, pp. 487-521.

Heithaus M.R., Frid A., Wirsing A.J. and Worm B. (2008) Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends in Ecology and Evolution* 23(4), 202-210.

Heithaus M.R., Frid A., Vaudo J.J., Worm B. and Wirsing A.J. (2010) Unraveling the ecological importance of elasmobranchs. In: Carrier J.C., Musick J.A. and Heithaus M.R. (eds) *Biology of Sharks and Their Relatives*. Boca Raton, FL: CRC Press, pp. 611-637.

Hyslop E.J. (1980) Stomach contents analysis: a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17 411-429.

Kraeuter J.N. and Castagna M. (1980) Effects of large predators on the field culture of the hard clam *Mercenaria mercenaria*. *Fisheries Bulletin* 78, 538–540.

Krebs C.J. (1999) *Ecological Methodology*. Menlo Park, CA: Addison Wesley.

López-García J., Navia A.F., Mejía-Falla P.A. and Rubio E.A. (2012) Feeding habits of *Dasyatis longa* (Elasmobranchs: Myliobatiformes): Sexual, temporal and ontogenetic effects. *Journal of Fish Biology* 80, 1563-1579.

- Mabragaña E. and Gilberto D.A. (2007)** Feeding ecology and abundance of two sympatric skates, the shortfin sand skate *Psammobatis normani* McEachran and the smallthorn sand skate *P. rudis* Gunther (Chondrichthyes, Rajidae), in the southwest Atlantic. *ICES Journal of Marine Science* 64, 1017-1027.
- Marion C., Vaske-Junior T., Gadig O.B.F. and Martins I.A. (2011)** Feeding habits of the shortnose guitarfish, *Zapteryx brevirostris* (Müller and Henle, 1841) (Elasmobranchii, Rhinobatidae) in southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 71, 83-89.
- Moyle P.B. and Cech-Jr J.J. (1982)** *Fishes: an introduction to ichthyology*. Englewood Cliffs: Prentice-Hall.
- Muto E.Y., Soares L.S.H. and Goitein R. (2001)** Food resource utilization of the skates *Rioraja agassizii* (Müller & Henle, 1841) and *Psammobatis extenta* (Garman, 1913) on the continental Shelf off Ubatuba, south-eastern Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 61(2), 217-238.
- Myers R.A., Baum J.K., Shepherd T.D., Powers S.P. and Peterson C.H. (2007)** Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science* 315, 1846–1850.
- Myers R.A. and Worm B. (2003)** Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature* 423, 280–283.
- Navarro-González J.A., Bohórquez-Herrera J., Navia A.F. and Cruz-Escalona V.H. (2012)** Composición trófica de batoides en la plataforma continental frente a Nayarit y Sinaloa, México. *Ciencias Marinas* 38(2), 347-362.

- Navia A.F., Mejía-Falla P.A. and Giraldo A. (2007)** Feeding ecology of elasmobranch fishes in coastal waters of the Colombian Eastern Tropical Pacific. *BMC Ecology* 7, 8.
- Navia A.F., Cortés E. and Mejía-Falla P.A. (2010)** Topological analysis of the ecological importance of elasmobranch fishes: A food web study on the Gulf of Tortugas, Colombia. *Ecological Modelling* 221, 2918-2926.
- Navia A.F., Torres A., Mejía-Falla P.A. and Giraldo A. (2011)** Sexual, ontogenetic, temporal and spatial effects on the diet of *Urotrygon rogersi* (Elasmobranchii: Myliobatiformes). *Journal of Fish Biology* 78, 1213–1224
- Orth R.J. (1975)** Destruction of eelgrass, *Zostera marina*, by the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*, in the Chesapeake Bay. *Chesapeake Sciences* 16:205–208.
- O'Shea O.R., Thums M., van Keulen M., Kempster R.M. and Meekan M.G. (2013)** Dietary partitioning by five sympatric species of stingray (Dasyatidae) on coral reefs. *Journal of Fish Biology* 82:1805-1820.
- Paine R.T. (1969)** A note on trophic complexity and community stability. *American Naturalist* 103, 91–93.
- Peterson C.H., Fodrie F.J., Summerson H.C. and Powers S.P. (2001)** Site-specific and density-dependent extinction of prey by schooling rays: generation of a population sink in top-quality habitat for bay scallops. *Oecologia* 129, 349–356.
- Pinkas L., Oliphant M.S. and Iverson I.L.K. (1971)** Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters. *California Fish and Game, Fisheries Bulletin*.
- Power M.E. (1997)** Estimating impacts of a dominant detritivore in a neotropical stream. *Trends in Ecology and Evolution* 12(2), 47–48.

- Power M.E., Tilman D., Estes J.A., Menge B.A., Bond W.J., Mills L.S., Daily G., Castilla J.C., Lubchenco J. and Paine R.T. (1996)** Challenges in the quest for keystones. *BioScience* 46, 609–620.
- Ritchie E.G. and Johnson C.N. (2009)** Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters* 12, 982–998.
- Schoener T.W. (1974)** Resource Partitioning in Ecological Communities. *Science* 185(4145), 27-39.
- Smith J.W. and Merriner J.V. (1985)** Food habits and feeding behavior of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*, in lower Chesapeake Bay. *Estuaries* 8, 305–310
- Smith J.W. and Merriner J.V. (1987)** Age and growth, movements and distribution of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*, in Chesapeake Bay. *Estuaries* 10(2), 153–164.
- Soares L.S.H., Rossi-Wongtschowski C.L.D.B., Álvares L.M.C., Muto E.Y. and Gasalla M.L.A. (1992)** Grupos tróficos de peixes demersais da plataforma continental interna de Ubatuba, Brasil. I: Chondrichthyes. *Boletim do Instituto Oceanográfico* 40, 79-85.
- Summers A.P. (2000)** Stiffening the stingray skeleton – an investigation of durophagy in myliobatid stingrays (Chondrichthyes, Batoidea, Myliobatidae). *Journal of Morphology* 243, 113–126.
- Treloar M.A., Laurenson .LJ.B. and Stevens J.D. (2007)** Dietary comparisons of six skate species (Rajidae) in south-eastern Australian waters. *Environmental Biology of Fishes* 80:181–196.

- Valls M., Quetglas A., Ordines F. and Moranta J. (2011)** Feeding ecology of demersal elasmobranchs from the shelf and slope off the Balearic Sea (western Mediterranean). *Scientia Marina* 75, 633-639.
- Vaudo J.J. and Heithaus M.R. (2009)** Spatiotemporal variability in a sandflat elasmobranch fauna in Shark Bay, Australia. *Marine Biology* 156, 2579-2590.
- Vaudo J.J. and Heithaus M.R. (2011)** Dietary niche overlap in a nearshore elasmobranch mesopredator community. *Marine Ecology Progress Series* 425, 247-260.
- Vooren C.M. and Klippel S. (2005)** Ações para a conservação de tubarões e raias no sul do Brasil, Igaré, Porto Alegre.
- Wilga C.D. and Motta P.J. (1998)** Feeding mechanism of the Atlantic guitarfish *Rhinobatos lentiginosus*: modulation of kinematic and motor activity. *Journal of Experimental Biology* 201, 3167-3184.
- Yick J.L., Barnett A. and Tracey S.R. (2012)** The trophic ecology of two abundant mesopredators in south-east coastal waters of Tasmania. *Australian Marine Biology* 159, 1183-1196.
- Zares T.M. and Rand A.S. (1971)** Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology* 52, 336-342.

Tabela 1 – Número de animais analisados (estômagos com conteúdo) para cada espécie, com suas respectivas médias de comprimento.

Espécies	n	Medidas	Média e desvio padrão (cm)
<i>Rhinobatos percellens</i>	108	Comprimento total	77,0 ± 12,4
<i>Zapteryx brevirostris</i>	99	Comprimento total	45,1 ± 3,8
<i>Rioraja agassizi</i>	34	Largura do disco	29,3 ± 3,5
<i>Rhinoptera bonasus</i>	24	Largura do disco	62,7 ± 20,0

Tabela 2 – Percentual em número (%N), peso (%W), frequência de ocorrência (%FO) e percentual de Índice de Importância Relativa (%IRI) dos estômagos com conteúdo para as quatro espécies de raias estudadas na costa sul do Brasil

Itens alimentares	<i>Rioraja agassizi</i>				<i>Zapteryx brevirostris</i>				<i>Rhinobatos percellens</i>				<i>Rhinoptera bonasus</i>			
	%N	%W	%FO	%IRI	%N	%W	%FO	%IRI	%N	%W	%FO	%IRI	%N	%W	%FO	%IRI
TELEOSTEI																
Teleostei - restos	12,40	0,15	47,06	23,92	5,14	16,66	11,11	4,67					3,54	23,19	16,67	7,31
<i>Symphurus tessellatus</i>	1,55	0,08	5,88	0,39					6,93	25,40	14,81	12,24				
<i>Etropus crossotus</i>	0,78	0,09	2,94	0,10												
<i>Diplectrum radiale</i>	0,78	0,04	2,94	0,10												
Família Congridae	2,33	0,33	8,82	0,95												
Família Paralichthyidae									4,33	7,99	9,26	2,92				
<i>Anchoa</i> sp,					0,93	1,09	2,02	0,08	0,87	0,31	1,85	0,06				
<i>Urophycis brasiliensis</i>									0,87	5,10	1,85	0,28				
<i>Larimus</i> sp,									0,87	3,19	1,85	0,19				
Atherinomorpha									0,87	2,13	1,85	0,14				
<i>Pomadasy</i> <i>corvinaeformis</i>									1,73	4,92	3,70	0,63				
CRUSTACEA																
Brachyura	7,75	0,13	23,53	7,52	1,40	2,44	3,03	0,22	0,87	0,09	1,85	0,05				
Crustacea não identificado	4,65	0,04	17,65	3,35	1,40	1,53	2,02	0,11	4,33	0,55	9,26	1,15				
Camarão - restos									2,60	0,82	4,63	0,40				
<i>Leptochela serratorbita</i>	14,73	0,02	14,71	8,79	11,21	4,91	17,17	5,34	8,66	1,07	7,41	1,84				
Gammaridae	21,71	0,02	26,47	23,29	1,40	0,06	2,02	0,06	4,33	0,34	5,56	0,66				
Caridea não identificado	16,28	0,05	32,35	21,40	15,42	14,91	28,28	16,53	5,63	0,49	4,63	0,72	3,54	1,24	12,50	0,98
<i>Alpheus heterochaelis</i>	2,33	0,01	8,82	0,83	2,34	1,90	5,05	0,41	2,16	0,27	2,78	0,17				
<i>Ogyrides alphaerostris</i>																
Penaeidae não identificado	6,20	0,02	23,53	5,93												
<i>Litopenaeus schmitti</i>	0,78	0,01	2,94	0,09												
<i>Acetes</i> sp,	3,10	<0,01	8,82	1,11												
Dendrobranchiata não					0,93	1,14	2,02	0,08	3,46	0,50	7,41	0,75				

identificado																			
<i>Pleoticus muelleri</i>				2,80	2,28	5,05	0,49	7,79	1,10	10,19	2,31								
<i>Sicyonia dorsalis</i>				1,40	0,69	3,03	0,12												
<i>Xiphopenaeus kroyeri</i>								2,16	0,66	4,63	0,33								
Hippidae				0,93	3,03	2,02	0,15												
Isopoda				3,27	0,41	7,07	0,50												
Cladocera				0,47	0,04	1,01	0,01												
Callianassidae				0,93	6,36	2,02	0,28												
<i>Callinectes</i> sp,				0,93	1,25	2,02	0,09	30,30	25,45	46,30	65,98								
<i>Arenaeus cribrarius</i>								1,73	3,17	3,70	0,46								
Stomatopoda								0,87	0,11	1,85	0,05								
POLYCHAETA	4,65		11,76	2,22	41,59	24,53	51,52	65,65				12,39	4,27	20,83	5,69				
CEPHACHORDATA																			
Anfioxo				7,48	16,77	11,11	5,19												
MOLLUSCA																			
<i>Loliguncula brevis</i>								0,87	0,61	1,85	0,07								
GASTROPODA												20,35	15,39	29,17	17,10				
BIVALVE												29,20	6,30	25,00	14,56				
SIPUNCULA								0,87	0,13	1,85	0,05	0,88	8,25	4,17	0,62				
ECHINODERMATA																			
Ophiuroidea												30,09	41,37	45,83	53,73				

Tabela 3 – Teste da ANOSIM pareada para as quatro espécies de raias estudadas na costa sul do Brasil.

Espécie x Espécie	Significância	
	Estatística	<i>p</i>
<i>Z. brevirostris</i> x <i>R. percellens</i>	0,435	0,001
<i>Z. brevirostris</i> x <i>R. agassizi</i>	0,408	0,001
<i>Z. brevirostris</i> x <i>R. bonasus</i>	0,311	0,001
<i>R. percellens</i> x <i>R. agassizi</i>	0,111	0,001
<i>R. percellens</i> x <i>R. bonasus</i>	0,423	0,001
<i>R. agassizi</i> x <i>R. bonasus</i>	0,660	0,001

Table 4 – Itens que contribuíram para a dissimilaridade entre os grupos (>10%).

Valores percentuais de dissimilaridade estão expressos em negrito na coluna dos subtítulos. Zb – *Z. brevirostris*, Rp – *R. percellens*, Ra – *R. agassizi* e Rb – *R. bonasus*.

	Zb x Rp (91%)	Zb x Ra (91%)	Rp x Ra (75%)	Zb x Rb (90%)	Rp x Rb (93%)	Ra x Rb (93%)
Peixes	22,7	21,9	30,7	--	23,1	22,5
Dendrobranchiata	--	24,9	29,9	--	--	24,4
Brachyura	22,7	--	27,6	--	22,2	--
Polychaeta	20,2	20,2	--	21,9	--	--
Caridea	20,8	19,5	--	20,4	--	--
Ophiuroidea	--	--	--	--	16,0	16,0
Gastropoda	--	--	--	--	10,0	10,0

Tabela 5 – Sobreposição alimentar usando o índice de Pianka para as quatro espécies de batóideos no sul do Brasil.

	<i>Z. brevisrostris</i>	<i>R. percellens</i>	<i>R. agassizi</i>	<i>R. bonasus</i>
<i>Z. brevisrostris</i>	1	0,049	0,049	0,351
<i>R. percellens</i>		1	0,469	0,061
<i>R. agassizi</i>			1	0,003
<i>R. bonasus</i>				1

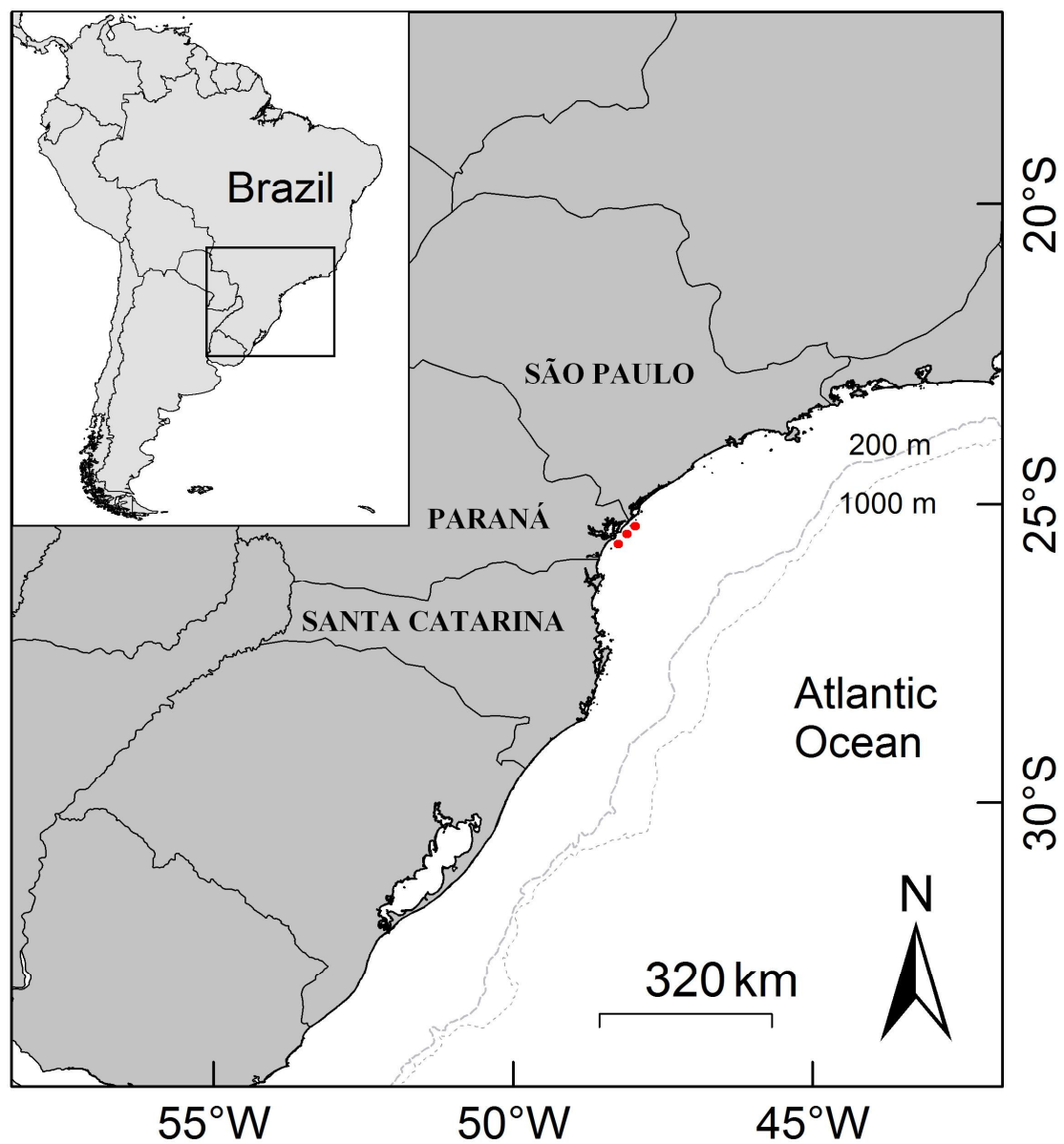


Fig. 1 – Costa central do estado do Paraná (pontos vermelho = área de coleta), sul do Brasil.

