
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(ZOOLOGIA)

Ecologia trófica de duas espécies simpátricas de raias-viola do gênero *Pseudobatos* (Chondrichthyes, Rhinobatidae) da plataforma continental de São Paulo

LUIZA DE DAVID CHELOTTI

**Rio Claro – SP
2021**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(ZOOLOGIA)**

Ecologia trófica de duas espécies simpátricas de raias-viola do gênero *Pseudobatos* (Chondrichthyes, Rhinobatidae) da plataforma continental de São Paulo

LUIZA DE DAVID CHELOTTI

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia)

Orientador: Otto Bismarck Fazzano Gadig

**Rio Claro – SP
2021**

C516e	Chelotti, Luiza De David Ecologia trófica de duas espécies simpátricas de raias-viola do gênero <i>Pseudobatos</i> (Chondrichthyes, Rhinobatidae) da plataforma continental de São Paulo / Luiza De David Chelotti. -- Rio Claro, 2021 56 p. Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro Orientador: Otto Bismarck Fazzano Gadig 1. Zoologia. 2. Ecologia. 3. Alimentação. 4. Elasmobrânquios. I. Título.
-------	--

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

**TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: Ecologia trófica de duas espécies simpátricas de raias-
viola do gênero Pseudobatos (Chondrichthyes,
Rhinobatidae) da plataforma continental de São
Paulo**

AUTORA: LUIZA DE DAVID CHELOTTI

ORIENTADOR: OTTO BISMARCK FAZZANO GADIG

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Mestra em
CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA), pela Comissão Examinadora:

Prof. Dr. OTTO BISMARCK FAZZANO GADIG (Participação Virtual) UNESP / Instituto de
Biociências - Câmpus do Litoral Paulista / SP

Prof. Dr. MARCELO VIANNA (Participação Virtual)
Departamento de Biologia Marinha - Instituto de Biologia / Universidade Federal do Rio de
Janeiro / RJ

Prof. Dr. HUGO BORNATOWSKI (Participação Virtual)
Centro de Estudos do Mar / Universidade Federal do Paraná - Pontal do Paraná - PR

Rio Claro, 25 de agosto de 2021

AGRADECIMENTOS:

Eu gostaria de começar agradecendo aos meus pais Paulo e Nilza, pois tudo o que está acontecendo em minha vida, é graças á eles que me deram coragem, apoio, suporte e a possibilidade de me mudar de tão longe para realizar um sonho, meu mestrado com elasmobrânquios. Além disso, todo o meu carinho e amor pela minha família toda e pela minha querida irmã Julia, que participaram de todos os meus processos pra chegar até aqui.

Queria também agradecer a minha própria coragem pra enfrentar uma cidade nova, uma rotina nova, em busca do que eu realmente acredito como um propósito da minha vida, e por eu ter feito isso com muito amor e felicidade dentro de mim.

É claro, meu agradecimento especial ao meu orientador, Otto, que acreditou em mim desde o princípio, me resgatou nos confins do Rio Grande do Sul e desde então sempre representou um porto seguro, um amigo, um professor o qual terá eternamente meu respeito, meu amor e admiração.

Existem pessoas muito especiais que fizeram parte da minha caminhada desde os primeiros dias de laboratório, onde tudo era muito novo pra mim, essas pessoas eu posso dizer que hoje são a maior rede de apoio que pude conhecer um dia. Minhas queridas amigas, irmãs, parceiras, pesquisadoras, meus exemplos, Aline Poscai, Fernanda Rolim, Mariana Martins, Priscila Dolphine e Aline Pasquino (Pitu) eu não tenho palavras pra demonstrar o quão eu sou grata por um dia ter me tornado a “miglinha” de vocês e por ter essa relação onde o nosso amor, carinho e admiração umas pelas outras é a base.

Quero agradecer também quem esteve comigo me ajudando em outra parte que não a acadêmica (muito importante também) que é a saúde mental, o descanso depois de um dia muito estressante, cheios de conforto e amor, ao meu namorado Daniel Haidar, por todos os momentos que eu mais precisava acalmar minha mente, rir e amar, obrigada.

Alguns nomes que não poderia deixar de citar que são pessoas importantes para mim e que de alguma forma contribuíram pra eu chegar até aqui nesse momento da minha vida acadêmica: Rodrigo Barreto (panda), Ursulla Souza, Paulo Roberto. E também amigos queridos: Gabriel Dobos, Marcella Sanches, Barbara Nogueira, Ana Clara, Jade, Lorenzo, Cássio Raddatz, Isadora Migotto, Rafaela Cervo, Eduarda Casarin que sempre me prestigiaram mesmo os que estão distantes geograficamente.