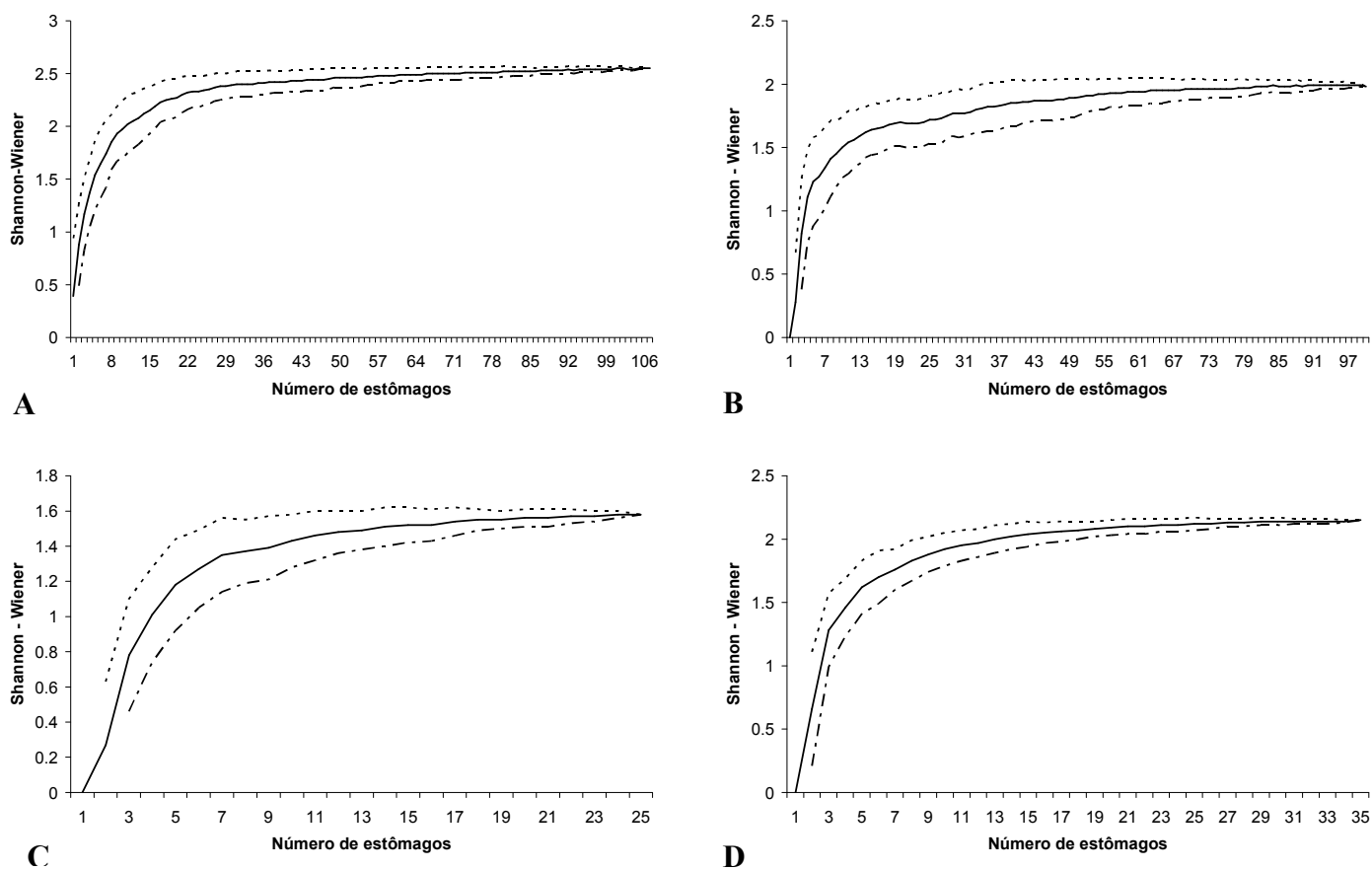


Fig. 2 – Média cumulativa (linha sólida) e desvio padrão (linhas pontilhadas) do índice de Shannon-Wiener para amostras das espécies de batóideos estudados no sul do Brasil: (A) *Rhinobatos percellens*, (B) *Zapteryx brevirostris*, (C) *Rhinoptera bonasus* and (D) *Rioraja agassizi*.

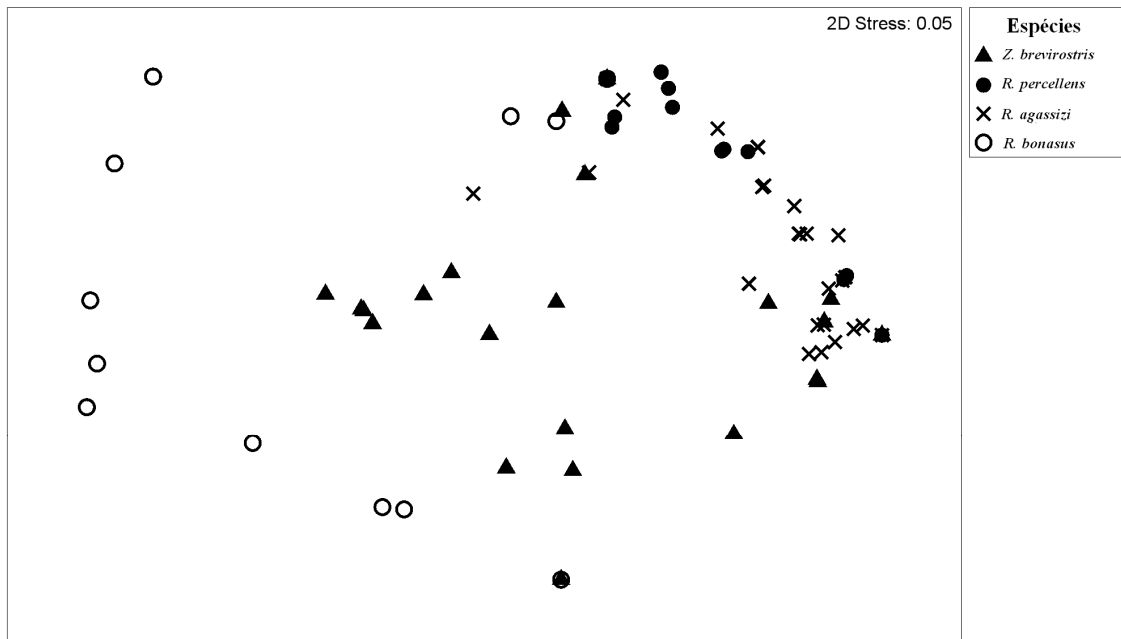


Fig. 3 – NMDS entre a alimentação das quatro espécies de batóideos capturadas no sul do Brasil.

CAPÍTULO 2

**ECOLOGIA ALIMENTAR E COMPARAÇÕES TRÓFICAS ENTRE SEIS
ESPÉCIES DE TUBARÕES EM UM ECOSSISTEMA COSTEIRO NO SUL DO
BRASIL**

Resumo

Tubarões ocupam posições de destaque na rede trófica e servem como importantes reguladores de níveis tróficos inferiores. Compreender o papel de uma espécie dentro de um ecossistema depende amplamente do conhecimento de suas relações tróficas. O presente estudo investigou a dieta de seis espécies de tubarões costeiros: *Sphyrna lewini*, *S. zygaena*, *Carcharhinus obscurus*, *C. limbatus*, *Rhizoprionodon lalandii* e *Galeocerdo cuvier* em uma região costeira subtropical do sul do Brasil. Cinco espécies de tubarões apresentaram hábito ictiófago, exceto *S. zygaena* que apresentou um hábito primariamente teutófago. *Galeocerdo cuvier* apresentou uma dieta generalista e as demais espécies mostraram tendência à especialização. Mudanças ontogenéticas foram observadas para *C. obscurus* e *S. lewini*, onde grandes indivíduos consumiram elasmobrânquios. Mudanças ontogenéticas também foram observadas para *R. lalandii*. Indícios de sobreposição alimentar foram encontrados entre *C. obscurus* e *S. lewini*, *C. obscurus* e *C. limbatus*, e *R. lalandii* e *C. limbatus*.

Palavras-chave: Carcharhinidae, Sphyrnidae, dieta, ontogenia, mesopredadores, predadores de topo.

Introdução

Atividades pesqueiras são conhecidas por causar grandes impactos sobre ecossistemas marinhos em todo mundo (Musick *et al.* 1993; Myers & Worm, 2005; Dulvy *et al.* 2008; Ferretti *et al.* 2010; Pauly *et al.* 2013). A sobrepesca é principalmente a maior ameaça (Jackson *et al.* 2001) e recentes estudos indicam que populações de grandes tubarões declinaram mais de 90% em algumas regiões (*e.g.* Myers *et al.* 2007), colocando-os dentro do grupo de espécies marinhas mais ameaçadas do planeta (Lucifora *et al.* 2011). Pouco compreendidos, no entanto, são as consequências ecológicas desses declínios (Heithaus *et al.* 2010).

Tubarões, geralmente, ocupam posições de destaque na cadeia trófica marinha (Cortés, 1999) e podem servir como reguladores importantes de níveis tróficos inferiores (Stevens *et al.* 2000; Heithaus *et al.* 2008; Ferretti *et al.* 2010). O controle *top-down* é importante para manter a saúde dos ecossistemas marinhos, sendo que reduções nas populações de predadores de topo podem desencadear cascatas tróficas, alterando a abundância de níveis tróficos inferiores (*e.g.* Myers *et al.* 2007; Ferretti *et al.* 2010). Por exemplo, uma hipótese sugere que a remoção de tubarões pode causar aumentos significativos na biomassa de elasmobrânquios menores, tartarugas marinhas, aves e peixes teleósteos (Heithaus *et al.* 2010).

Entender o papel ecológico de uma espécie dentro de um ecossistema depende amplamente da compreensão de suas relações tróficas (Braga *et al.* 2012). Por exemplo, dados alimentares de uma espécie podem fornecer informações para estudos relacionados à competição, transferência energética, partilhamento alimentar e dinâmicas dentro de uma rede trófica (*e.g.* Pimm, 2002; Navia *et al.* 2010). Métodos complexos precisam de informações básicas de dieta e alimentação, e são severamente afetados pela falta dessas informações (Braga *et al.* 2012). Através dessas informações

é possível entender as relações e posições tróficas de predadores dentro de uma teia trófica, sendo crucial para esclarecer a dinâmica e o papel que tubarões ocupam dentro de um determinado ecossistema (Lucifora *et al.* 2009; Heithaus *et al.* 2013).

O presente estudo traz informações sobre a dieta de seis espécies de tubarões costeiros: *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834), *S. zygaena* (Linnaeus, 1758), *Carcharhinus obscurus* (Lesueur, 1818), *C. limbatus* (Müller & Henle, 1839), *Rhizoprionodon lalandii* (Müller & Henle, 1839) e *Galeocerdo cuvier* (Péron & Lesueur, 1822) em um ecossistema costeiro sub-tropical no sul do Brasil. Em relação aos estudos sobre ecologia alimentar de peixes, o ecossistema marinho do Brasil pode ser considerado o menos estudado em todo mundo (Braga *et al.* 2012), sendo necessário grandes atenções já que apresenta uma costa com 8.500 km de extensão. Esse é o primeiro trabalho comparando a dieta entre seis espécies de tubarões costeiros ao longo da costa brasileira. Além disso, o sul do Brasil é considerado como um *hotspot* de riqueza de tubarões, diversidade funcional e endemismo (Lucifora *et al.* 2011).

Os objetivos desse estudo foram fornecer: (1) Informações quantitativas sobre a dieta das espécies, (2) verificar diferenças ontogenéticas e (3) comparar a dieta das seis espécies para verificar possíveis sobreposições alimentares. Foi verificada, também, a ocorrência de elasmobrânquios na dieta dos tubarões estudados, suportando a hipótese de que elasmobrânquios mesopredadores poderiam ser afetados caso houvesse colapso na população de seus predadores (Myers *et al.* 2007; Ferretti *et al.* 2010).

Material e Métodos

O estudo foi conduzido entre abril 2010 e março 2012 nas comunidades pesqueiras artesanais de Ipanema, Shangri-lá e Pontal do Sul, pertencentes ao município de Pontal do Paraná, e também na comunidade de Matinhos, todas pertencentes à costa

central do Paraná, sul do Brasil (Figura 1). As amostragens foram realizadas através dos desembarques pesqueiros, obtendo os exemplares provenientes das pescarias com redes de emalhe (malhas 7, 9, 11, 16, 18 e 45 cm entre nós-opostos). Apesar de distintas, as três comunidades operaram na mesma área de pesca, aproximadamente 20 km de distância da costa central do estado do Paraná e em profundidades de até 30 m. Informações adicionais de grandes tubarões também foram obtidas desde 2006 (ver Bornatowski *et al.* 2011).

Para cada indivíduo de *Sphyrna lewini*, *S. zygaena*, *Rhizoprionodon lalandii*, *Carcharhinus obscurus*, *C. limbatus* e *Galeocerdo cuvier* foi registrado o comprimento total (cm) e estágio de maturidade (neonato, juvenil e adulto). Os estômagos foram removidos, fixados em formalina 10% e posteriormente analisados em laboratório. Os itens alimentares foram separados, identificados até o nível taxonômico mais preciso possível, contados e pesados.

Para avaliar se o tamanho amostral foi suficiente para descrever a dieta dos tubarões (Ferry & Cailliet, 1996; Cortés, 1997), curvas cumulativas de presas foram geradas usando o software EstimateS (versão 7.5, Colwell, 2005). Esse programa computa curvas de rarefação através de uma variedade de estimadores de riqueza de espécies. Shannon-Wiener foi utilizado como medida para as curvas, pois trabalha com o número que cada presa contribuiu para cada estômago analisado. A amostra foi considerada suficiente quando as curvas alcançaram a assíntota visualmente (Magurran, 2004). Uma vez alcançada a assíntota, informações amostrais adicionais são desnecessárias para complementar a interpretação alimentar. A suficiência amostral não foi testada para as classes de tamanho em separado devido o baixo número de estômagos em cada classe.

Para verificar a importância dos itens para a dieta das espécies foi calculado o Índice de Importância Relativa dos itens (IRI; Pinkas et al. 1971):

$$IRI = (\%N + \%W) * \%FO,$$

onde %N é o percentual do número de presas em relação ao total do número de presas (Hyslop, 1980); %W é o percentual do peso de presas em relação ao peso total das presas; e %FO é o percentual de frequência de ocorrência de cada presa (Hyslop, 1980). Os valores de IRI foram estandardizados (%IRI) de acordo com Cortés (1997). Bicos de cefalópodes não foram utilizados nos cálculos de % em peso.

A amplitude de nicho trófico foi quantificada usando o índice de Levins' (B_i):

$$B_i = 1 / \sum p_j^2,$$

onde p_j é a fração do peso dos itens de cada categoria alimentar j ($\sum p_j = 1$) (Krebs, 1999). Valores foram padronizados (B_A) usando a equação $B_A = (B_i - 1) / (N - 1)$, onde N é o número de classes (Krebs, 1999). Os valores variam entre 0 e 1, sendo que baixos valores indicam dieta especialista, enquanto que altos valores indicam uma dieta generalista.

Sobreposição de nicho foi calculada usando o índice de Pianka:

$$O_{jk} = \frac{\sum_i^n P_{ij} P_{ik}}{\sqrt{\sum_i^n P_{ij}^2 \sum_i^n P_{ik}^2}},$$

onde O_{jk} é a sobreposição de nicho entre as espécies j e k ; e P_{ij} e P_{ik} é a proporção de predador j e k com presa i no estômago. Os cálculos foram realizados com software EcoSim, versão 7.72 (Gotelli & Entsminger, 2000). Sobreposição é geralmente considerada biologicamente significativa quando valores excedem 0,60 (Zares & Rand, 1971). A significância estatística dos resultados foi testada pela sobreposição dos valores observados à distribuição dos valores esperados baseados em

simulações dos modelos nulos. A distribuição desse modelo foi realizada com 1000 repetições pela aleatorização do algoritmo R3. Os valores observados (O_{jobs}) foram considerados estatisticamente diferentes, quando a distribuição dos valores nulos foram maiores ou menores que 95% dos índices simulados (O_{jsim}) (Gotelli & Graves, 1996).

O nível trófico para as quatro espécies foi calculado usando o índice TR (*trophic level index*) proposto por Cortés (1999):

$$TR = 1 + \left(\sum_{j=1}^n P_j * TR_j \right)$$

onde TR_j é o nível trófico de cada presas j e P_j é a proporção de cada presa na dieta baseada nos valores de %IRI. Os níveis tróficos das categorias de presas foram obtidos no trabalho de Cortés (1999).

Para testar as variações ontogenéticas, uma matriz de similaridade com os valores de contribuição de cada item foi gerada usando o coeficiente de similaridade de Bray-Curtis. Os dados foram analisados através dos métodos de análise de similaridade (ANOSIM) e percentual de similaridade (SIMPER) usando indivíduos como amostras e classes como fator (Clarke & Gorley, 2006). ANOSIM de um fator foi usado para testar a hipótese nula de que não há diferenças na composição das dietas entre classes de tamanho. Foram consideradas três classes de tamanho (neonato, juvenil e adulto), separados de acordo com o estágio de maturidade de cada espécie. Análises de SIMPER foram usadas para estimar o quanto que cada presa contribuiu para as diferenças ontogenéticas. As análises foram realizadas com o uso do software PRIMER v6 (Clarke & Gorley, 2006).

Resultados

De 638 estômagos analisados, 208 estavam vazios e 430 com conteúdo alimentar (Tabela I). As curvas de presas alcançaram a assíntota para as seis espécies, demonstrando que o número de indivíduos analisados foi suficiente para descrever a dieta geral para cada espécie (Fig. 2).

Dieta

Sphyrna lewini consumiu principalmente peixes teleósteos (69,9% IRI), seguido de lulas (16,6% IRI), crustáceos (8,2% IRI) e elasmobrânquios (6,3% IRI). Entre as presas mais importantes, destacaram-se os peixes da família Sciaenidae (*Paralichthys brasiliensis* (Steindachner, 1875) e *Micropogonias furnieri* (Desmarest, 1823)), Carangidae, Clupeidae (*Harengula clupeola* (Cuvier, 1829)) e Synodontidae (*Synodus foetens* (Linnaeus, 1766)) (Tabela II). A lula *Lolliguncula brevis* (Blainville, 1823) também foi considerada como um item importante na dieta de *S. lewini*. Entre os crustáceos, estiveram em destaque o camarão *Pleoticus muelleri* (Bate, 1888) e o siris azul *Callinectes* sp., no entanto foram pouco representativos no âmbito geral (Tabela II)

Diferenças ontogenéticas foram identificadas em *S. lewini* ($R_{\text{global}} = 0,186$; $p=0,001$). Análises de SIMPER indicaram uma média de dissimilaridade de 91% entre neonato vs. juvenil, 97% entre neonato vs. adulto e 86% entre juvenil vs. adulto. Peixes Sciaenidae (24,4%) e crustáceos (22,8%) foram as presas mais importantes para determinar as diferenças entre neonato e juvenil. Sciaenidae (26,3%), elasmobrânquios (23,6%), Carangidae (13,9%) e Paralichthyidae (11,4%) determinaram as diferenças entre juvenil e adulto. Elasmobrânquios (20,7%), crustáceos (20,3%), Sciaenidae (13,3%) e Carangidae (10,7%) determinaram as diferenças entre neonato e adulto.