Ao Dr. Matheus Rotundo (Universidade Santa Cecília, Santos), pela doação dos exemplares utilizados no presente estudo. A Empresa Aliança Sociedade Comercial de Pesca Ltda, através de seu armador e a tripulação das

embarcações Antares I, Polares III, Eldorado e Araguaia pela colaboração inestimável.

Muito obrigada a Diretoria, chefia de departamento, coordenação de curso e funcionários do Instituto de Biociências da UNESP, campus do Litoral Paulista, São Vicente e ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) do Instituto de Biociências da UNESP, campus Rio Claro, São Paulo por todo apoio e suporte. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Por fim, mas não menos importante, eu gostaria de deixar minha imensa gratidão á todos os professores que foram minhas bancas, tanto do projeto e da qualificação (Fábio Motta, Téo Vaskes e Ursulla Souza), e da defesa (Marcelo Vianna e Hugo Bornatowski) vocês foram essenciais para o meu crescimento e o do meu trabalho.

Resumo

O presente estudo compara a ecologia trófica de duas espécies de raia-viola do gênero *Pseudobatos* (*P. percellens* e *P. horkelii*) que ocorrem na plataforma continental de São Paulo, capturados pela pesca de parelha entre os anos 2007 e 2009. As duas espécies são simpátricas, e se encontram sob diferentes níveis de ameaça “Vulnerável” e “Criticamente Ameaçada”, respectivamente, de acordo com agências brasileiras. Por essa razão, estudar a similaridade em suas dietas, o nível trófico, a sobreposição de nichos, e a especialização individual são objetivos estratégicos para compreender melhor o papel ecológico dessas espécies no ecossistema. Foram analisados 500 estômagos de *P. percellens* e 108 de *P. horkelii*, utilizando os índices Numéricos (%N), Gravimétrico (%W), de Frequência de Ocorrência (%FO) e Índice de Importância Relativa Presa-específica (%PSIRI). Para *P. percellens* e *P. horkelii* foram encontrados 26 e 14 diferentes itens alimentares, respectivamente. Crustáceos e Teleósteos foram os maiores índices de importância dentre os grupos para ambas, as quais foram consideradas especialistas em poucas presas por sua baixa amplitude de nicho. Os resultados também fornecem evidências de variação ontogenéticas na dieta de uma espécie e especialização individual na alimentação em ambas. Esses dois elasmobrânquios bentônico-demersais são importantes meso-predadores na plataforma continental de São Paulo, com altos valores de nível trófico (3,7 para *P. percellens* e 3,5 para *P. horkelii*).

Palavras-chave: elasmobrânquios, raias-viola, ecologia alimentar, sudeste do Brasil

Abstract

The present study shows comparative data on the trophic ecology of two guitarfishes genus *Pseudobatos* (*P. percellens* and *P. horkelii*) from São Paulo State continental shelf caught by the bottom pair trawls between 2007 and 2009. These two sympatric species are under different threat categories, “Vulnerable” and “Critically Endangered”, respectively, according to Brazilian Agencies. Thus, any study considering trophic ecology parameters, e.g. diet similarity, trophic level, niche overlap, diet specialization, are pivotal in understanding the trophic role of such species in the ecosystem. Were analyzed stomach contents of 500 *P. percellens* and 108 of *P. horkelii*, approaching by the indexes: Numerical (%N), Gravimetric (%W), Frequency of Occurrence (%FO), and the Prey-specific Index of Relative Importance (%PSIRI). For *P. percellens* and *P. horkelii* were found 26 and 14 different prey items, respectively. Crustacea and Teleostei were the most important prey for both guitarfishes, which was herein regarded as specialists preying on a few organisms due to low niche amplitude. The results provide evidences concerning to ontogenetic dietary shift in both species and individual-level diet specialization. These two benthic-demersal elasmobranchs are important meso-predators in the São Paulo continental shelf, with high trophic level values (3,7 for *P. percellens*, and 3,5 for *P. horkelii*).

Keywords: elasmobranchs, guitarfishes, feeding ecology, Southeast Brazil

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	11
2. OBJETIVOS.....	13
2.1 OBJETIVO GERAL	13
2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	14
3. MATERIAL E MÉTODOS	14
3.1. AMOSTRAGEM E COLETA DE DADOS.....	14
3.3. ANÁLISES DE DADOS.....	17
4. RESULTADOS	20
4.1.CARACTERIZAÇÃO DA AMOSTRA.....	20
4.2. HÁBITO ALIMENTAR DE <i>Pseudobatos percellens</i>	24
4.2.1 Variação ontogenética na dieta de <i>Pseudobatos percellens</i>	26
4.2.2 Variação sexual na dieta de <i>Pseudobatos percellens</i>	29
4.2.3 Amplitude de nicho de <i>Pseudobatos percellens</i>	31
4.2.4 Especialização individual de <i>Pseudobatos percellens</i>	31
4.2.5 Posição trófica de <i>Pseudobatos percellens</i>	32
4.3. HÁBITO ALIMENTAR DE <i>Pseudobatos horkelii</i>	32
4.3.1 Variação ontogenética na dieta de <i>Pseudobatos horkelii</i>	35
4.3.2 Variação sexual na dieta de <i>Pseudobatos horkelii</i>	37
4.3.3 Amplitude de nicho de <i>Pseudobatos horkelii</i>	39
4.3.4 Especialização individual de <i>Pseudobatos horkelii</i>	39
4.3.5 Posição trófica de <i>Pseudobatos horkelii</i>	40
4.4.SOBREPOSIÇÃO TRÓFICA ENTRE <i>Pseudobatos percellens</i> e <i>Pseudobatos horkelii</i>	40
5. DISCUSSÃO.....	41
5.1. ECOLOGIA TRÓFICA DE <i>Pseudobatos percellens</i>	42
5.2. ECOLOGIA TRÓFICA DE <i>Pseudobatos horkelii</i>	46
5.3.SOBREPOSIÇÃO TRÓFICA ENTRE <i>Pseudobatos percellens</i> e <i>Pseudobatos horkelii</i>	48
6. CONCLUSÃO.....	49
7. BIBLIOGRAFIA.....	50

Lista de Figuras

- Figura 1: Mapa da área de coleta das amostras de *Pseudobatos percellens* e *Pseudobatos horkelii* entre setembro de 2007 a setembro de 2009. a) Mapa do Brasil. b) Costa de São Paulo. c) Locais de pesca com batimetria de 10, 20 e 50 m.....15
- Figura 2: Estômagos de *Pseudobatos* spp. utilizados neste estudo coletados na plataforma continental de São Paulo, o primeiro com conteúdo e o segundo estômago vazio..... 15
- Figura 3: Conteúdo estomacal de *Pseudobatos* spp. conservado em álcool 70% para posterior análise..... 16
- Figura 4: Itens alimentares encontrados nos estômagos de *Pseudobatos percellens* coletados na plataforma continental de São Paulo, separados para identificação..... 16
- Figura 5: Exemplar de *Pseudobatos percellens* capturado pela frota de parelhas na plataforma continental de São Paulo e utilizado no presente estudo.....21
- Figura 6: Indivíduos por classes de comprimento da amostra de *Pseudobatos percellens* na plataforma continental de São Paulo..... 21
- Figura 7: Exemplar de *Pseudobatos horkelii* capturado pela frota de parelhas na plataforma continental de São Paulo e utilizado no presente estudo..... 22
- Figura 8: Indivíduos por classes de comprimento da amostra de *Pseudobatos horkelii* coletados na plataforma continental de São Paulo..... 22
- Figura 9: Índice de Importância Relativa Presa-específica %PSIRI de cada item alimentar da dieta de *Pseudobatos percellens* coletada na plataforma continental de São Paulo..... 25
- Figura 10: Curva de acumulação de espécimes da amostra de 500 exemplares de *Pseudobatos percellens* coletados na plataforma continental de São Paulo.....26
- Figura 11: Índice de Importância Relativa Presa-específica %PSIRI de cada item alimentar dos jovens e adultos de *Pseudobatos percellens* coletada na plataforma continental de São Paulo..... 27
- Figura 12: Resultados das análises de escalonamento multidimensional não métricas (nMDS) realizadas em matrizes de distância da composição da dieta *Pseudobatos percellens* entre a ontogenia dessa espécie coletada na plataforma continental de São Paulo. 28
- Figura 13: Índice de Importância Relativa Presa-específica PSIRI% de cada item alimentar que compõe a dieta dos machos e fêmeas de *Pseudobatos percellens* coletada na plataforma continental de São Paulo..... 29
- Figura 14: Resultados das análises de escalonamento multidimensional não métricas (nMDS) realizadas em matrizes de distância da composição da dieta entre o sexo da espécie *Pseudobatos percellens* coletada na plataforma continental de São Paulo..... 30
- Figura 15: Histograma de distribuições de componentes intra-individuais / largura de nicho trófico (WIC / TNW) com reamostragem de Monte Carlo da *Pseudobatos percellens* coletada na plataforma continental de São Paulo, as linhas pontilhadas