De acordo com análises de SIMPER para *S. lewini*, camarões (72,9%), siris (10,7%) e peixes Synodontidae (10,4%) foram os mais importantes para a classe

neonato. Os peixes Sciaenidae (85,9%) e Carangidae (4,4%) e camarões (3,7%) foram os mais importantes para o grupo juvenil. Já para o grupo adulto, elasmobrânquios (64,1%), peixes Sciaenidae (22,1%), Carangidae (7,4%) e Paralichthyidae foram os itens que mais contribuíram (Tabela III).

Peixes teleósteos foi o item predominante na dieta de *C. obscurus* (79,2 IRI), seguido por elasmobrânquios (11,4%), lulas (7,9%) e tartaruga (1,4%) (Tabela II). Entre as presas mais importantes destacaram-se os peixes das famílias Sciaenidae (*Cynoscion* sp., *P. brasiliensis* e *M. furnieri*), Carangidae (*Oligoplites saliens* (Bloch, 1793) e *Chloroscombrus chrysurus* (Linnaeus, 1766)), Paralichthyidae (*Paralichthys* sp.) e Trichiuridae (*Trichiurus lepturus* Linnaeus, 1758). Raias da família Rajidae foram as mais importantes entre os elasmobrânquios e *Doryteuthis* sp. foi o cefalópode mais representativo (Tabela II).

Diferenças ontogenéticas foram registradas para *C. obscurus* (R global = 0,297; $p=0,001$) e de acordo com análises de SIMPER, uma dissimilaridade de 92% foi registrada entre juvenil vs. adulto e 93% entre neonato vs. adulto. Peixes Sciaenidae (36,4%), elasmobrânquios (24,2%) e Carangidae (11,8%) foram as presas que mais contribuíram para as diferenças entre juvenis e adultos. Os itens Sciaenidae (63,1%), elasmobrânquios (11,7%), Carangidae (14,7%) e Paralichthyidae (10,2%) contribuíram para as diferenças entre neonato e adulto

De acordo com as análises de SIMPER, peixes Sciaenidae contribuíram para a formação dos grupos neonato e juvenil (>90%) e elasmobrânquios (83,0%) e peixes Carangidae (16,0%) contribuíram para a formação do grupo adulto (Tabela III).

O tubarão galha-preta *C. limbatus* consumiu principalmente peixes teleósteos (92,6% IRI), posteriormente cefalópodes (3,6% IRI), elasmobrânquios (3,4% IRI) e crustáceos (0,8% IRI) (Tabela II). Os principais itens foram Sciaenidae (*Cynoscion* sp.,

Stellifer spp., *P. brasiliensis* e *Menticirrhus americanus* (Linnaeus, 1758)), seguido por Carangidae (*C. chrysurus*) e Trichiuridae (*T. lepturus*) (Tabela II). Diferenças ontogenéticas não foram registradas (R global = -0,02; $p=0,58$), porém apenas grandes indivíduos consumiram elasmobrânquios (Tabela III).

O cação-rola-rola, *R. lalandii*, também consumiu principalmente peixes teleósteos (96,8% IRI), posteriormente cefalópodes (2,7% IRI) e crustáceos (0,5% IRI) (Tabela II). Peixes Sciaenidae (*Cynoscion* sp., *Stellifer* spp. e *P. brasiliensis*) e Carangidae (*C. chrysurus*) foram os principais itens (Tabela II). Diferenças ontogenéticas foram encontradas (R global = 0,484; $p=0,001$), e análises de SIMPER indicaram uma média de dissimilaridade de 90% entre neonato vs. juvenil, 89% entre neonato vs. adulto e 88% entre juvenil vs. adulto. Peixes Sciaenidae (36,4%), crustáceos (26,6%), Clupeidae (18,1%) e cefalópodes (10,8%) foram as principais presas na diferenciação das dietas entre neonato e juvenil. Na diferença da dieta entre juvenil e adulto os responsáveis foram peixes Sciaenidae (63,1%), crustáceos (11,7%) e peixes Carangidae (11,2% IRI). Entre neonato e adulto os peixes Sciaenidae (72,9%) e Carangidae (13,2%) foram os que contribuíram para a diferença entre os dois grupos.

Análises de SIMPER mostraram que Sciaenidae (53,4%), Clupeidae (25,0%) e crustáceos (21,7%) contribuíram para a formação do grupo neonato. Crustáceos (52,3%), peixes Sciaenidae (23,6%) e Clupeidae (15,4%) contribuíram para a formação do grupo juvenil. Já para o grupo adulto os peixes Sciaenidae (94,5%) foram os principais responsáveis por essa formação (Tabela III).

Tubarões-tigre, *G. cuvier*, mostraram uma grande variedade de presas em sua alimentação (Tabela II). Peixes teleósteos foram os mais representativos (65,6% IRI), seguido por elasmobrânquios (23,3% IRI), aves (7,1% IRI), crustáceos (2,5% IRI) e cefalópodes (0,6% IRI). Peixes Sciaenidae, Carangidae, Balistidae, Ephippidae e

Tetraodontidae foram os principais itens, no entanto as raias *Rhinoptera* sp., *Dasyatis guttata* e aves também foram itens importantes na dieta de *G. cuvier* (Tabelas II).

Devido à ausência de classes de tamanho maiores, não foi possível avaliar possíveis diferenças ontogenéticas para essa espécie.

O tubarão-martelo-liso *S. zygaena* consumiu principalmente cefalópodes (61,4% IRI), seguido por teleósteos (38,6% IRI) (Tabela II). *Doryteuthis* sp. e *Lolliguncula brevis* foram os principais cefalópodes encontrados nos estômagos. Peixes Sciaenidae e Clupeidae foram os mais importantes entre os teleósteos (Tabela II). Devido à ausência de classes de tamanho maiores, não foi possível avaliar possíveis diferenças ontogenéticas para essa espécie.

Amplitude de nicho, nível trófico e sobreposição alimentar

Galeocerdo cuvier ($B_A = 0,72$) e *C. obscurus* ($B_A = 0,48$) apresentaram as maiores amplitudes de nicho trófico, enquanto que *C. limbatus* ($B_A = 0,31$), *S. lewini* ($B_A = 0,24$), *R. lalandii* ($B_A = 0,15$) e *S. zygaena* ($B_A = 0,10$) mostraram uma tendência a especialização em suas dietas. No entanto, apenas *G. cuvier* pode ser considerado como um predador mais generalista. Os níveis tróficos para todas as espécies foram acima de 4,0, ou seja, indicando elevadas posições na cadeia trófica marinha (Tabela IV).

Considerando todas as classes, altas e significantes sobreposições ($O_{jobs} > O_{jsim}$; $p < 0,05$) foram encontradas entre *R. lalandii* e *C. limbatus* (0,84), *S. lewini* e *C. obscurus* (0,69) e entre *C. limbatus* e *C. obscurus* (0,60) (Tabela V). Usando adultos de *R. lalandii* e apenas neonatos e juvenis para as demais cinco espécies (foi usado adultos de *R. lalandii* porque possuem o mesmo tamanho que os neonatos e juvenis das demais

espécies), foram encontradas altas e significantes sobreposições entre *C. limbatus* e *R. lalandii* (0,95), e entre *C. limbatus* e *C. obscurus* (0,63) (Tabela V). Altas e significantes diferenças entre adultos foram registradas entre *R. lalandii* e *C. limbatus* (0,99) e entre *S. lewini* e *C. obscurus* (0,95) (Tabela VI). Baixas e médias sobreposições e suas significâncias estão representadas nas Tabelas V e VI. Os valores usados para as sobreposições foram baseados nos menores níveis taxonômicos.

Discussão

O presente estudo demonstrou que as espécies de tubarões alimentaram-se de uma ampla variedade de peixes teleósteos e crustáceos, bem como elasmobrânquios e cefalópodes. As presas consumidas por cada espécie e também as variações ontogenéticas, foram consistentes com o encontrado por outros estudos com *S. lewini* (Bush, 2003; Bruyn *et al.* 2005, Torres-Roja *et al.* 2010), *C. obscurus* (Smale 1991; Geslechter *et al.* 1999; Simpfendorfer *et al.* 2001; Dudley & Cliff, 2005; Rogers *et al.* 2012), *C. limbatus* (Castro, 1996; Hoffmayer & Parsons, 2003; Barry *et al.* 2008; Tavares, 2008), *R. lalandii* (Lima *et al.* 2000; Bornatowski *et al.* 2012a), *G. cuvier* (Randall, 1992; Simpfendorfer, 1992; Lowe *et al.* 1996; Heithaus, 2001; Simpfendorfer *et al.* 2001; Bornatowski *et al.* 2012b,c) e *S. zygaena* (Smale, 1991; Cortés, 1997; Smale & Cliff, 1998; Bornatowski *et al.* 2007b; Rogers *et al.* 2012).

O elevado número de famílias de peixes (29) consumidas pelos tubarões no presente estudo, provavelmente seja reflexo da riqueza de habitat e fauna presente na região costeira do sul do Brasil (Santos, 2006; Robert, 2008; Bornatowski *et al.* 2009). Além da sua riqueza natural no ambiente, a abundância relativa de uma presa particular na dieta de um tubarão pode estar relacionada à sua abundância na região, probabilidade de escape, forrageamento ou interação entre as espécies (Wetherbee & Cortés, 2004;

Heithaus, 2004). Os principais teleósteos encontrados na dieta das seis espécies de tubarões (*C. crissurus*, *P. corvaeniformis*, *I. parvipinnis*, *P. brasiliensis*, *M. americanus*, *Stellifer* spp., *T. lepturus*, *Cynoscion* spp., e Paralicthyidae) estão entre os mais abundantes na costa paranaense (Santos, 2006; Robert, 2008). As lulas *L. brevis* e *Doryteuthis* sp., que também foram presas importantes nas dietas dos tubarões, também são muito comuns ao longo da costa sul do Brasil (Zaleski, 2010). Portanto, a abundância de presas pode ser um fator determinante na dieta dos tubarões no presente estudo. Em outra perspectiva, a teoria de seleção de presas prediz que consumidores não têm preferência sobre presas que estão disponíveis em baixa abundância (Werner & Hall, 1974; Krebs *et al.* 1977; Wetterer, 1989). Apenas se houver uma alta taxa de encontro com presas lucrativas (cenário de abundância de presas), os consumidores tendem a demonstrar maior utilização de recursos alimentares. Portanto, o fato de que tubarões na costa paranaense não apresentam um tipo de preferência alimentar, ou seja, consomem as presas mais abundantes, sugere que as populações de presas podem estar densidades diferentes, corroborando com o declínio dos estoques pesqueiros (Jackson *et al.* 2001). Nesse cenário, predadores precisam consumir as presas mais disponíveis no meio para suprir suas demandas energéticas (Krebs *et al.* 1977).

Em várias espécies de tubarões, o crescimento resulta em alterações na velocidade de natação, tamanho da boca, demandas energéticas, experiência na manipulação das presas, bem como a seleção de hábitat e vulnerabilidade à predação (Wetherbee & Cortés, 2004; Lucifora *et al.* 2009). Como resultado, as dietas tendem a mudar como o crescimento do predador e indivíduos de grande porte podem consumir grandes presas sem fazer restrições a uso de hábitat, tendo acesso a uma gama maior de presas (Werner & Hall, 1988; Wetherbee & Cortes, 2004; Heithaus, 2004). Portanto, a ocorrência de elasmobrânquios na dieta de grandes tubarões (*S. lewini*, *C. obscurus*, *C.*

limbatus e *G. cuvier*) no presente estudo, pode estar relacionado ao seu tamanho corporal. Outra explicação plausível é relacionada à teoria de forrageamento ótimo (MacArthur & Pianka, 1966). Elasmobrânquios, por apresentarem tamanhos superiores do que maiorias das outras presas (e.g. teleósteos e cefalópodes) podem proporcionar uma maior contribuição energética para seus predadores (Werner & Hall, 1978). Dessa forma, pode ser energeticamente inviável investir em presas pequenas sem um suprimento energético viável (Werner & Hall, 1978; Barbini *et al.* 2011).

Predação e sobreposição alimentar são importantes elementos que influenciam na estrutura da comunidade e no nicho fundamental dos indivíduos (Krebs, 2001). A ocorrência de diferentes espécies em uma mesma área pode aumentar a probabilidade de sobreposição no consumo de recursos (Simpfendorfer & Milward, 1993; Bethea *et al.* 2004; Heupel *et al.* 2007; Heithaus *et al.* 2013). A sobreposição alimentar, no entanto, pode ser reduzida por ocupação de hábitat em diferentes períodos ou partilhamento dos recursos (Simpfendorfer & Milward, 1993; Bethea *et al.* 2004; Papastamatiou *et al.* 2006). Apesar dos resultados do presente estudo indicarem sobreposição alimentar entre *C. obscurus* e *C. limbatus*, *C. limbatus* e *R. lalandii*, e também entre *C. obscurus* e *S. lewini*, estudos futuros são necessários para examinar as hipóteses de que essas espécies segregam espacialmente ou temporalmente. Portanto, os dados de sobreposição alimentar somente permitem afirmar que as espécies consumam os mesmos recursos e/ou partilhem dos mesmos (Colwell & Futuyma, 1971).

Os níveis tróficos (> 4,0) registrados no presente estudo confirmam a elevada posição dos tubarões na cadeia trófica. Mesmo que *R. lalandii* ainda apresente valores de nível trófico acima de 4,0, essa espécie é predada por grandes tubarões, portando sendo considerada como mesopredador. Grandes tubarões como predadores de topo podem influenciar níveis tróficos inferiores através dos efeitos diretos e indiretos

(Stevens *et al.* 2000; Myers *et al.* 2007; Heithaus *et al.* 2008; Navia *et al.* 2010). Nesse sentido, a redução de predadores de topo pode resultar em mudanças nas comunidades através dos efeitos *top-down* (Ferretti *et al.* 2010; Heithaus *et al.* 2010). Portanto, para determinar a real influência de grandes tubarões em redes tróficas sub-tropicais não é necessário apenas conhecer a dieta e relações tróficas, mas sim os status das populações de elasmobrânquios e outros componentes marinhos.

Compreender quantitativamente a ecologia alimentar dessas seis espécies de tubarões é fundamental para a construção de redes tróficas complexas (Navia *et al.* 2010) e modelos ecossistêmicos (Stevens *et al.* 2000; Kitchell *et al.* 2002), no intuito de avaliar a função que cada espécie desempenha dentro do ecossistema, além de prever possíveis mudanças através da pressão pesqueira (Stevens *et al.* 2000). Além disso, estudos de ecologia alimentar são importantes não apenas para checar a frequência relativa de uma presa particular na dieta de um tubarão, mas principalmente para revelar a importância da espécie como um elo entre os níveis superiores e inferiores da cadeia trófica. Então, a regulação de níveis inferiores da rede nem sempre está relacionado a predação direta de uma ou mais presas específicas (efeitos diretos). Nesse caso, compreender os efeitos indiretos (*i.e.* cascata trófica, competições, efeitos de risco) é crucial para um entendimento completo de toda transferência energética através de uma rede trófica (Stevens *et al.* 2000; Navia *et al.* 2010).

Referências

Barry, K.P., Condrey, R.E., Driggers III, W.B., & Jones, C.M. (2008). Feeding ecology and growth of neonate and juvenile blacktip sharks *Carcharhinus limbatus* in the Timbalier–Terrebone Bay complex, LA, U.S.A. *Journal of Fish Biology* **73**, 650-662.

- Barbini, S.A., Scenna, L.B., Figueroa, D.E., Cousseau, M.B., & Díaz de Astarloa, J.M. (2010). Feeding habits of the Magellan skate: effects of sex, maturity stages and body size on diet. *Hydrobiologia* **641**, 275–286.
- Bornatowski, H., Robert, M.C., & Costa, L. (2007a). Dados sobre a alimentação de jovens de tubarão-tigre, *Galeocerdo cuvier* (Péron & Lesueur) (Elasmobranchii, Carcharhinidae), do sul do Brasil. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* **2**, 10-13.
- Bornatowski, H., Costa, L., Robert, M. C., & Pina, J. V. (2007b). Hábitos alimentares de tubarões martelo jovens, *Sphyrna zygaena* (Carcharhiniformes: Sphyrnidae), no litoral sul do Brasil. *Biota Neotropica* **7(1)**, <http://www.biotaneotropica.org.br/v7n1/pt/abstract?shortcommunication+bn00907012007>.
- Bornatowski, H., Abilhoa, V., & Charvet-Almeida, P. (2009), Elasmobranchs of the Paraná Coast, southern Brazil, south-western Atlantic. *Marine Biodiversity Records* **2**, e158.
- Bornatowski, H., Vitule, J.R.S. Abilhoa, V., & Corrêa, M.F.M. (2011). Unconventional fishing for large sharks in the State of Paraná, southern Brazil: a note of concern. *Journal of Applied Ichthyology* **27**, 1108-1111.
- Bornatowski, H., Heithaus, M.R., Abilhoa, V., & Corrêa, M.F.M. (2012a). Feeding of the Brazilian sharpnose shark *Rhizoprionodon lalandii* (Müller & Henle, 1839) from southern Brazil. *Journal of Applied Ichthyology* **28**, 623-627.
- Bornatowski, H., Wedekin, L.L., Heithaus, M.R., Marcondes, M.C.C., & Rossi-Santos, M.R. (2012b). Shark scavenging and predation on cetaceans at Abrolhos Bank, eastern Brazil. *Journal of Marine Biological Association of UK* **92**: 1767-1772.