vermelhas mostram os limites de confiança de 95% da distribuição simulada, a linha sólida vertical mostra o valor do índice real para os dados originais.....	31
Figura 16: Índice de Importância Relativa Presa-específica %PSIRI de cada item alimentar que compõe a dieta de <i>Pseudobatos horkelii</i> coletada na plataforma continental de São Paulo.....	34
Figura 17: Curva de acumulação de espécimes da amostra de 108 exemplares de <i>Pseudobatos horkelii</i> coletados na plataforma continental de São Paulo.....	34
Figura 18: Índice de Importância Relativa Presa-específica PSIRI% de cada item alimentar da dieta dos jovens e adultos de <i>Pseudobatos horkelii</i> na plataforma continental de São Paulo.....	36
Figura 19: Análise de escalonamento multidimensional não métricas (nMDS) realizadas em matrizes de distância da composição da dieta <i>Pseudobatos horkelii</i> entre a ontogenia dessa espécie coletada na plataforma continental de São Paulo.....	36
Figura 20: Índice de Importância Relativa Presa-específica %PSIRI de cada item alimentar que compõe a dieta dos machos e fêmeas da espécie <i>Pseudobatos horkelii</i> coletados na plataforma continental de São Paulo.....	38
Figura 21: Resultados das análises de escalonamento multidimensional não métricas (nMDS) realizadas em matrizes de distância da composição da dieta <i>Pseudobatos horkelii</i> entre o sexo dessa espécies coletadas na plataforma continental de São Paulo.....	38
Figura 22: Histograma de distribuições de componentes intra-individuais / largura de nicho trófico (WIC / TNW) com reamostragem de Monte Carlo da <i>Pseudobatos horkelii</i> coletada na plataforma continental de São Paulo, as linhas pontilhadas vermelhas mostram os limites de confiança de 95% da distribuição simulada, a linha sólida vertical mostra o valor do índice real para os dados originais.....	40
Figura 23 Resultados das análises de escalonamento multidimensional não métricas (nMDS) realizadas em matrizes de distância da composição da dieta dos grandes grupos entre <i>Pseudobatos percellens</i> e <i>Pseudobatos horkelii</i> coletadas na plataforma continental de São Paulo.....	41

Lista de Tabelas

Tabela 1: Itens alimentares de <i>Pseudobatos percellens</i> coletada na plataforma continental de São Paulo e os respectivos dados de índice Numérico (%N), Gravimétrico (%W), Frequência de Ocorrência (%FO) e Índice de Importância Relativa Presa-específica (%PSIRI).....	23
Tabela 2: Itens alimentares de <i>Pseudobatos horkelii</i> coletada na plataforma continental de São Paulo e os respectivos dados de índice Numérico (%N), Gravimétrico (%W), Frequência de Ocorrência (%FO) e Índice de Importância Relativa Presa-específica (%PSIRI).....	32

**Ecologia trófica de duas espécies simpátricas de raias-viola do gênero *Pseudobatos*
(*Chondrichthyes*, *Rhinobatidae*) da plataforma continental de São Paulo**

Luiza de David Chelotti ^{1 2} & Otto Bismarck Fazzano Gadig ¹

1 - UNESP - Campus de Rio Claro, Av. 24A, 1515, Rio Claro/SP, Brasil;
luizadchelotti@gmail.com

2 - Laboratório de Pesquisa em Elasmobrânquios, UNESP - Campus Experimental do Litoral Paulista, Praça Infante Dom Henrique, s/n, São Vicente/SP, Brasil.

1. Introdução

Estudos sobre a ecologia dos organismos em ambiente natural são importantes, principalmente para ampliar o conhecimento das interações das espécies com o ecossistema e de como eles afetam ou são afetados pelo ambiente (GINZBERG & ARDITI, 2012). A ecologia trófica, por exemplo, têm foco voltado para a alimentação dos organismos, contribuindo para o entendimento do papel funcional das espécies dentro de uma teia ecológica (GARVEY & WHILES, 2017; VILLÉGER et al., 2017). Estudos da dieta podem prover dados que subsidiem o entendimento da funcionalidade dentro do ecossistema e as interações que ocorrem entre predador e presa (ESTES et al., 2011).

As primeiras informações geradas a partir de estudos de ecologia trófica são consideradas como a biologia intrínseca das espécies (e.g. hábito alimentar, nível trófico) (VALENZUELA-QUIÑONEZ et al., 2018), mas com os refinamentos devidos, podem apresentar estreita relação com o uso do habitat das espécies (e.g. abundância, distribuição, sobreposição e mecanismos de coexistência) (NÁVIAS et al., 2007; TINKER, 2008). Essas relações também podem ser interpretadas a partir da morfologia dos organismos e os mecanismos que são desenvolvidos para acessar um específico alimento (e.g. especializações na boca, nos dentes ou no trato gastrointestinal) (NEWSOM et al., 2009).

A aplicação desses estudos tem grande repercussão em todos os grupos de animais, principalmente quando se refere a predadores e meso-predadores, por estes apresentarem papel importante no controle das populações de presas e na manutenção da diversidade genética (HAMMERSCHLAG, 2018). A retirada de uma espécie de alto nível trófico da teia alimentar afeta o equilíbrio do ecossistema, onde a composição e a estrutura da teia ecológica se modificam (CARRIER et al., 2012). Sendo assim, essas

informações trazem conhecimentos importantes sobre as conexões e dinâmica do ecossistema.

Os elasmobrânquios (tubarões e raias) se destacam por serem, em sua grande maioria, componentes dos mais altos níveis tróficos dos ecossistemas aquáticos, sobretudo marinhos, na condição de predadores (muitos tubarões) ou meso-predadores (como muitas raias), desempenhando papel importante na manutenção da saúde desses ambientes (BURKHOLDER et al., 2013; BORNATOWSKI et al., 2014b; HEUPEL et al., 2014; NAVIA et al., 2017; BORNATOWSKI et al., 2018; HAMMERSCHLAG et al., 2018).

Os parâmetros biológicos intrínsecos desse grupo de vertebrados (crescimento lento, baixa produção de descendentes, maturidade sexual tardia, entre outros) os tornam altamente proibitivos como recursos pesqueiros, ainda que sua representatividade nas pescarias desencadeie importante atividade econômica em diversas regiões do mundo, o que tem levado ao declínio a população de muitas espécies (CARRIER et al., 2012; BORNATOWSKI et al., 2014a; ICMBIO, 2014; DULVY et al., 2017). Frente à remoção excessiva de indivíduos pela exploração pesqueira, a capacidade de recuperação populacional é lenta (FORREST, 2009; PARDO et al., 2018), desencadeando impactos diretos e indiretos no ecossistema (STEVENS et al., 2000; HEITHAUS et al., 2008; DAVIDSON et al., 2015).

Declínios populacionais de elasmobrânquios têm sido cada vez mais reportados pela literatura (RANDHAWA et al., 2015; PARDO et al., 2016; 2018). Como exemplo, há um caso bem documentado para a raia-viola (*Pseudobatos horkelii*) na Plataforma Sul do Brasil no período de 1972-2002, quando sua população declinou cerca de 90% em relação ao estoque natural anterior (VOOREN & KLIPPEL, 2005).

A família Rhinobatidae está representada no Brasil por um gênero e duas espécies (*Pseudobatos percellens* e *P. horkelii*) (ROSA & GADIG, 2014) e está entre as quatro famílias de elasmobrânquios mais ameaçadas do mundo (DULVY, 2017). A espécie *Pseudobatos percellens* distribui-se desde o Caribe até o norte da Argentina, ocupando o ambiente costeiro demersal a até pouco mais de 100 m de profundidade (MCEACHRAN & CARVALHO, 2002). É categorizada como Em perigo (EN) (IUCN, 2021). Já *Pseudobatos horkelii* é endêmica do Atlântico Sul ocidental e com distribuição desde o Rio de Janeiro até o norte da Argentina chegando até cerca de 150 m de profundidade (MENNI & STEHMANN, 2000). Essa espécie encontra-se

categorizada como Criticamente Ameaçada (CR) pelos critérios da IUCN (LESSA & VOOREN, 2000; IUCN, 2021).

Ambas são capturadas pela pesca de arrasto e emalhe, sendo retiradas pela pesca acidental (*bycatch*) como fauna acompanhante (HAIMOVICI, 1996; LOPES, 2002; COSTA & CHAVES, 2006; LESSA et al., 2015; SANTOS et al., 2016), entretanto a captura de *P. horkelii* é proibida pela Legislação do governo brasileiro através da Instrução Normativa 445 (MMA, 2014).