- Bornatowski, H., Heithaus, M.R., Batista C.M.P., & Mascarenhas, R. (2012c). Shark scavenging and predation on sea turtles in northeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* **33**, 495-502.
- Bethea, D.M., Buckel, J.A., & Carlson, J.K. (2004). Foraging ecology of the early life stages of four sympatric shark species. *Marine Ecology Progress Series* **268**, 245-264.
- Bush, A. (2003). Diet and diel feeding periodicity of juvenile scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini*, in Kane'ohe Bay, Oahu, Hawaii. *Environmental Biology of Fishes* **67**, 1–11.
- Braga, R.R., Bornatowski, H., & Vitule, J.R.S. (2012). Feeding ecology of fishes: an overview of worldwide publications. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **22**, 915-929.
- Bruyn, P., Dudley, S.F.J., Cliff, G., & Smale, M.J. (2005). Sharks caught in the protective gill nets off KwaZulu-Natal, South Africa. 11. The scalloped hammerhead shark *Sphyrna lewini* (Griffith and Smith). *African Journal of Marine Science* **27(3)**, 517-528.
- Castro, J. I. (1996). The biology of the blacktip shark, *Carcharhinus limbatus*, off the southeastern United States. *Bulletin of Marine Science* **59(3)**, 508-522.
- Clarke, K.R., & Gorley, R.N. (2006). PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth.
- Colwell, R.K., & Futuyma, D.J. (1971). On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* **52(4)**, 567–576.
- Colwell, R.K. (2005). EstimateS version 7.5: Statistical estimation of species richness and shared species from samples.

- Cortés, E. (1997). A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**, 726–738.
- Cortés, E. (1999). Standardized diet composition and trophic levels of sharks. *ICES Journal of Marine Science* **56**, 707–717.
- Dudley, S.F.J., Cliff, G., Zungu, M.P., & Smale, M. J. (2005). Sharks caught in the protective gill nets of KwaZulu-Natal, South Africa. 10. The dusky shark *Carcharhinus obscurus* (Lesueur 1818). *South African Journal of Marine Sciences* **27**, 107–127.
- Dulvy, N.K., Baum, J.K., Clarke, S., Compagno, L.J.V., Cortés, E., Domingo, A., *et al.* (2008). You can swim but you can't hide: the global status and conservation of oceanic pelagic sharks and rays. *Aquatic Conservation* **18**, 459–482.
- Ferretti, F., Worm, B., Britten, G.L., Heithaus, M.R., & Lotze, H.K. (2010). Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean. *Ecology Letters* **13**, 1055–1071.
- Gotelli, N. J., & Graves, G. R. (1996). *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Gotelli, N. J., & Entsminger, G. L. (2002). *EcoSim: null models software for ecology*. Version 7.
- Heithaus, M. R. (2001). The biology of tiger sharks, *Galeocerdo cuvier*, in Shark Bay, Western Australia: sex ratio, size distribution, diet, and seasonal changes in catch rates. *Environmental Biology of Fishes* **61**, 25– 36.
- Heithaus, M.R. (2004). Predator-Prey Interactions. In *Biology of Sharks and Their Relatives*, (Carrier, J.C., Musick, J.A. & Heithaus, M.R., eds), pp. 487-521. Boca Raton, FL: CRC Press.

- Heithaus, M.R., Frid, A., Wirsing, A.J., & Worm, B. (2008). Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends in Ecology and Evolution* **23**(4), 202-210. 2008.
- Heithaus, M.R., Frid, A., Vaudo, J.J., Worm, B., and Wirsing, A.J. 2010. Unraveling the ecological importance of elasmobranchs. In *Biology of Sharks and Their Relatives II*, (Carrier, J.C., Musick, J.A. & Heithaus, M.R., eds), pp. 611-637. Boca Raton, FL: CRC Press.
- Heithaus, M.R., Vaudo, J.J, Kreicker, S., Layman, C.A., *et al.* (2013). Apparent resource partitioning and trophic structure of large-bodied marine predators in a relatively pristine seagrass ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* **481**, 225-237.
- Hoffmayer, E.R., & Parsons, G.R. (2003). Food habits of three shark species from the Mississippi sound in the northern Gulf of Mexico. *Southern Naturalist* **2**(2), 271-280.
- Lima, G.H.L., Daros, F.A., Mazzoleni, R., & Hostim-Silva, M. (2000). Aspectos da alimentação natural do cação-frango *Rhizoprionodon lalandii* (Valenciennes, 1841) (Elasmobranchii, Carcharhinidae) no município de Barra Velha, Santa Catarina. *Notas Técnicas FACIMAR* **4**, 91–96.
- Hyslop, E.J. (1980). Stomach contents analysis: a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* **17**, 411-429.
- Jackson, J.B.C., Kirby, M.X., Berger, W.H., Bjorndal, K.A., Botsford, L.W., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R., Erlandson, J., Estes, J.A., *et al.* (2001). Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* **293**, 629–638.

- Kitchell, J.F., Essington, T.E., Boggs, C.H., Schindler, D.E., & Walters, C.J. (2002). The role of sharks and longline fisheries in a pelagic ecosystem of the Central Pacific. *Ecosystems*, **5**, 202–216.
- Tavares, R. (2008). Occurrence, Diet and Growth of Juvenile Blacktip Sharks, *Carcharhinus limbatus*, from Los Roques Archipelago National Park, Venezuela. *Caribbean Journal of Science* **44**, 291-302.
- Krebs, J. R., Erichsen, J. T., & Webber, M. I. (1977). Optimal prey selection in the great tit (*Parus major*). *Animal Behaviour* **25**, 30-38.
- Krebs, C. J. (1999). *Ecological Methodology*. Menlo Park, CA: Addison Wesley.
- Krebs, C.J. (2001). *Ecology*. Benjamin Cummings, San Francisco, CA.
- Lowe, C. J., Wetherbee, B. M., Crow, G. L., & Tester, A. L. (1996). Ontogenetic dietary shifts and feeding behaviour of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, in Hawaiian waters. *Environmental Biology of Fishes* **47**, 203–211.
- Lucifora, L.O., Garcia, V.B., Menni, R.C., Escalante, A.G., & Hozbor, N.M. (2009). Effects of body size, age and maturity stage on diet in a large shark: ecological and applied implications. *Ecological Research* **24**, 109–118.
- Lucifora, L. O., García, V. B., & Worm, B. (2011). Global diversity hotspots and conservation priorities for sharks. *PLoS ONE* **6**, doi:10.1371/journal.pone.0019356
- MacArthur, R. H., & Pianka, E. R. (1996). On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist* **100**, 603-609.
- Magurran, A. E. (2004). *Measuring biological diversity*. Oxford: Blackwell Publishing.
- Musick, J.A., Branstetter, S., & Colvocoresses, J.A. (1993). Trends in shark abundance 1974-1991 for the Chesapeake Bight of the US Mid-Atlantic coast. *NOAA Technical Report NMFS* **115**, 1-18.

- Myers, R.A., & Worm, B. (2005). Extinction, survival or recovery of large predatory fishes. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London B* **360**, 13–20.
- Myers, R.A., Baum, J.K., Shepherd, T.D., Powers, S.P., & Peterson, C.H. (2007). Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science* **315**, 1846–1850.
- Navia, A.F., Cortés, E., & Mejía-Falla, P.A. (2010). Topological analysis of the ecological importance of elasmobranch fishes: A food web study on the Gulf of Tortugas, Colombia. *Ecological Modelling* **221**, 2918-2926.
- Papastamatiou, Y. P., Wetherbee, B. M., Lowe, C. G., & Crow, G. L. (2006). Distribution and diet of four species of carcharhinid shark in the Hawaiian Islands: evidence for resource partitioning and competitive exclusion. *Marine Ecology Progress Series* **320**, 239–251.
- Pauly, D., Hilborn, R., & Branch, T.A. (2013). Fisheries: Does catch reflect abundance? *Nature* **494**, 303-306.
- Pimm, S.L. (2002). Food Webs. The University of Chicago Press, Chicago.
- Pinkas, L., Oliphant, M.S., & Iverson, I.L.K. (1971). Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters. *California Fisheries Game, Fishery Bulletin*.
- Randall, J.E. (1992). Review of the biology of the tiger shark (*Galeocerdo cuvier*). *Australian Journal of Marine Freshwater Research* **43**, 21–31.
- Robert, M.C. (2008). Variações nos procedimentos de pesca associadas às flutuações sazonais na disponibilidade do recurso ictiofaunístico costeiro na região limítrofe Paraná/Santa Catarina: um estudo de caso na comunidade de Barra do Saí (Itapoá, SC). PhD Thesis, Universidade Federal do Paraná, Brasil.
- Rogers, P. J., Huveneers, C., Page, B., Hamer, D. J., Goldsworthy, S. D., Mitchell, J. G., & Seuront, L. (2012). A quantitative comparison of the diets of sympatric pelagic

- sharks in gulf and shelf ecosystems off southern Australia. *ICES Journal of Marine Science* **69**, 1382–1393.
- Santos, C. (2006). Comunidade de peixes demersais e ciclo reprodutivo de quatro espécies da família Sciaenidae na plataforma interna entre Superagui e Praia de Leste, PR. Máster dissertation, Universidade Federal do Paraná.
- Simpfendorfer, C.A. (1992). Biology of tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*) caught by the Queensland Shark Meshing Program off Townsville, Australia. *Australina Journal of Marine Freshwater Research* **43**, 33–43.
- Simpfendorfer, C.A., & Milward, N.E. (1993). Utilization of a tropical bay as a nursery area by sharks of the families Carcharhinidae and Sphyrnidae. *Environmental Biology of Fishes* **37**, 337-345.
- Simpfendorfer, C., Goodreid, A. B., & McAuley, R. B. (2001). Size, sex and geographic variation in the diet of the tiger sharks, *Galeocerdo cuvier*, from Western Australian waters. *Envinromental Biology of Fishes* **61**, 37-46.
- Smale, M. J. (1991). Occurrence and feeding of three shark species, *Charcharhinus brachyurus*, *C. obscurus* and *Sphyrna zygaena*, on the Eastern Cape Coast of South Africa. *South African Journal of Marine Science* **11**, 31–42.
- Smale, M. J., & Cliff, G. (1998). Cephalopod in the diets of four shark species (*Galeocerdo cuvier*, *Sphyrna lewini*, *S. zygaena* and *S. mokarran*) from KwaZulu-Natal, South Africa. *South African Journal of Marine Science* **20**, 241-253.
- Stevens, J. D., Bonfil, R., Dulvy, N. K., & Walker, P. A. (2000). The effects of fishing on sharks, rays, and chimeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science* **57**, 476–494.

- Torres-Rojas, Y.E., Hernández-Herrera, A., Galván-Magña, F., and Alatorre-Rodriguez, V.G. 2011. content analysis of juvenile, scalloped hammerhead shark *Sphyrna lewini* captured off the coast of Mazatlán, Mexico. *Aquatic Ecology* **44**, 301-308.
- Wetherbee, B.M., & Cortés, E. (2004). Food consumption and feeding habits. In *Biology of sharks and their relatives* (Musick, J.A., Carrier, J.C. & Heithaus, M.R., eds), pp. 223-244. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Wetterer, J. K. (1989) Mechanisms of prey choice by planktivorous fish: perceptual constraints and rules of thumb. *Animal Behaviour* **37**, 955-967.
- Werner, E.E., & Hall, D.J. (1974) Optimal foraging and the size selection of prey by the Bluegill Sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology* **55**, 1042 – 1052.
- Werner, E.E., & Hall, D.J. (1988). Ontogenetic habitat shifts in bluegill: the foraging rate predation risk trade-off. *Ecology* **69**, 1352–1366.
- Zaleski, T. (2010). Ciclo de vida e ecologia da lula *Lolliguncula brevis* na armação de Itapocoroy, Santa Catarina, Bras. PhD Thesis, Universidade Federal do Paraná.
- Zares, T.M., & Rand, A.S. (1971). Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology* **52**, 336-342.

Tabela I – Número total de estômagos, com conteúdo, das seis espécies de tubarões separados por classes de tamanho capturadas na costa paranaense, sul do Brasil.

Espécies	Neonatos	Juvenis	Adultos	Total	Varição de tamanho (cm)	Tamanho total médio (cm) ± desvio padrão
<i>S. lewini</i>	32	77	14	123	42,8 – 250,0	78,2 ± 49,1
<i>C. obscurus</i>	7	20	9	36	70,0 – 320,0	155,5 ± 47,9
<i>C. limbatus</i>	23	12	13	48	58,0 – 240,0	103,6 ± 60,2
<i>R. lalandii</i>	15	30	79	124	31,0 – 75,0	58,7 ± 10,6
<i>G. cuvier</i>	0	22	0	22	70,0 – 210,0	137,5 ± 47,9
<i>S. zygaena</i>	0	77	0	77	67,1 – 185,0	93,5 ± 25,3

Elasmobranchii																									
Familia Rajidae*	2,1	13,5	3,3	4,0	3,2	14,3	5,4	5,1	0,9	3,7	2,1	0,4													
<i>Rhizoprionodon</i> sp.	1,0	5,9	1,6	0,9	2,2	4,5	5,4	1,9																	
<i>Rhinoptera</i> sp.									0,9	30,1	2,1	2,9					4,1	13,1	9,5	9,4					
<i>Dasyatis guttata</i>																	2,0	22,5	4,8	6,8					
Carcharhinidae - restos																	2,0	11,4	4,8	3,7					
<i>Sphyrna lewini</i>																	2,0	10,4	4,8	3,4					
Elasmobranchii - restos	1,0	9,7	1,6	1,4	2,2	13,2	5,4	4,4																	
Cephalopode																									
<i>Lolliguncula brevis</i>	11,8	0,5	17,1	16,6	1,1	0,0	2,7	0,2						5,9	0,5	10,4	2,6	2,0	0,1	4,8	0,6	6,1	1,0	10,4	2,2
<i>Doryteuthis</i> sp.					8,6	0,4	16,2	7,8	6,0	0,8	10,4	3,3	1,4	0,3	1,6	0,1						39,8	13,7	37,7	59,1
<i>Illex argentinus</i>																						0,6	4,8	1,3	0,2
Reptil																									
<i>Chelonia mydas</i>					1,1	8,7	2,7	1,4																	
Aves*																									
																	6,1	2,6	14,3	7,2					

* Itens não foram identificados até o menor nível taxonômico possível.

Tabela III – Contribuição de SIMPER para itens alimentares (combinado por famílias em vários grupos sistemáticos) em três classes de tubarões. N – neonato, J – juvenil, and A – adulto.

Itens	<i>C. obscurus</i>			<i>C. limbatus</i>			<i>R. lalandii</i>			<i>S. lewini</i>		
	N	J	A	N	J	A	N	J	A	N	J	A
Sciaenidae	92,3	99,7	0,7	87,2	97,5	76,6	53,4	23,6	94,5		86,0	22,1
Engraulidae		0,3		0,9	0,1			5,5		2,7		
Carangidae	4,4		16,0	7,7		5,9			5,3		4,4	7,4
Trichiuridae					2,4	8,0						
Paralichthyidae	3,2										0,6	6,3
Ephippidae			0,3									
Mulidae		<0,01										
Pomadasydae				2,6		1,5						
Haemulidae				1,1		0,2					3,0	
Balistidae				0,3							0,7	
Clupeidae						3,9	25,0	15,4	0,2			
Gerreidae									0,1			
Synodontidae										10,4	0,6	
Elasmobranchii			83,0			3,8					0,1	64,1
Cephalopoda	0,1			0,2		0,2		3,2	0,0	3,3	1,0	
Crustacea				0,1			21,7	52,3		83,6	3,6	
n estômagos	7	20	9	23	12	13	15	30	79	32	77	14

Tabela IV – Composição trófica em valores percentuais baseadas nos valores de IRI%.

Valores para as seis espécies de tubarões capturadas na costa do Paraná, sul do Brasil.

Ceph – Cephalopoda, Crust – Crustacea, Elasmobranchii – Elasmobranchii, TL – Nível trófico.

Valores de níveis tróficos (parênteses) foram obtidos de Cortés (1999).

	Peixe (3.2)	Ceph (3.2)	Crust (2.5)	Elasmo (3.6)	Aves (3.8)	Reptil (2.4)	TL
<i>G. cuvier</i>	0,62	0,03	0,09	0,23	0,07	0,00	4,4
<i>S. zygaena</i>	0,39	0,61	0,00	0,00	0,00	0,00	4,2
<i>S. lewini</i>	0,69	0,08	0,17	0,06	0,00	0,00	4,2
<i>R. lalandii</i>	0,97	<0,01	0,03	0,00	0,00	0,00	4,2
<i>C. limbatus</i>	0,93	0,03	0,01	0,03	0,00	0,00	4,3
<i>C. obscurus</i>	0,79	0,08	0,00	0,11	0,00	0,05	4,3

Tabela V – Sobreposição alimentar de seis espécies de tubarões, considerando todas as classes juntas (neonatos, juvenis e adultos), capturadas na costa do Paraná, sul do Brasil.

* Valores significantes ($O_{\text{jobs}} > O_{\text{jsim}}$; $p < 0.05$) de acordo com os modelos nulos para cada sobreposição avaliada.

	<i>R. lalandii</i>	<i>S. lewini</i>	<i>S. zygaena</i>	<i>C. limbatus</i>	<i>C. obscurus</i>	<i>G. cuvier</i>
<i>R. lalandii</i>	-					
<i>S. lewini</i>	0,29	-				
<i>S. zygaena</i>	0,06	0,24*	-			
<i>C. limbatus</i>	0,84*	0,30	0,15	-		
<i>C. obscurus</i>	0,52*	0,69*	0,46*	0,60*	-	
<i>G. cuvier</i>	0,32	0,26	0,10	0,39*	0,40	-

Tabela VI– Sobreposição alimentar de seis espécies de tubarões capturadas na costa do Paraná, sul do Brasil. Células em branco correspondem a neonatos + juvenis, e as células em cinza correspondem aos adultos. * Valores significantes ($O_{jobs} > O_{jsim}$; $p < 0.05$) de acordo com os modelos nulos para cada sobreposição avaliada.

	<i>R. lalandii</i>	<i>S. lewini</i>	<i>S. zygaena</i>	<i>C. limbatus</i>	<i>C. obscurus</i>	<i>G. cuvier</i>
<i>R. lalandii</i>	1	0,32*	-	0,99*	0,01*	-
<i>S. lewini</i>	0,25*	1	-	0,37	0,93*	-
<i>S. zygaena</i>	0,09*	0,45*	1	-	-	-
<i>C. limbatus</i>	0,95*	0,19	0,07	1	0,06*	-
<i>C. obscurus</i>	0,47*	0,25*	0,14*	0,63*	1	-
<i>G. cuvier</i>	0,11	0,04	0,02	0,12*	0,15	1

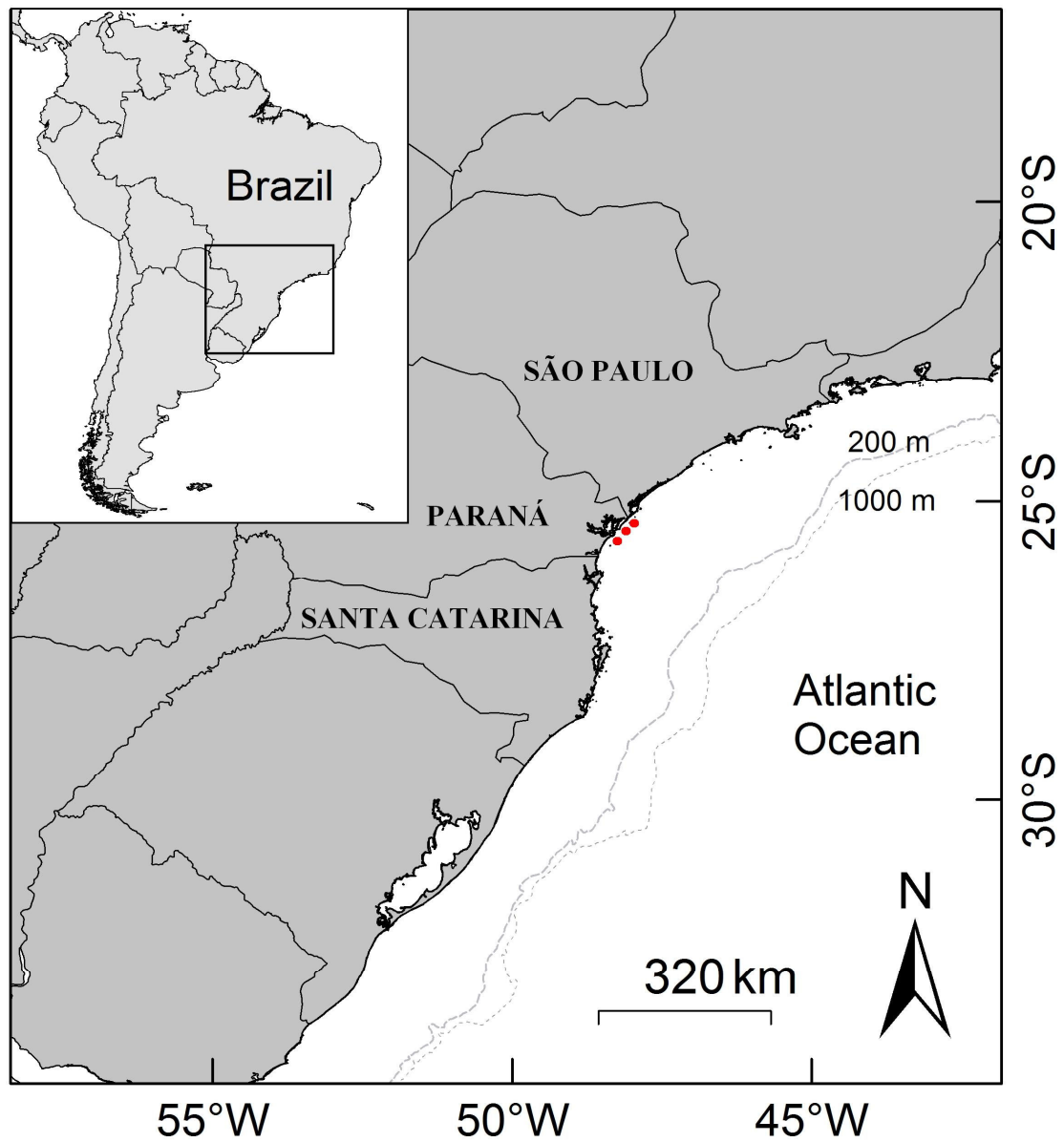


Fig. 1 – Costa central do estado do Paraná (pontos vermelho = área de coleta), sul do Brasil.

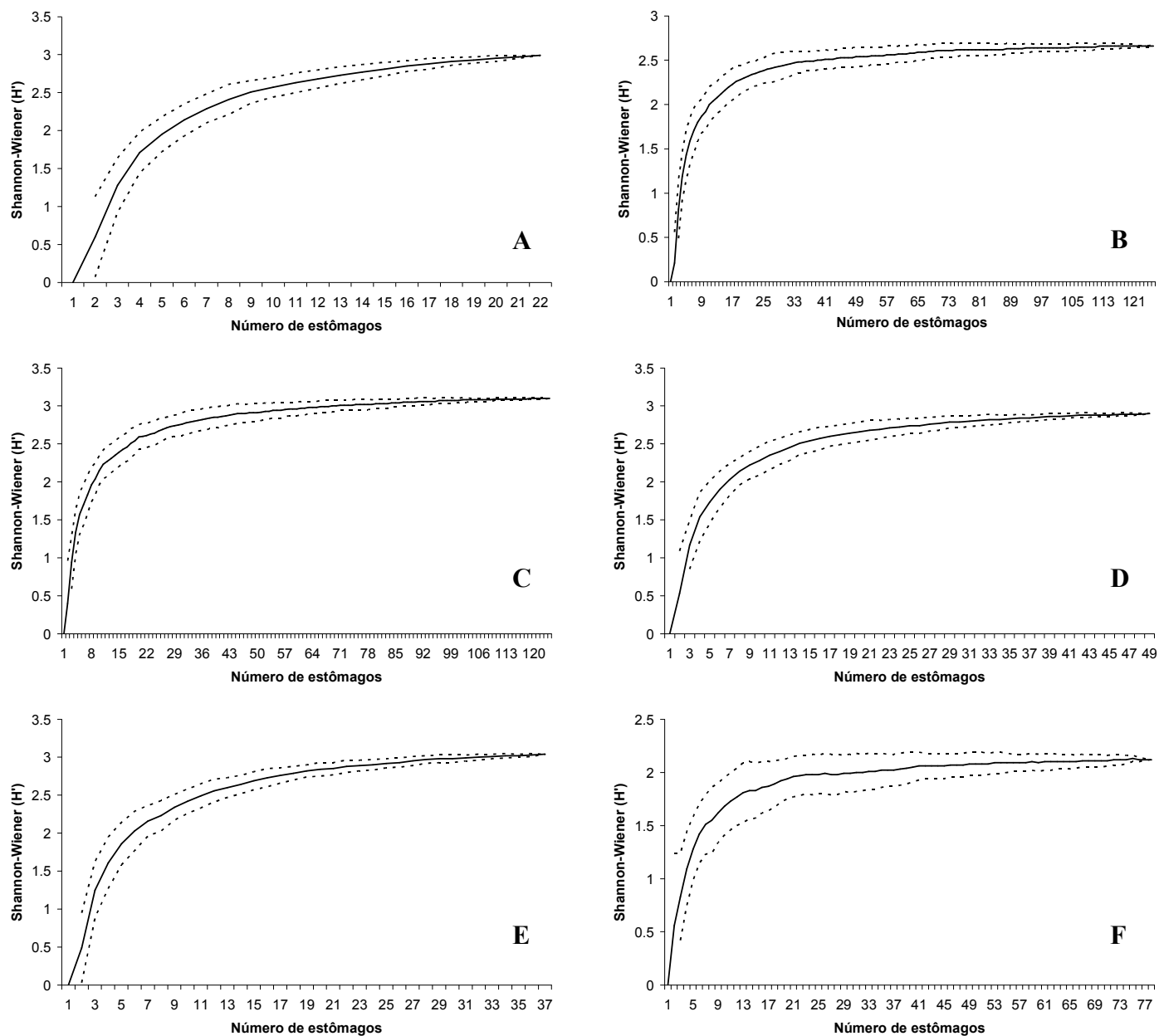


Fig. 2 – Média cumulativa (linha sólida) e desvio padrão (linhas pontilhadas) do índice de diversidade de Shannon-Wiener para amostras das seis espécies de tubarões estudadas na costa do estado do Paraná, sul do Brasil: (A) *Galeocerdo cuvier*, (B) *Rhizoprionodon lalandii*, (C) *Sphyrna lewini*, (D) *Carcharhinus limbatus*, (E) *Carcharhinus obscurus* and (F) *Sphyrna zygaena*.

CAPÍTULO 3

**IMPORTÂNCIA ECOLÓGICA DE TUBARÕES E RAIAS EM UMA REDE
TRÓFICA ESTRUTURAL NO SUL DO BRASIL**

Resumo

Compreender as interações e posições tróficas das espécies dentro de um contexto de rede é crucial para entender a dinâmica das comunidades marinhas e os impactos que os componentes possuem nos compartimentos. Estudos recentes indicam que tubarões e raias são elementos importantes dentro das redes tróficas. No presente estudo foi utilizada uma análise topológica para avaliar a importância de tubarões e raias costeiros em um ecossistema subtropical no sul do Brasil. Foram testadas as hipóteses de que alguns elasmobrânquios são considerados como elementos chave dentro da rede, e que grandes tubarões possuem grande importância topológica (atuando como *keystone species*), dessa forma, com a exclusão de grandes predadores, mesopredadores ocupariam posições de destaque. Os resultados mostraram que *Galeocerdo cuvier*, *Carcharhinus obscurus*, *Carcharias taurus*, *Sphyrna lewini* e *S. zygaena* são espécies com grande função ecológica e podem exercer poderosos efeitos para níveis inferiores. Essas questões precisam ser consideradas para estratégias de conservação e gestão pesqueiras, visto que a integridade do ecossistema pode ser comprometida se houver redução de grandes tubarões. *Carcharhinus obscurus*, *Sphyrna zygaena* e *Zapteryx brevirostris* foram os elasmobrânquios com maiores valores de centralidade e podem, dessa forma, ser considerados como elementos chave na estrutura topológica.

Palavras-chave: Elasmobrânquios, *keystone species*, predadores de topo, mesopredadores, importância ecológica.

Introdução

Compreender o papel ecológico de uma espécie dentro de um ecossistema depende amplamente do conhecimento de suas relações tróficas (Pimm, 2002; Montoya *et al.*, 2006; Braga *et al.*, 2012). Entender essas relações e a posição de uma espécie em uma rede é um passo crucial para esclarecer a dinâmica das comunidades e os impactos que cada componente exerce (*i.e.* species) sobre os demais compartimentos (*e.g.* nível trófico) (Lucifora *et al.*, 2009; Heithaus *et al.*, 2013). A falha em reconhecer a importância dos efeitos, tanto diretos quanto indiretos, pode resultar em lacunas na compreensão sobre as causas e consequências dos distúrbios em redes tróficas (Montoya *et al.*, 2005).

Os efeitos de mudanças em um ou mais componentes dentro de uma rede podem ser propagar tão intensamente através do sistema, resultando em alterações na abundância da rede e/ou conectividade de outras espécies (Paine, 1969; Soulé *et al.*, 1988; Baum and Worm, 2009; Heithaus *et al.*, 2008; Dunne, 2009). Extinções locais podem ocasionar extinções secundárias, ou de outra forma, influenciar consideravelmente as populações coexistentes, através de efeitos na rede trófica (Pimm and Lawton, 1980). Um exemplo são cascatas tróficas, onde através da redução da população de um predador influenciará na abundância relativa das populações de presas através de efeitos diretos (predação direta) e efeitos indiretos (exploração do mesmo recurso, efeitos de risco). Esse processo ocorre quando a população de grandes predadores declina, resultando no aumento das populações de elementos intermediários na cadeia (chamados “mesopredadores”, ver Ritchie and Johnson, 2009), consequentemente levando à redução nas populações de presas intermediárias (Paine 1969; Soulé *et al.*, 1988; Terborgh and Winter, 1980; Heithaus *et al.*, 2008). Porém, aumento na população de mesopredadores foi inicialmente documentada no Hemisfério

Norte ou em outras regiões de baixa diversidade. Poucos são os estudos apontando esses efeitos em regiões tropicais e/ou subtropicais (Navia *et al.*, 2012).

Estudos recentes sugerem que tubarões e raias são elementos importantes dentro de um contexto trófico, e que reduções populacionais desses elasmobrânquios levariam a cascatas tróficas através dos efeitos *top-down* (*e.g.* Stevens *et al.* 2000; Myers *et al.* 2007; Ferretti *et al.* 2010). No entanto, a regulação dos níveis tróficos inferiores nem sempre está relacionado à predação direta de uma ou mais presas específicas (efeitos diretos). Dessa forma, compreender os efeitos indiretos dentro de uma rede trófica se torna fundamental para compreender completamente toda a dinâmica de fluxo energético desse contexto (Stevens *et al.*, 2000; Navia *et al.*, 2010).

Um meio para analisar redes tróficas e determinar a importância dos efeitos indiretos é usar um método estrutural para avaliar a posição de uma espécie e identificar quais desempenham papéis chaves no ecossistema (Jordan and Scheuring, 2002; Dambacher *et al.*, 2010; Navia *et al.*, 2010). Seguindo essa abordagem, foi usada uma análise de importância topológica de tubarões e raias em um ecossistema sub-tropical no sul do Brasil. Devido a dinâmica populacionais e ecossistêmica (*e.g.* resposta funcional, dependência da densidade, comprimento e peso dos organismos), o método aplicado nesse estudo é estático, porém, proporciona uma visão realística sobre a importância dos elasmobrânquios em redes tróficas. Nós testamos a hipótese de que tubarões e raias são considerados como elementos chave dentro da rede trófica. Para isso, foram respondidas duas questões principais: I) Tubarões e raias são componentes importantes dentro da rede estudada, sendo que reduções em suas populações poderiam acarretar em distúrbios das conexões na rede? II) Grandes tubarões, ditos como predadores de topo, possuem importância topológica (atuando como espécies chave), então, quando excluídos, os mesopredadores ocupariam as posições de destaque?

Materiais e Métodos

Dados e rede trófica

Uma matriz entre predador-presa foi construída a partir da análise de conteúdos estomacais do sul do Brasil. Para construir essa matriz foram obtidas informações de 820 conteúdos estomacais de 15 espécies de elasmobrânquios (ver anexo 4), provenientes da pesca artesanal das comunidades de Ipanema, Shangri-lá e Pontal do Sul, pertencentes ao município de Pontal do Paraná, e também da comunidade do município de Matinhos, sul do Brasil (Fig. 1), entre abril 2010 e março 2012. As amostragens foram realizadas através dos desembarques pesqueiros, obtendo os exemplares provenientes das pescarias com redes de emalhe (malhas 7, 9, 11, 16, 18 e 45 cm entre nós-opostos). Apesar de distintas, as quatro comunidades operaram na mesma área de pesca, aproximadamente 20 km de distância da costa central do estado do Paraná e em profundidades de até 30 m. Informações adicionais sobre outros componentes (dados adicionais para elasmobrânquios, teleósteos, répteis, aves e invertebrados) foram obtidos através de literatura cinza (dissertações e teses – disponíveis na internet) e artigos publicados entre 1980 e 2013. Para acesso das informações bibliográficas foi utilizado a base de dados do Google Scholar, usando os nomes das espécies foco mais palavras-chave: “feeding”, “diet”, “alimentação”, “Paraná” e “Brasil”. Informações de 23.027 estômagos foram compiladas da literatura para 132 predadores, correspondendo a 10 elasmobrânquios, uma categoria de Ave, um réptil, 56 teleósteos e 64 invertebrados (apêndice 4). Na ausência dos dados de dieta da região estudada, informações de ecossistemas similares (*e.g.* costa de São Paulo, Santa Catarina e Rio Grande do Sul) foram utilizadas para completar a matriz. Para construir a rede trófica, informações dos estômagos foram selecionadas até o nível taxonômico

mais preciso, quando possível. Quando essa informação não estava disponível, dados de gênero, famílias ou ordens foram utilizados.

Construção da Rede trófica

A partir dessas informações foi construída uma matriz quadrática de presença-ausência (“quem come quem”) na dieta do predador, onde linhas representam a espécie de predador e colunas representam as espécies de presa. O número “1” na entrada a_{ij} representa que o predador na linha i preda sobre a espécie da coluna j (Dunne *et al.*, 2002a; Abarca-Arenas *et al.*, 2007; Gaichas and Francis, 2008; Navia *et al.*, 2010, 2012). Para as análises da rede foi utilizado o software NetDraw 2.075 (Borgatti, 2002) para visualizar a matriz trófica. Foram também calculadas a densidade ($D=S/L$) e conectância ($C=L/(S)^2$) da rede, onde S é o número de espécies e L é o número de links (Martinez, 1992); essas medidas são usadas para caracterizar redes tróficas (Dunne, 2009). Canibalismo foi considerado nos cálculos de conectância porque algumas espécies de tubarões apresentam essa característica.

Análises Topológicas

Foi usado o índice de grau de nó “*node degree*” (D_i) como sugerido por vários autores (Jordán, 2001; Jordán and Sheuring, 2002; Jordán *et al.*, 2006; Abarca-Arenas *et al.*, 2007; Navia *et al.*, 2010). O grau de nó (D_i) leva em conta o número de nós conectados diretamente ao nó i . O grau de nó i (D_i) é a soma de suas presas (*in-degree*, $D_{in,i}$) e de seus predadores (*out-degree*, $D_{out,i}$): $D_i=D_{in,i}+D_{out,i}$. Esse índice foi computado com auxílio do software NetDraw (Borgatti, 2002).

Depois de calcular o grau de nó (D_i) para todos os índices da rede, foram aplicados índices de centralidade para medir quais nós contribuem mais rapidamente para a propagação dos efeitos da rede. O índice de intermediação “*Betweenness Centrality*” (BC) quantifica quantas vezes o nó i é o caminho mais curto entre cada par de nós j e k ; esse índice foi computado usando o software NetDraw (Borgatti, 2002). O índice padronizado para o nó i (BC_i) é dado por:

$$BC_i = \frac{2 \times \sum_{j \leq k} g_{jk}(i) / g_{jk}}{(N-1)(N-2)}$$

onde $i \neq j$ e k , g_{jk} é o número de passos mais curtos e iguais entre os nós j e k , e $g_{jk}(i)$ é o número desses passos nos quais o nó i é incidente (g_{jk} poderia ser igual a um). O denominador é duas vezes o número de pares de nós sem o nó i . Esse índice mede o quanto é central um nó em sentido de ser incidente em muitos dos passos curtos na rede. Se o BC_i é grande para o grupo tráfico i , indica que a perda desse nó poderia afetar de maneira rápida e esse efeitos se dispersaria amplamente pela rede.