A costa de São Paulo é aparentemente um local de grande importância para ambas as espécies, como possível berçário em águas costeiras e alimentação ao longo de toda a plataforma continental interna e média, já que a distribuição de ambas se dá dentro dessa faixa batimétrica (VOOREN & KLIPPEL, 2005; ROCHA & GADIG, 2013; MARTINS et al., 2018). Do ponto de vista da alimentação e ecologia trófica, surpreendentemente, há poucos estudos nas regiões Sudeste e Sul do Brasil, sendo que a maioria dos trabalhos considera outras espécies, ou mesmo uma comunidade de elasmobrânquios (MOTTA, 2006; DOLPHINE, 2014; PASQUINO, 2016). Aspectos da alimentação de ambas as espécies já foram abordados em estudos prévios como o de Bornatowski et al. (2010), Bornatowski et al. (2014c), Carmo et al. (2015) no Paraná com *P. percellens*, e em São Paulo por Soares et al. (1992) com base em 32 exemplares de *P. horkelii*.

A morfologia externa de ambas as espécies é bastante similar, impondo, inclusive, dificuldades na separação taxonômica, sobretudo em campo (SANTOS, 2015). O fato de serem espécies simpátricas, de morfologia similar e, possivelmente ocuparem o mesmo nicho ecológico justifica os estudos relacionados aos aspectos da sua alimentação e ecologia trófica. Além disso, ainda que estejam sob mesma pressão de origem antropogênica (as pescarias comerciais), o status populacional avaliado pela IUCN (2021) indica diferentes categorias de ameaça, reforçando a necessidade de estudos mais detalhados sobre este aspecto tão importante da biologia destas espécies.

2. Objetivos

2.1 Objetivo Geral

Analisar e comparar a ecologia trófica de *Pseudobatos percellens* e *Pseudobatos horkelii* da plataforma continental de São Paulo.

2.2 Objetivos Específicos

- Descrever os aspectos quali e quantitativos da dieta de *Pseudobatos percellens* e *Pseudobatos horkelii* da plataforma continental de São Paulo;
- Examinar se há variações ontogenéticas e sexuais na dieta;
- Determinar a amplitude de nicho, a especialização individual e o nicho trófico de cada espécie;
- Analisar comparativamente os parâmetros ecológicos e se ocorre sobreposição de nicho entre ambas.

3. Material e Métodos

3.1 Amostragem e coleta de dados

As amostras foram obtidas mensalmente, entre setembro de 2007 e setembro de 2009, junto ao desembarque da frota industrial de arrasto de parelhas, que opera sobre a plataforma continental do Estado de São Paulo, entre o Litoral Norte, na altura do município de Ilhabela (24°00' S, 45°15' W) e o Litoral Sul, na altura do município de Cananéia (25°10' S, 47°52' W) nas isóbatas de 10, 20 e 50 metros de profundidade (Figura 1). Todos os exemplares foram amostrados no âmbito do Projeto PROVIOLA, desenvolvido pelo Laboratório de Pesquisa de Elasmobrânquios do Instituto de Biociências da UNESP, Campus do Litoral Paulista. Em laboratório, todos os exemplares foram identificados, pesados (PT), medidos quanto ao Comprimento Total (CT) e Largura de Disco (LD) e codificados com etiquetas em número sequencial crescente.

Os estômagos foram retirados (Figura 2) e os conteúdos conservados em álcool 70% para análises posteriores (Figura 3 e 4). Os itens encontrados nos estômagos foram identificados até o menor nível taxonômico possível, com base na chave de identificação (COSTA et al., 2003) e consulta com especialistas de cada grupo.

A classificação etária dos espécimes seguiu Martins et al. (2018) para *P. horkelii* Rocha & Gadig (2013) para ambas, com base em dados de tamanho de primeira maturação, uma vez que esses autores se valeram dos mesmos espécimes aqui utilizados nestes estudos referenciados.