O segundo índice de centralidade usado foi de proximidade “*Closeness Centrality*” (CC), no qual se baseia no princípio de proximidade e serve para quantificar o quanto são curtos os passos mínimos de um nó para outros nós (Wassermann and Faust, 1994). Esse índice também foi calculado usando o software NetDraw (Borgatti, 2002). Sua padronização na forma CC_i é expressa como:

$$CC_i = \frac{N-1}{\sum_{j=1}^N d_{ij}}$$

onde $i \neq j$, d_{ij} é a longitude dos passos mais curtos entre os nós i e j na rede. Esse índice mede o quão próximo está um nó dos demais. O menor valor de CC_i permite observar qual grupo tráfico que ao ser eliminado afetaria a maioria dos outros grupos.

Índice de espécies-chave – Keystone index

O índice de espécie-chave “*Keystone Index*” é usado para caracterizar a importância de uma espécie dentro de um ecossistema de acordo com sua posição trófica, também conhecida como índice de importância topológica. Enquanto os índices anteriores são baseados somente nas ligações topológicas entre os nós, o índice de espécie-chave considera informações adicionais, incluindo a relação predador-presa. Esse índice é um método proposto por Jordán (2001) e Jordán *et al.* (2006):

$$K_j = \sum_{c=1}^n \frac{1}{d_c} (1 + K_{bc}) + \sum_{e=1}^m \frac{1}{f_e} (1 + K_{te})$$

onde n é o número de predadores da espécie j , d_c é o número de presas desse predador c^{th} e K_{bc} é o índice de importância de baixo para cima (*bottom-up*) do predador c^{th} .

Simetricamente m é o número de presas da espécie i , f_e é o número de predadores da presa e^{th} e K_{te} é o índice da presa de importância de cima para baixo (*top-down*) da presa e^{th} . Para o nó i , a primeira soma quantifica os efeitos de baixo para cima (K_{bu}), enquanto que a segunda o faz com os efeitos de cima para baixo (K_{td}).

Os produtos que contém os valores de K ($\sum K_{bc}/d_c + \sum K_{te}/f_e$) referem-se aos efeitos indiretos (K_{ind}) e aqueles que não contém K ($\sum 1/d_c + \sum 1/f_e$) aos efeitos diretos (K_{dir}). As somas desses valores de efeitos ($K_{bu} + K_{td}$) e ($K_{ind} + K_{dir}$) é igual a K_i :

$$K_i = K_{bu,i} + K_{td,i} = K_{dir,i} + K_{ind,i}$$

Esse índice além de proporcionar informações sobre o número de conexões entre nós, informa também sobre como esses vizinhos estão conectados um ao outro ecologicamente (Jordán *et al.*, 2006), enfatizando nas interações verticais sobre interações horizontais (*e.g.* cascata trófica *vs.* competição aparente). Assim mesmo,

caracteriza a importância posicional, separando efeitos diretos e indiretos, assim como efeitos *bottom-up* e *top-down* da rede trófica (Jordán, 2001).

Esse índice K traz o número de espécies susceptíveis a extinções secundárias depois de remoção de espécies particulares em uma rede trófica (Jordán, 2001, 2005; Quince *et al.*, 2005). Assim, quanto maior o valor de K um componente apresentar, maior a probabilidade dele provocar extinções adicionais caso seja perdido (Jordán and Scheruring, 2002). O índice de espécies-chave foi computado usando o software FLKS 1,1 (Jordán, 2005; disponibilizado por Ferenc Jordán), o qual é designado para caracterizar a importância da posição vertical em redes tróficas.

Para responder as duas questões do presente estudo, avaliou-se a importância estrutural dos tubarões considerados predadores de topo (*C. obscurus*, *C. limbatus*, *C. taurus*, *G. cuvier*, *S. lewini* e *S. zygaena*) na rede trófica, usando todos os cálculos de índices com e sem essas espécies.

Resultados

Um total de 139 espécies foi considerado, resultando em uma matriz com 139 nós e 837 interações. Espécies de elasmobrânquido consideradas como “predadores de topo” foram - *Carcharhinus obscurus*, *C. limbatus*, *Carcharias taurus*, *Sphyrna lewini*, *S. zygaena* e *Galeocerdo cuvier*; e “mesopredadores” - *Squatina guggenheim*, *Rhizoprionodon lalandii*, *R. porosus*, *Mustelus schmitti*, *Zapteryx brevirostris*, *Rhinobatos percellens*, *Dasyatis guttata*, *Narcine brasiliensis*, *Rioraja agassizi*, *Rhinoptera* spp. (*R. bonasus* + *R. brasiliensis*) e *Myliobatis goodei*. A densidade da rede foi $D=0,18$, com conectividade de $C=0,043$.

Resultados com predadores de topo

Baseados no grau de nó (D_i), Polychaeta foi o nó com maior valor (38), seguido por Portunidae (37), *Trichiurus lepturus* e Amphipoda (34), *Paralanchurus brasiliensis* (32), *Carcharhinus obscurus* e *Doryteuthis* sp. (30). Outros elasmobrânquios também mostraram altos valores de grau de nó: *Z. brevirostris* (27), Rajidae (24), *Sphyrna lewini* (23), *Galeocerdo cuvier* e *S. zygaena* (22), *Squatina guggenheim* e *Carcharias taurus* (21), *C. limbatus* (20), *Rhizoprionodon lalandii* e *Mustelus schmitti* (19) (Figura 2, Tabela 1).

De acordo com o índice de centralidade, seis espécies de elasmobrânquios estiveram entre os 20 maiores valores (ver Tabela 1). A raia-viola *Zapteryx brevirostris* apresentou o maior valor de índice de intermediação “*Betweenness Index*” (BC_i), seguido por *Paralichthys* sp., Polychaeta e Portunidae (Tabela 1). O tubarão-cabeça-redonda, *C. obscurus*, o tubarão-martelo-liso, *S. zygaena*, e o cação-anjo, *S. guggenheim*, estiveram entre os 20 maiores valores, nas 5°, 6° e 16° posições respectivamente. O resto dos componentes que ocuparam as demais posições foram teleósteos e/ou invertebrados.

Carcharhinus obscurus foi o elasmobrânquio com o menor valor de índice de proximidade *Closeness Centrality* (CC_i), no entanto, Portunidae, Polychaeta, *T. lepturus*, Amphipoda e *P. brasiliensis* apresentaram os menores valores. Outros cinco elasmobrânquios estiveram entre os 20 primeiros componentes com maiores valores: *S. guggenheim*, *C. taurus*, *Z. brevirostris*, *S. zygaena* e *M. schmitti*, aparecendo nas 12°, 15°, 17°, 18° e 19° posições respectivamente (Tabela 1). Espécies com alto valor de proximidade (CC_i) são consideradas componentes que, caso ocorra suas remoções, afetarão a maioria dos outros grupos.

Cinco tubarões, *G. cuvier*, *C. obscurus*, *C. taurus*, *S. lewini* e *S. zygaena*, apresentaram altos valores de índice de importância topológica (K_i), sendo considerados como espécies chave na rede, desempenhando poderosos efeitos *top-down* (Tabela 2). Outro grande predador, o tubarão-galha-preta, *C. limbatus*, apareceu na décima posição em importância. Cinco outras espécies de elasmobrânquios, consideradas como mesopredadores, estiveram entre as 20 principais espécies com elevados valores de K_i (Tabela 2). Além do forte controle *top-down* exercido por grandes tubarões supracitados, Bivalve e Macroalgas apresentaram grandes valores de K_i e importantes valores de *bottom-up* (Tabela 2).

Os efeitos indiretos de *G. cuvier*, *C. obscurus*, *C. taurus*, *S. lewini* e *S. zygaena* foram muito superiores aos de efeitos diretos. Portanto, reduções desses tubarões podem levar a extinções secundárias na rede trófica estudada através dos efeitos *top-down* (Tabela 2). Elasmobrânquios mesopredadores também apresentaram altos valores de K_i , que, no entanto, foram inferiores aos dos outros componentes (*i.e.* Bivalve, Aves, Macroalgas, *T. lepturus*) (ver Tabela 2).

Resultados sem predadores de topo

Quando grandes tubarões (predadores de topo) foram excluídos das análises, poucas mudanças foram observadas nos índices de centralidade. Polychaeta continuou com o maior valor de grau de nó (37), seguido por Amphipoda (34) e Portunidae (32). A raia-viola *Z. brevirostris* manteve o mesmo valor de grau de nó (27). Da mesma forma, *Z. brevirostris* ainda manteve o maior valor de intermediação “*Betweenness Centrality*” (BC_i). Por outro lado, *S. guggenheim* subiu para a 13^o posição (Tabela 1). De acordo com o índice de proximidade “*Closeness Centrality*” (CC_i), somente dois elasmobrânquios estiveram entre os 20 maiores valores, *S. guggenheim* e *Z. brevirostris*

nas 8^o e 13^o posições respectivamente. As posições restantes ainda foram ocupadas por peixes teleósteos e invertebrados, com pequenas modificações, mas não em composição.

Por outro lado, após a eliminação de grandes predadores do sistema, a importância topológica foi drasticamente alterada. Dois elasmobrânquios mesopredadores ocuparam as duas primeiras posições, sendo eles *S. guggenheim* e *R. lalandii* (Tabela 2). Essas duas espécies também apresentaram os maiores valores de *top-down*. Esses resultados suportam a hipótese de que após a eliminação de predadores de topo (*C. obscurus*, *C. limbatus*, *C. taurus*, *G. cuvier*, *S. lewini* e *S. zygaena*), mesopredadores podem desempenhar um papel estrutural importante em teia trófica sub-tropical. Além disso, Aves, *T. lepturus*, *Paralichthys* sp. e *Scomberomorus brasiliensis* agora ocuparam os maiores valores de K_i (controle *top-down*) (Tabela 2).

Discussão

Redes tróficas estruturais permitem identificar relações tróficas sem agrupar as espécies em grandes grupos taxonômicos (e.g. “tubarão” ou “raia”), como é comum em análises de balanço de massas (e.g. Kitchell *et al.*, 2002; Sánchez *et al.*, 2005; Freire *et al.*, 2008). Isso permite avaliar os efeitos diretos e indiretos entre componentes em diferentes níveis (Jordán, 2001; Jordán *et al.*, 2008; Navia *et al.*, 2010). O presente estudo representa uma primeira tentativa para identificar as relações estruturais de elasmobrânquios em um ecossistema subtropical, usando um método topológico. Redes tróficas estruturais mostram padrões relativamente constantes em ambientes similares (Dunne, 2009), e os resultados de densidade e conectância do presente trabalho são consistentes com outras redes tróficas marinhas (Dunne *et al.*, 2002b; Gaichas and

Francis, 2008; Navia, 2013), sugerindo que essa teia trófica tem uma alta complexidade estrutural ($C \approx 0.03$) (Dunne *et al.*, 2002b). Portanto, o presente estudo serve como referência para futuras comparações de importâncias ecológicas e controles ecossistêmicos entre ambientes sub-tropicais.

A raia-viola, *Z. brevirostris*, foi o principal componente em ambos os cenários (com e sem predadores) de acordo com o índice de intermediação (BC_i). Esses resultados indicam que esse elasmobrânquio desempenha um papel central na propagação dos efeitos na teia trófica estudada. Esse resultado contrasta com Navia *et al.* (2010), que não encontrou elevados valores de BC para elasmobrânquios na costa do Pacífico, uma região tropical com alta riqueza de espécies. Ao invés disso, Navia *et al.* (2010) sugerem que camarões, braquiúros e estomatópodes apresentam maiores valores de BC e maior importância estrutural do que elasmobrânquios. Além disso, no presente estudo, grandes tubarões como *C. obscurus* e *S. zygaena*, podem também ser considerados como elementos centrais importantes, como resultado das análises estruturais. No entanto, eles não possuem os mais altos valores de índice BC_i no sistema. Assim, as espécies dos níveis tróficos médios parecem controlar a propagação de efeitos tróficos na rede trófica sub-tropical.

De acordo com o índice de proximidade (CC_i), seis elasmobrânquios estiveram entre as 20 primeiras posições. No entanto, o elasmobrânquio com maior valor ficou em 6º lugar. Quando excluídos os predadores de topo do sistema, somente dois elasmobrânquios permaneceram entre os 20 primeiros e o melhor classificado caiu para a oitava posição. Invertebrados parecem apresentar maior importância estrutural do que elasmobrânquios, similar ao encontrado por Navia *et al.* (2010) e Navia (2013) na costa do Pacífico. Elasmobrânquios, assim como invertebrados, estão mais próximos a várias espécies na rede trófica. Como predadores oportunistas e com amplo espectro trófico

(Wetherbee *et al.*, 2012), eles estão naturalmente ligados a uma ampla variedade de presas.

Vários estudos têm mostrado que a perda de grandes tubarões causa mudanças em níveis intermediários no ecossistema (*e.g.* Stevens *et al.*, 2000; Myers *et al.*, 2007). Regiões marinhas tropicais, por outro lado, são conhecidas por alta riqueza de espécies (*e.g.* Floeter and Gasparini, 2000; Jouyex *et al.*, 2001; Heithaus *et al.*, 2010). Essa alta riqueza leva a uma alta complexidade estrutural das redes tróficas e elevada redundância topológica, sugerindo que as relações tróficas podem ser facilmente reajustadas se um ou mais componentes forem perdidos (*e.g.* Dunne *et al.*, 2002a, 2004; Frank *et al.*, 2007; Navia *et al.*, 2012; Navia, 2013). Porém, os valores de índices de intermediação (BC_i) no presente estudo, mostraram que algumas espécies de tubarões e raias (*e.g.* *Z. brevirostris*, *C. obscurus*, *S. zygaena*) podem agir como elementos com alta importância estrutural dentro do ecossistema, servindo como importantes links entre compartimentos dentro da rede. Esse resultado destaca a importância do controle *top-down* na estruturação de redes tróficas marinhas, como observados em ecossistemas temperados (*e.g.* Estes *et al.*, 1998; Frank *et al.*, 2007), e permite avaliar que tubarões e raias são componentes importantes na estrutura de redes subtropicais.

Como proposto por alguns autores, tubarões são elementos chave no controle *top-down* de ecossistemas marinhos (Heithaus *et al.*, 2008). Essa conjuntura é suportada pelo presente estudo, onde cinco espécies de tubarões *G. cuvier*, *C. obscurus*, *C. taurus*, *S. zygaena* e *S. lewini*, apresentaram os maiores valores de K_i , sugerindo que essas espécies controlam níveis inferiores na cadeia trófica através de predação (efeitos diretos). No entanto, suas maiores contribuições ocorrem através dos efeitos indiretos. Esses dados destacam a importância de grandes tubarões no controle absoluto de vários níveis dentro do sistema. Stevens *et al.* (2000) propuseram que as maiores respostas na

exclusão de grandes tubarões nem sempre estão associadas aos seus efeitos diretos (consumo direto de uma ou mais presas) e que é necessário compreender os efeitos indiretos em uma rede trófica. Os resultados do presente estudo indicam que reduções nas populações de tubarões podem levar a mudanças em outros níveis tróficos da rede através dos efeitos indiretos (ver valores na Tabela 2), como já registrado em ambiente tropical (Navia *et al.*, 2010; Navia, 2013) e temperado (Coll *et al.*, 2013).

A hipótese da “liberação de mesopredadores” para elasmobrânquios (ver Myers *et al.*, 2007; Ritchie and Johnson, 2009) pode ser aplicado no contexto estrutural para a costa do Brasil, ao contrário do sistema tropical na costa do Pacífico (Navia *et al.*, 2010). Quando predadores de topo foram excluídos das análises, dois tubarões mesopredadores ocuparam as primeiras posições da rede e apresentaram os maiores valores de K (Tabela 3). Esse resultado sugere que, nesse sistema, elasmobrânquios mesopredadores podem ganhar importância estrutural se as populações de grandes tubarões declinarem. Esse resultado difere de Navia (2013), o qual sugere que a elasmobrânquios mesopredadores não ganham importância com a exclusão de predadores de topo em ecossistemas tropicais devido a alta riqueza de espécies. Em redes tróficas com alta diversidade, existe uma maior chance de que outros componentes ocupem a posição do predador excluído, dessa forma limitando os efeitos sobre a população de presas. Em sistemas de baixa densidade, a exclusão de uma simples espécie pode levar a significativas mudanças por causa do pequeno lote de espécies capazes de substituir as espécies perdidas. Nesse sentido, o presente estudo fornece evidências adicionais de que a latitude e riqueza de espécies determinam a estrutura das teias tróficas, como sugerido por outros autores (Frank *et al.*, 2007; Navia *et al.*, 2012).

Apesar da hipótese de que pequenos elasmobrânquios possam responder relativamente rápido com a redução de seus predadores, a taxa de mortalidade de predação pode ser compensada pela pressão pesqueira sobre populações de mesopredadores (Bornatowski *et al.*, 2012). Por exemplo, o cação-rola-rola, *R. lalandii*, espécie que subiu em importância com a exclusão dos predadores de topo, tem um alto potencial de recuperação populacional (Stevens *et al.*, 2000; Lessa *et al.*, 2009). No entanto, essa espécie é um importante recurso comercial para comunidades pesqueiras costeiras, representando cerca de 60% do total de tubarões desembarcados por pescarias de baixa escala no sudeste e sul do Brasil (Motta *et al.*, 2005; Andrade *et al.*, 2008; Bornatowski *et al.*, 2012). O cação-anjo, *S. guggenheim*, outra espécie que subiu em importância com a exclusão dos predadores, vive até 12 anos, com primeira maturidade aos quatro anos (Vooren and Klippel, 2005). Porém, por causa de sua baixa fecundidade e crescimento lento, a população de cação-anjo declinou 87% entre 1980 e 2000 (Vooren and Klippel, 2005). Portanto, estudos sobre os efeitos da perda de predadores precisam ser complementados com informações pesqueiras e também como a pesca está afetando as populações de mesopredadores.

Referências

- Abarca-Arenas, L.G., Franco-López, J., Peterson, M.S., Brown-Peterson, N.J., and Valero-Pacheco, E. 2007. Sociometric analysis of the role of penaeids in the continental shelf food web off Veracruz, Mexico based on by-catch. *Fisheries Research*, 87: 46–57.
- Andrade, A.C., Silva-Junior, L.C., and Vianna, M. 2008. Reproductive biology and population variables of the Brazilian sharpnose shark *Rhizoprionodon lalandii*

(Müller and Henle, 1839) captured in coastal waters of south-eastern Brazil.