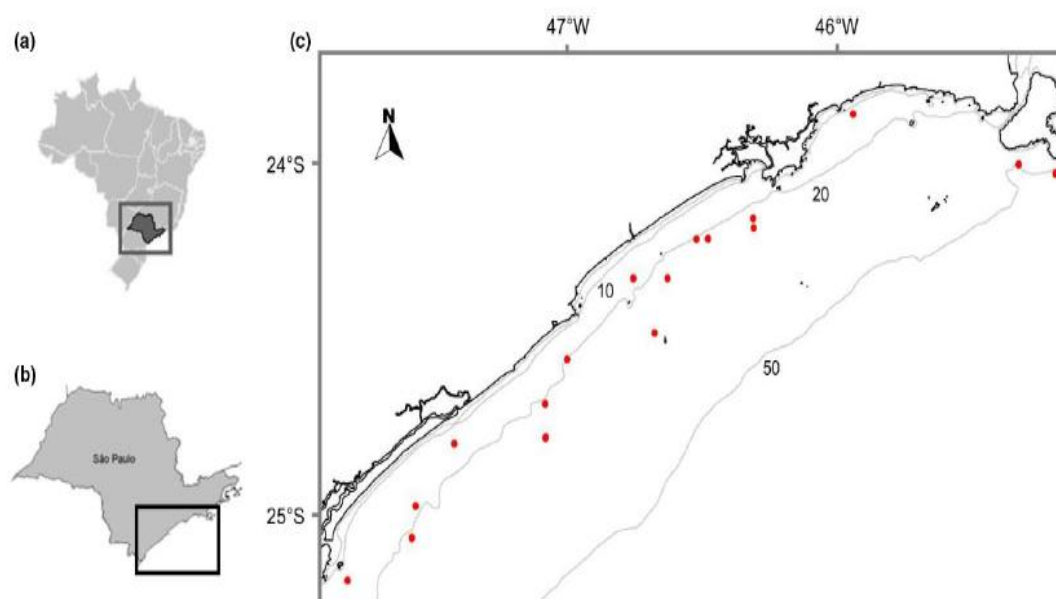


Figura 1- Mapa da área de coleta das amostras de *Pseudobatos percellles* e *Pseudobatos horkelii* entre setembro de 2007 a setembro de 2009. a) Mapa do Brasil. b) Costa de São Paulo. c) Locais de pesca com batimetria de 10, 20 e 50 m.



Figura 2- Estômagos de *Pseudobatos* spp. utilizados neste estudo coletados na plataforma continental de São Paulo, o primeiro com conteúdo e o segundo estômago vazio. Foto: Aline Pasquino.



Figura 3 – Conteúdo estomacal de *Pseudobatos* spp. conservado em álcool 70% para posterior análise. Foto: Luiza de D. Chelotti.



Figura 4 – Itens alimentares encontrados nos estômagos de *Pseudobatos percellens* coletados na plataforma continental de São Paulo, separados para identificação. Foto: Luiza de D. Chelotti.

3.2 Análise de dados

Para a análise dos conteúdos estomacais, após a retirada do conteúdo dos estômagos e identificação dos itens, três índices foram calculados: O Numérico (%N - número de indivíduos de uma categoria de presas em relação número total de indivíduos em todas as categorias de presas), o Gravimétrico (%W - que é o peso percentual de um item em relação ao peso total de todos os itens) e Frequência de Ocorrência (%FO - número de estômagos em que determinado item alimentar ocorre em relação ao total de estômagos analisados) (HYSLOP, 1980). Somente os estômagos contendo conteúdo foram incluídos nas análises estatísticas. Foi calculada a Curva de Acumulação de Espécimes (PIELOU, 1975) que verifica se o número de amostras é suficiente para representar a dieta das espécies referidas.

Para determinar a importância de cada item na dieta da espécie, foi calculado o Índice de Importância Relativa Presa-específica (PSIRI%) (BROWN et al., 2012).

$$PSIRI\% = \frac{\%FO \times (\%PN + \%PW)}{2}$$

Onde:

%FO = Número de estômagos em que a presa (*i*) aparece dividido pelo total de estômagos

%PN_{*i*} = Abundância específica por número de presa (*i*)

%PW_{*i*} = Abundância específica por peso de presa (*i*)

$$\%PA_i = \frac{\sum_{j=1}^n (\%A_{ij})}{ni}$$

%A_{*ij*} é a abundância (por número ou peso) de categoria de presa (*i*) na amostra de estômago (*j*)

Para determinar a Amplitude de Nicho e consequentemente o grau de especialização dietética de cada espécie, foi utilizado o índice de Levin's (B_i) (1968).

$$B_i = \frac{1}{n-1} \left(\frac{1}{\sum P_{ij}^2} - 1 \right)$$

Onde:

B_i = Índice de Levin's do Predador i

n = Número de categorias de presa da dieta do predador i

P_{ij} = Proporção que o predador i utiliza a presa j .

Os valores do índice de Levin's (B_i) variam de 0 a 1, onde os que resultam em valores mais próximos de 0 apresentam dieta composta por poucas presas (mais especializada) e os que resultam em valores mais próximos de 1 demonstram dieta com muitas presas (mais generalista). Ambos os índices (B_i e o PSIRI%) foram calculados também para machos e fêmeas, jovens e adultos das duas espécies para testar se há algum tipo de especialização sexual ou ontogenética.