Journal of Fish Biology, 72: 473–484.

Baum, J.K., and Worm, B. 2009. Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances. *Journal of Animal Ecology*, 78: 699-714.

Borgatti, S.P. 2002. NetDraw: Graph Visualization Software. Analytic Technologies, Harvard.

Bornatowski, H., Vitule, J.R.S. Abilhoa, V., and Corrêa, M.F.M. 2011. Unconventional fishing for large sharks in the State of Paraná, southern Brazil: a note of concern. *Journal of Applied Ichthyology*, 27: 1108-1111.

Bornatowski, H., Heithaus, M.R., Abilhoa, V., and Corrêa, M.F.M. 2012. Feeding of the Brazilian sharpnose shark *Rhizoprionodon lalandii* (Müller and Henle, 1839) from southern Brazil. *Journal of Applied Ichthyology*, 28: 623-627.

Braga, R.R., Bornatowski, H., and Vitule, J.R.S. 2012. Feeding ecology of fishes: an overview of worldwide publications. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 22: 915-929.

Coll, M., Navarro, J., and Paolmera, I. 2013. Ecological role, fishing impact, and management options for the recovery of a Mediterranean endemic skate by means of food web models. *Biological Conservation*, 157: 108-120.

Dambacher, J.M., Young, J.W., Olson, R.J., Allain, V., Galván-Magaña, F., Lansdell, M.J., Bocanegra-Castillo, N., Alatorre-Ramírez, V., Cooper, S.P., and Duffy, L.M. 2010. Analyzing pelagic food webs leading to top predators in the Pacific Ocean: a graph-theoretic approach. *Progress in Oceanography*, 86: 152-165.

Dunne, J.A., Williams, R.J., and Martinez, N.D. 2002a. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters*, 5: 558-567.

- Dunne, J.A., Williams, R.J., and Martinez, N.D. 2002b. Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 99: 12917-12922.
- Dunne, J.A., Williams, R.J., and Martínez, N.D. 2004. Network structure and robustness of marine food webs. *Marine Ecology Progress Series*, 273: 291-302.
- Dunne, J.A. 2009. Food webs. *In: Complex Networks and Graph Theory* section of the *Encyclopedia of Complexity and Systems Science*, pp. 3661-3682. Ed. by R.A. Meyers. Springer, New York.
- Estes, J.A., Tinker, M.T., Williams, T.M., and Doak, D.F. 1998. Killer whale predation on sea otters linking coastal with oceanic ecosystems. *Science*, 282: 473-476.
- Ferretti, F., Worm, B., Britten, G.L., Heithaus, M.R., and Lotze, H.K. 2010. Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean. *Ecology Letters*, 13: 1055–1071.
- Floeter, S.R., and Gasparini, J.L. 2000. The southwestern Atlantic reef-fish fauna: composition and zoogeographic patterns. *Journal of Fish Biology*, 56: 1099–1114
- Frank, K.T., Petrie, B., and Shackell, N.L. 2007. The ups and downs of trophic control in continental shelf ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 236-242.
- Freire, K.M.F, Christensen, V., and Pauly, D. 2008. Description of the East Brazil Large Marine Ecosystem using a trophic model. *Scientia Marina*, 72:477-491.
- Gaichas, S. K, and Francis R.C. 2008. Network models for ecosystem-based fishery analysis: a review of concepts and application to the Gulf of Alaska marine food web. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65: 1965-1982.
- Heithaus, M.R., Frid, A., Wirsing, A.J., and Worm, B. 2008. Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(4): 202-210.

- Heithaus, M.R., Frid, A., Vaudo, J.J., Worm, B., and Wirsing, A.J. 2010. Unraveling the ecological importance of elasmobranchs. *In: Biology of Sharks and Their Relatives II*, pp. 611-637. Ed. by J.C. Carrier, J.A. Musick, and M.R. Heithaus. Boca Raton, FL: CRC Press.
- Heithaus, M.R., Vaudo, J.J., Kreicker, S., Layman, C.A. *et al.* 2013. Apparent resource partitioning and trophic structure of large-bodied marine predators in a relatively pristine seagrass ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 481: 225-237.
- Jordán, F. 2001. Trophic fields. *Community Ecology*, 2: 181-185.
- Jordán, F. 2005. Topological key players in communities: the network perspective. *In: Ecosystems and Sustainable Development V*, pp.87–96. Ed. by E. Tiezzi, C.A. Brebbia, S. Jörgensen, and D. Almorza-Gomar. WIT Press, Southampton
- Jordán, F., and Scheruring, I. 2002. Searching for keystone in ecological networks. *Oikos*, 99: 607-612.
- Jordán, F., Liu, W., and Davis, A.J. 2006. Topological keystone species: measures of positional importance in food webs. *Oikos*, 112: 535-546.
- Jordán, F., Okey, T.H., Bauer, B., and Libralato, S. 2008. Identifying important species: linking structure and function in ecological networks. *Ecological Modelling*, 216: 75–80.
- Joyeux, J. C., Floeter, S. R., Ferreira, C. E. L., and Gasparini, J. L. 2001. Biogeography of tropical reef fish: the South Atlantic puzzle. *Journal of Biogeography*, 28: 831–841.
- Kitchell, J.F., Essington, T.E. Boggs, C.H. Schindler, D.E., and Walters, C.J. 2002. The role of sharks and longline fisheries in a pelagic ecosystem of the Central Pacific. *Ecosystems*, 5:202–216

- Lessa, R. P., Santana, F. M., and Almeida, Z. S. 2009: Age and growth of the Brazilian sharpnose shark, *Rhizoprionodon lalandii* and Caribbean sharpnose shark, *R. porosus* (Elasmobranchii, Carcharhinidae) on the northern coast of Brazil (Maranhão). *Pan-American Journal of Aquatic Science*, 4: 532–544.
- Lucifora, L.O., Garcia, V.B., Menni, R.C., Escalante, A.G., and Hozbor, N.M. 2009. Effects of body size, age and maturity stage on diet in a large shark: ecological and applied implications. *Ecological Research*, 24: 109–118.
- Martinez, N.D. 1992. Constant connectance in community food webs. *American Naturalist*, 139: 208–218.
- Montoya, J.M., Emmerson, M.C., Solé, R.V., and Woodward, G. 2005. Perturbations and indirect effects in complex food webs. *In: Dynamic food webs: multispecies assemblages, ecosystem development, and environmental change*, pp. 369-380. Ed. by de Ruiter, P., Wolters, W., and Moore, J. Theoretical Ecology Series, Academic Press, USA.
- Montoya J.M., Pimm S.L., and Solé R.V. 2006. Ecological networks and their fragility. *Nature*, 442: 259–264.
- Motta, F. S., Gadig, O.B.F., Braga, F.M.S., and Namora, R.C. 2005. Size and sex compositions, length–weight relationship, and occurrence of the Brazilian sharpnose shark, *Rhizoprionodon lalandii*, caught by artisanal fishery from southeastern Brazil. *Fisheries Research*, 74: 116-126.
- Myers, R.A., Baum, J.K., Shepherd, T.D., Powers, S.P., and Peterson, C.H. 2007. Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science*, 315: 1846–1850.

- Navia, A.F. 2013. Función ecológica de tiburones y rayas en un ecosistema costero tropical del Pacífico colombiano. PhD Thesis in Marine Science. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, México. 172 p.
- Navia, A.F., Cortés, E., and Mejía-Falla, P.A. 2010. Topological analysis of the ecological importance of elasmobranch fishes: a food web study on the Gulf of Tortugas, Colombia. *Ecological Modelling*, 221(24): 2918-2926.
- Navia, A.F., Cortés, E., Jordán, F. Cruz-Escalona, V.H., and Mejía-Falla, P.A. 2012. Changes to Marine Trophic Networks Caused by Fishing, Diversity of Ecosystems. *In: Diversity Ecosystems*. Ed. by M. Ali. Editora InTech. DOI: 10.5772/37787. Available in: <http://www.intechopen.com/books/diversity-of-ecosystems/changes-to-marine-food-webs-caused-by-fishing>.
- Paine, R.T. 1969. A note on trophic complexity and community stability. *American Naturalist*, 103: 91–93.
- Pimm, S.L., and Lawton, J.H. 1980. Are food webs divided into compartments? *Journal of Animal Ecology*, 49: 879–898.
- Pimm, S.L. 2002. *Food webs*. The University of Chicago Press. London. 219 p.
- Quince, C., Higgs, P.G., and McKane, A.J. 2005. Deleting species from model food webs. *Oikos*, 110: 283–296.
- Ritchie, E.G., and Johnson, C.N., 2009. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters* 12: 982–998.
- Sánchez, F., Rodríguez-Cabello, C. and Olaso, I. 2005. The role of elasmobranchs in the Cantabrian Sea shelf ecosystem and impact of the fisheries on them. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 35: 467- 480.

- Soulé, M.E., Bolger, D.T., Alberts, A.C., Sauvajot, R., Wright, J., Sorice, M. *et al.*, 1988. Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. *Conservation Biology*, 2: 75–92.
- Stevens, J. D., Bonfil, R., Dulvy, N. K., and Walker, P. A. 2000. The effects of fishing on sharks, rays, and chimeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 476–494.
- Terborgh, J., and Winter, B. 1980. Some causes of extinction. *In: Conservation Biology: an evolutionary– ecological perspective*, pp.199–133. Ed. by M.S. Soulé, and B.A. Wilcox. Sunderland, MA: Siquer Associates Inc.
- Vooren, C.M., and Klippel, S. 2005. Biologia e status de conservação dos cações-anjo *Squatina guggenheim*, *Squatina occulta* and *Squatina argentina*. *In: Ações para a conservação de tubarões e raias no sul do Brasil*, pp. 57-82. Ed. by C.M. Vooren, and S. Klippel. Porto Alegre: Igaré.
- Wasserman, S., and Faust, K. 1994. *Social Network Analysis: Methods and Applications*. Cambridge, ENG and New York: Cambridge University Press.
- Wetherbee, B.M., Cortés, E., and Bizarro, J. 2012. Food consumption and feeding habits. *In: Biology of sharks and their relatives second edition*, pp. 239-264. Ed. By J.F. Carrier, J.A. Musick, and M. Heithaus M. Boca Ratón: CRC press.

Tabela 1 – Os 20 primeiros compartimentos da rede trófica do sul do Brasil em termos de dois índices de centralidade (intermediação - *Betweenness* e proximidade - *Closeness*). O grau de nó para cada componente também está representado. Elasmobrânquios estão em negrito.

Rede completa, com predadores de topo				Rede sem predadores de topo		
	Grau	Índice de intermediação (BC)	Índice de proximidade (CC)	Grau	Índice de intermediação (BC)	Índice de proximidade (CC)
1°	27	Z. brevirostris	Portunidae	27	Z. brevirostris	Polychaeta
2°	17	<i>Paralichthys</i> sp.	Polychaeta	34	Polychaeta	Portunidae
3°	38	Polychaeta	<i>T. lepturus</i>	13	<i>Paralichthys</i> sp.	Amphipoda
4°	37	Portunidae	Amphipoda	31	Amphipoda	<i>P. muelleri</i>
5°	30	C. obscurus	<i>P. brasiliensis</i>	23	Bivalve	Gastropoda
6°	22	S. zygaena	C. obscurus	30	Portunidae	<i>T. lepturus</i>
7°	25	Bivalve	<i>Doryteuthis</i> sp.	21	<i>P. muelleri</i>	<i>P. brasiliensis</i>
8°	34	Amphipoda	<i>Cynoscion</i> sp.	27	<i>P. brasiliensis</i>	S. guggenheim
9°	32	<i>P. brasiliensis</i>	<i>P. muelleri</i>	22	Gastropoda	Bivalve
10°	34	<i>T. lepturus</i>	Gastropoda	17	<i>Anchoa</i> sp.	<i>Doryteuthis</i> sp.
11°	14	<i>L. synagris</i>	Brachyura	19	<i>S. brasiliensis</i>	<i>Cynoscion</i> sp.
12°	19	<i>Anchoa</i> sp.	S. guggenheim	28	<i>T. lepturus</i>	<i>Anchoa</i> sp.
13°	28	<i>M. americanus</i>	<i>Anchoa</i> sp.	20	S. guggenheim	Z. brevirostris
14°	20	<i>S. brasiliensis</i>	Bivalve	20	<i>L. synagris</i>	<i>M. americanus</i>
15°	21	<i>P. muelleri</i>	C. taurus	24	<i>Doryteuthis</i> sp.	Mysidacea
16°	21	S. guggenheim	Ophiuroidea	21	<i>Cynoscion</i> sp.	Stomatopoda
17°	26	Gastropoda	Z. brevirostris	17	Paralichthyidae	<i>M. schmitti</i>
18°	30	<i>Doryteuthis</i> sp.	S. zygaena	24	<i>M. americanus</i>	Ophiuroidea
19°	27	<i>Cynoscion</i> sp.	M. schmitti	19	Copepoda	<i>I. parvipinnis</i>
20°	21	Copepoda	Mysidacea	19	R. percellens	<i>D. radiale</i>

Tabela 2 – Índices quantificando a importância dos nós da rede trófica com e sem predadores de topo no ecossistema costeiro do sul do Brasil.

Somente os 20 primeiros componentes estão representados por ordem decrescente. Índice K . K_{bu} = índice bottom-up, K_{td} = índice top-down, K_{dir} = índice de importância direta, K_{ind} = índice de importância indireta e K_i = índice de importância topológica. Elasmobrânquios estão em negrito.

Rede completa, com predadores de topo						Rede sem predadores de topo					
Espécies	K_{bu}	K_{td}	K_{dir}	K_{ind}	K_i	Espécies	K_{bu}	K_{td}	K_{dir}	K_{ind}	K_i
<i>G. cuvier</i>	0,00	43,17	7,30	35,87	43,17	<i>S. guggenheim</i>	0,00	21,30	5,06	16,24	21,30
<i>C. obscurus</i>	0,00	24,12	6,76	17,36	24,12	<i>R. lalandii</i>	0,00	19,67	6,07	13,60	19,67
<i>C. taurus</i>	0,00	21,26	5,27	15,99	21,26	Aves marinhas	0,00	16,58	4,16	12,42	16,58
<i>S. lewini</i>	0,05	19,16	3,95	15,26	19,21	<i>T. lepturus</i>	0,12	14,48	5,61	9,00	14,61
<i>S. zygaena</i>	0,00	18,38	6,73	11,66	18,38	<i>Paralichthys</i> sp.	0,05	12,28	6,94	5,38	12,33
Bivalve	8,50	2,36	5,30	5,56	10,86	<i>Cynoscion</i> sp.	7,91	2,36	5,30	4,97	10,27
Aves marinhas	0,05	10,20	3,40	6,84	10,25	<i>S. brasiliensis</i>	0,00	10,08	3,76	6,32	10,08
Macroalgas	10,19	0,00	2,76	7,43	10,19	Bivalve	0,36	9,47	3,87	5,97	9,84
<i>T. lepturus</i>	0,30	9,83	4,58	5,55	10,13	Macroalgas	9,57	0,00	2,76	6,81	9,57
<i>C. limbatus</i>	0,00	9,69	3,24	6,46	9,69	<i>Z. brevirostris</i>	0,00	8,07	7,18	0,90	8,07
<i>Paralichthys</i> sp.	0,23	9,07	6,50	2,80	9,31	Polychaeta	6,75	1,02	5,00	2,77	7,77
<i>R. lalandii</i>	0,08	8,51	3,29	5,30	8,59	<i>R. agassizi</i>	0,00	7,58	3,28	4,30	7,58
Polychaeta	7,24	1,02	5,05	3,21	8,27	<i>L. synagris</i>	0,00	7,32	5,47	1,84	7,32
<i>S. guggenheim</i>	0,05	8,07	3,70	4,42	8,12	Diatoms	6,51	0,00	1,73	4,78	6,51
<i>Z. brevirostris</i>	0,00	7,93	7,12	0,82	7,93	Brachyura	6,22	0,27	3,43	3,06	6,49
<i>R. agassizi</i>	0,19	6,96	3,43	3,73	7,15	<i>R. porosus</i>	0,00	5,87	1,98	3,88	5,87

Diatomáceas	7,07	0,00	1,73	5,34	7,07	<i>O. saliens</i>	0,08	5,78	2,31	3,56	5,86
Brachyura	6,68	0,27	3,43	3,52	6,95	<i>R. percellens</i>	0,00	5,81	3,35	2,47	5,81
<i>L. synagris</i>	0,08	6,30	5,00	1,38	6,39	<i>Doryteuthis</i> sp.	1,48	4,12	3,81	1,78	5,59
<i>Cynoscion</i> sp.	0,58	5,68	2,54	3,73	6,26	Zooplâncton	5,15	0,00	1,56	3,58	5,15

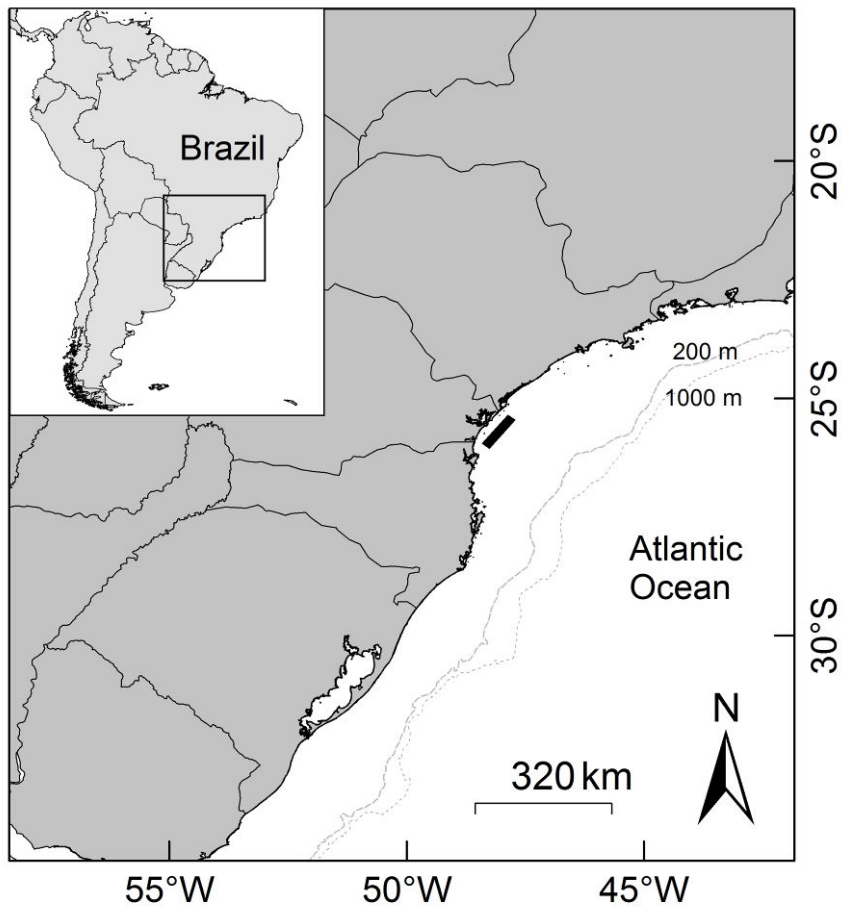


Fig. 1. Costa do Paraná (barra escura), sul do Brasil.

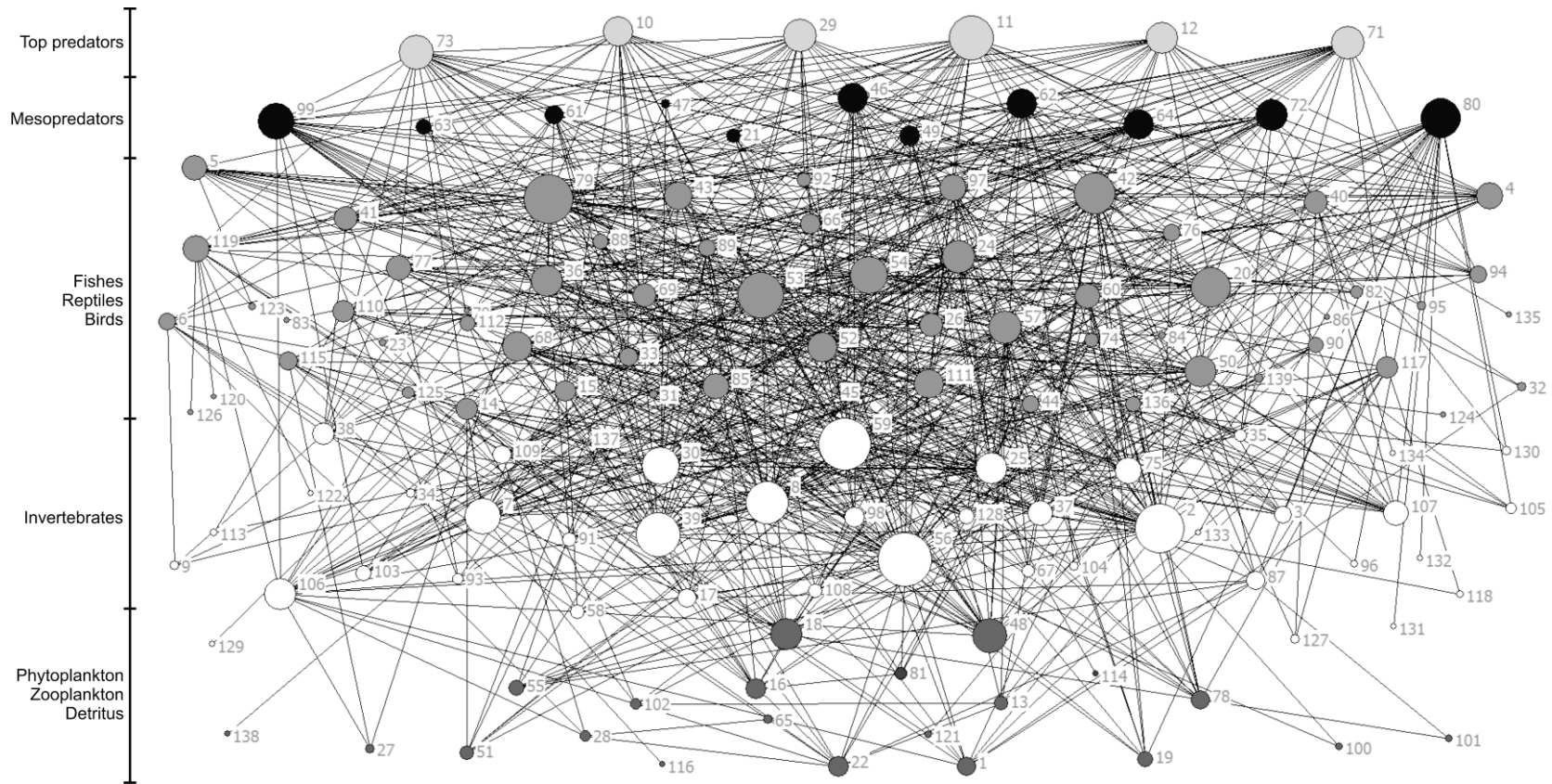


Fig. 2. Rede topológica do sul do Brasil baseada no grau de nós (D_i). O tamanho dos nós é proporcional à importância estrutural de cada nó. Nós em cinza claro representam predadores de topo, em preto mesopredadores, cinza tom médio teleósteos, branco invertebrados e cinza escuro fitoplâncton, zooplâncton e detritos. Nomes dos nós encontra-se no anexo 4.

Anexo 1

Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom



Feeding comparisons of four Batoids (Rajiformes) in coastal waters of southern Brazil

Journal:	<i>Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom</i>
Manuscript ID:	JMBA-01-14-OA-0007
Manuscript Type:	Original Article
Date Submitted by the Author:	06-Jan-2014
Complete List of Authors:	Bornatowski, Hugo; Museu de História Natural, Ichthyology Wosnick, Natascha; Universidade Federal do Paraná, Physiology do Carmo, Wanessa; Universidade Federal do Paraná, Correia, Marco; Universidade Federal do Paraná, Abilhã, Vinicius; Prefeitura de Curitiba, Secretaria Municipal do Meio Ambiente, Museu de História Natural Capão da Imbuia
Keywords:	Elasmobranchii, diet, partitioning, skates, guitarfish
Abstract:	Food partitioning between species is a common strategy for avoiding resource competition that allows the coexistence of two or more species in the same place. In order to evaluate the feeding of four species of batoids regularly caught by artisanal fisheries in southern Brazil, the present study aimed to determine whether information on diet and trophic interactions provides useful information on the exploitation of available resources. The Chola guitarfish, <i>R. percellens</i> , had a specialized diet, consisting predominantly of blue crabs, followed by teleost fish. The Lesser guitarfish <i>Zapteryx brevirostris</i> also had a very specialized diet feeding primarily on Polychaeta, followed by Caridea shrimp. For Cownose ray, <i>Rhinoptera bonasus</i> , Ophiuroidea was the predominant prey item, followed by Gastropoda and Bivalvia. Finally, the Rio skate, <i>Rioraja agassizi</i> , feed on teleost fish, Gammaridae, Caridea shrimp and Dendrobranchiata shrimp. An analysis of similarity (ANOSIM) showed significant differences among species in their diet. The trophic levels of the batoids in this study are < 4.0, placing them in intermediate trophic levels. The analysis of the diets indicate that feeding differs substantially among the four species, suggesting a partitioning of food resources available in the environment.

Anexo 2

Journal of Fish Biology
**Feeding ecology and trophic comparisons of six shark species in a coastal ecosystem
off southern Brazil**
--Manuscript Draft--

Manuscript Number:	
Full Title:	Feeding ecology and trophic comparisons of six shark species in a coastal ecosystem off southern Brazil
Short Title:	Diet of six shark species off southern Brazil
Article Type:	Regular paper
Keywords:	Carcharhinidae; Sphymidae; diet; ontogenetic shifts; mesopredators; apex predators.
Corresponding Author:	Hugo Bomatowski, Mr Museu de História Natural - Grupo de Pesquisa em Ictiofauna (GPIC) Curitiba, Paraná BRAZIL
Corresponding Author Secondary Information:	
Corresponding Author's Institution:	Museu de História Natural - Grupo de Pesquisa em Ictiofauna (GPIC)
Corresponding Author's Secondary Institution:	
First Author:	Hugo Bomatowski, Mr
First Author Secondary Information:	
Order of Authors:	Hugo Bomatowski, Mr Raul Rennó Braga, PhD candidate Vinícius Abilhoa, PhD Marco Fábio Maia Corrêa, PhD
Order of Authors Secondary Information:	
Abstract:	Sharks generally occupy high positions in food chains and may serve important roles in regulating lower trophic levels. Understanding the role of a species within an ecosystem depends largely on the knowledge of its trophic relations. We investigated the diet of six shark species: <i>Sphyma lewini</i> , <i>S. zygaena</i> , <i>Carcharhinus obscurus</i> , <i>C. limbatus</i> , <i>Rhizoprionodon lalandii</i> and <i>Galeocerdo cuvier</i> in a subtropical coastal ecosystem of southern Brazil. We provide stomach content data to assess the foraging niche segregation and ontogenetic shifts of the diet of sharks. Five of the shark species off the Paraná coast were ichthyophagous, with exception of <i>S. zygaena</i> , which was teutophagous. With the exception of <i>G. cuvier</i> , which had a generalist diet, the other five species displayed levels of specialization in their feeding. Ontogenetic shifts were observed in <i>C. obscurus</i> and <i>S. lewini</i> with large individuals consuming elasmobranchs. Due to the diet overlap between <i>C. obscurus</i> and <i>S. lewini</i> , <i>C. obscurus</i> and <i>C. limbatus</i> , and <i>R. lalandii</i> and <i>C. limbatus</i> , future studies on the spatial and temporal distributions of these species are needed to understand the extent of competitive exclusion.

Anexo 3

Manuscripts submitted to ICES Journal of Marine Science



Ecological importance of sharks and rays in a structural food web analysis in southern Brazil

Journal:	<i>ICES Journal of Marine Science</i>
Manuscript ID:	ICESJMS-2013-485
Manuscript Types:	Original Article
Date Submitted by the Author:	17-Dec-2013
Complete List of Authors:	Bornatowski, Hugo; Universidade Federal do Paraná, Zoology Navia, Andrés; Fundación SQUALUS, Braça, Raul; Universidade federal do Paraná (UFPR), Ecology Abilhoa, Vinicius; Museu de História Natural, Ichthyology Corrêa, Marco; Universidade federal do Paraná (UFPR), Ecology
Keyword:	Elasmobranchs, keystone species, top predators, topological importance, mesopredators

SCHOLARONE™
Manuscripts

Anexo 4

Código	Lista das espécies	Categorias	Espécies com dados biológicos provenientes de coletas	Node Degree
1	Algae	Invertebrados		11
2	Amphipoda	Invertebrados		34
3	Anomura	Invertebrados		10
4	<i>Ophictus gomesii</i>	Teleósteos		17
5	Aves	Aves		16
6	<i>Balistes capriscus</i>	Teleósteos		10
7	Bivalve	Invertebrados		25
8	Brachyura	Invertebrados		29
9	Bryozoa	Invertebrados		4
10	<i>Carcharhinus limbatus</i>	Elasmobrânquios	X	20
11	<i>Carcharhinus obscurus</i>	Elasmobrânquios	X	30
12	<i>Carcharias taurus</i>	Elasmobrânquios	X	21
13	Cephalochordata	Invertebrados		7
14	<i>Chaetodipterus faber</i>	Teleósteos		13
15	<i>Chloroscombrus chrysurus</i>	Teleósteos		13
16	Chaetognatha	Invertebrados		12
17	Cnidaria	Invertebrados		11
18	Copepoda	Invertebrados		21
19	Cumacea	Invertebrados		8
20	<i>Cynoscion</i> spp.	Teleósteos		27
21	<i>Dasyatis guttata</i>	Elasmobrânquios	X	7
22	Detritus	Invertebrados		12
23	Diodontidae	Teleósteos		2
24	<i>Diplectrum radiale</i>	Teleósteos		22
25	Echinodermata	Invertebrados		21
26	Engraulidae	Teleósteos		14
27	Euphasiacea	Invertebrados		3
28	Foraminefera	Invertebrados		5
29	<i>Galeocerdo cuvier</i>	Elasmobrânquios	X	22
30	Gastropoda	Invertebrados		26
31	Gobiidae	Teleósteos		4
32	<i>Chelonia mydas</i>	Réptil		3
33	<i>Harengula clupeola</i>	Teleósteos		11
34	<i>Albunea</i> sp.	Invertebrados		3
35	<i>Illex argentinus</i>	Invertebrados		6
36	<i>Isopisthus parvipinnis</i>	Invertebrados		21
37	Isopoda	Invertebrados		16
38	<i>Loliguncula brevis</i>	Invertebrados		13
39	<i>Doryteuthis</i> sp.	Invertebrados		30
40	<i>Lutjanus synagris</i>	Teleósteos		14
41	<i>Macrodon ancylodon</i>	Teleósteos		14
42	<i>Menticirrhus americanus</i>	Teleósteos		28
43	<i>Migropogonias furnieri</i>	Teleósteos		18
44	<i>Mugil</i> spp.	Teleósteos		10
45	<i>Mullus argentinae</i>	Teleósteos		2

46	<i>Mustelus schmitti</i>	Elasmobrânquios		19
47	<i>Myliobatis goodei</i>	Elasmobrânquios	X	4
48	Mysidacea	Invertebrados		23
49	<i>Narcine brasiliensis</i>	Elasmobrânquios	X	12
50	<i>Oligoplites saliens</i>	Teleósteos		21
51	Ostracoda	Invertebrados		7
52	Paralachthyidae	Teleósteos		20
53	<i>Paralonchurus brasiliensis</i>	Teleósteos		32
54	Perciformes	Teleósteos		26
55	Diatomacea	Invertebrados		8
56	Polychaeta	Invertebrados		38
57	<i>Pomadasys corvaeniformis</i>	Teleósteos		22
58	Porifera	Invertebrados		7
59	Portunidae	Invertebrados		37
60	<i>Prionotus punctatus</i>	Teleósteos		16
61	<i>Rhizoprionodon porosus</i>	Elasmobrânquios		11
62	<i>Rhinobatos percellens</i>	Elasmobrânquios	X	19
63	<i>Rhinoptera</i> spp.	Elasmobrânquios	X	9
64	<i>Rhizoprionodon lalandii</i>	Elasmobrânquios	X	19
65	Scaphopoda	Invertebrados		3
66	Sciaenidae	Teleósteos		12
67	Sipuncula	Invertebrados		6
68	<i>Stellifer brasiliensis</i>	Teleósteos		20
69	<i>Stellifer rastrifer</i>	Teleósteos		15
70	Sparidae	Teleósteos		1
71	<i>Sphyrna zygaena</i>	Elasmobrânquios	X	22
72	<i>Squatina guggenheim</i>	Elasmobrânquios	X	21
73	<i>Sphyrna lewini</i>	Elasmobrânquios	X	23
74	<i>Stephalonepis hispidus</i>	Teleósteos		7
75	Stomatopoda	Invertebrados		17
76	<i>Symphurus tessellatus</i>	Teleósteos		10
77	<i>Synodus foetens</i>	Teleósteos		16
78	Tanaidáceo	Invertebrados		1
79	<i>Trichiurus lepturus</i>	Teleósteos		34
80	<i>Zapteryx brevirostris</i>	Elasmobrânquios	X	27
81	Zooplankton	Invertebrados		6
82	<i>Porichthys pososissimus</i>	Teleósteos		6
83	<i>Dactylopterus volitans</i>	Teleósteos		1
84	Hemiramphidae	Teleósteos		2
85	Clupeidae	Teleósteos		17
86	<i>Fistularia</i> sp.	Teleósteos		1
87	Caprellidae	Invertebrados		11
88	<i>Ctenosciaena gracilicirrus</i>	Teleósteos		9
89	<i>Trachurus lathami</i>	Teleósteos		10
90	<i>Selen vomer</i>	Teleósteos		9
91	Teuthida	Invertebrados		7
92	<i>Eucinostomus</i> sp.	Teleósteos		7
93	Nematoda	Invertebrados		5
94	Carangidae	Teleósteos		10
95	<i>Atherinela brasiliensis</i>	Teleósteos		3

96	Callianassidae	Invertebrados		2
97	Etropus crossotus	Teleósteos		17
98	Shrimps	Invertebrados		12
99	<i>Rioraja agassizi</i>	Elasmobrânquios	X	24
100	Cyanobacteria	Invertebrados		2
101	Dinoflagelados	Invertebrados		2
102	Microalgae	Invertebrados		5
103	<i>Alpheus heterochaelis</i>	Invertebrados		8
104	<i>Leptochela serratorbita</i>	Invertebrados		4
105	<i>Ogyrides alphaerostris</i>	Invertebrados		5
106	<i>Pleoticus muelleri</i>	Invertebrados		21
107	Sergestidae	Invertebrados		16
108	Luceferidae	Invertebrados		7
109	<i>Xiphopenaeus kroyeri</i>	Invertebrados		11
110	<i>Scomberomorus brasiliensis</i>	Teleósteos		13
111	<i>Anchoa</i> sp.	Teleósteos		19
112	<i>Sardinella brasiliensis</i>	Teleósteos		8
113	Pelecypoda	Invertebrados		2
114	Harpacticoida	Invertebrados		1
115	<i>Engraulius anchoita</i>	Teleósteos		11
116	Cladocera	Invertebrados		1
117	<i>Trachinotus carolinus</i>	Teleósteos		13
118	Cirripedia	Invertebrados		2
119	<i>Paralichthys</i> sp.	Teleósteos		17
120	<i>Brevoortia aurea</i>	Teleósteos		1
121	<i>Artemesia longinaris</i>	Invertebrados		2
122	<i>Arthromysis magellanica</i>	Invertebrados		1
123	<i>Lycengraulus olidus</i>	Teleósteos		2
124	<i>Odonthestes bonariensis</i>	Teleósteos		1
125	<i>Ramnogaster arcuata</i>	Teleósteos		6
126	<i>Parona signata</i>	Teleósteos		1
127	Xanthidae	Invertebrados		3
128	Penaeidae	Invertebrados		8
129	<i>Pinixia</i> sp.	Invertebrados		1
130	Goneplacidae	Invertebrados		3
131	<i>Libinia</i> sp.	Invertebrados		1
132	<i>Persephona</i> sp.	Invertebrados		1
133	<i>Sicyonia</i> sp.	Invertebrados		1
134	Majidae	Invertebrados		1
135	<i>Epinephelus</i> sp.	Teleósteos		1
136	<i>Malacoctenus</i> sp.	Teleósteos		8
137	Bivalve larvae	Invertebrados		1
138	Bacteria	Invertebrados		1
139	<i>Cetengraulus edentulus</i>	Teleósteos		4