Para quantificar a especialização individual de cada espécie e o grau de similaridade das dietas em pares em nível intra-específico utilizou-se o package R Individual Specialization (RInSp) (ZACCARELLI, 2013). Foram calculados: O índice de similaridade proporcional PS_i (BOLNICK et al., 2002) para quantificar a sobreposição entre a dieta do indivíduo i e a dieta geral da população. Valores tendendo a 0 apresentam pouca sobreposição alimentar com a população, enquanto que aqueles que terão pontuações tendendo a 1 apresentam grande sobreposição com a população. O grau de especialização intrapopulacional (IS) também foi calculado pela média de PS_i para todos os indivíduos (BOLNICK et al., 2002). A largura de nicho total (TNW) também calculada juntamente com o índice de Shannon-Weaver como proxy (ROUGHGARDEN, 1972; BOLNICK et al., 2002). O TNW foi dividido em dois componentes: o componente dentro do indivíduo (WIC) e o componente entre indivíduos (BIC). A razão WIC / TNW é uma medida de especialização individual e varia de 0 a 1, assumindo valores mais baixos no caso de baixa sobreposição de dieta entre indivíduos e altos níveis de variação inter individual dentro da população (BOLNICK et al., 2002). A significância estatística de ambos WIC / TNW e PS_i foi

avaliada por meio de reamostragem de Monte Carlo com 999 populações simuladas do conjunto de dados original, reproduzindo uma distribuição de modelo nula (BOLNICK et al., 2002). Todos os cálculos foram aplicados para as duas espécies de *Pseudobatos*.

A posição trófica foi determinada usando a equação de Christensen & Pauly (1992). A posição trófica das presas (PT_j) foi baseada em Ebert & Bizarro (2007) que compilaram os valores de diversos trabalhos das presas para as raia.

$$PT = 1 + \left(\sum_{j=1}^n CD_{ij} \times PT_j \right)$$

Onde:

DC_{ij} = composição da dieta, é a proporção de presa (j) na dieta da espécie (i),

PT_j = é o nível trófico da presa (j),

n = é o número de categorias de presas no sistema.

Para as análises de comparação da ecologia trófica entre as duas espécies (*P. percellens* e *P. horkelii*) utilizamos o índice de Sobreposição de Nicho Schoener (S) considerando os valores de importância de cada presa. O índice vai de 0 a 1, sendo considerado sobreposição significativa quando $S \geq 0.6$ (SCHOENER, 1968). Foi utilizado o package Spaa no ambiente R.

Análises multivariadas foram conduzidas para testar estatisticamente se a composição da dieta diferia entre as variáveis. A análise de similaridade (ANOSIM) foi usada para testar a diferença na composição da dieta entre as espécies e também as diferenças sexuais e ontogenéticas. A análise de porcentagem de similaridade (SIMPER) foi calculada para identificar quais são os itens alimentares que contribuíram mais para a dissimilaridade, ou seja, indica o grau em porcentagem da dissimilaridade da dieta. Todos os testes estatísticos foram aplicados para as diferenças entre as duas espécies e também entre o sexo e o estágio de maturação da mesma espécie (CLARKE & WARWICK, 2001).

Gráficos de escalonamento multidimensional foram feitos para a visualização dos grupos. As separações entre grupos e a similaridade da dieta foram analisadas por análise de escala multidimensional não métrica (NMDS). O NMDS fornece uma

representação gráfica bidimensional das dietas entre espécies e entre as segregações por sexo e ontogenia das raias-viola (CLARKE & WARWICK, 2001), a medida de similaridade para as comparações foi de Bray-Curtis. Todas as análises foram feitas no ambiente R.

No caso da comparação entre espécies, pelo fato de o nível de refinamento dos itens alimentares de *P. percellens* e *P. horkelii* não estarem equiparados, e a fim de executar comparações justas, o presente trabalho nivelou o grau de refinamento dos itens alimentares das duas espécies, por isso agrupou as grandes categorias (Crustáceos, Teleósteos, Cefalópodes e Poliquetas) para calcular ANOSIM e gerar os gráficos NMDS.

4. Resultados

4.1 - Caracterização da amostra

Foram analisados 500 estômagos de *Pseudobatos percellens* (Figura 5) (179 fêmeas, entre 271 e 924 mm CT, 35,8% da amostra; e 321 machos, entre 260 e 954 mm CT, 64,2% da amostra). Os 260 jovens (entre 271 e 625 mm CT) corresponderam a 52% da amostra, já os 240 adultos (entre 584 e 954 mm CT) representaram 48% do amostrado. A amplitude do CT dos indivíduos amostrados variou, em sua maioria, de 400 a 700 mm, com predomínio das classes de comprimento entre 500 e 600 mm CT (328 exemplares, ou 65,6% da amostra da espécie) (Figura 6). Apenas seis exemplares não apresentaram conteúdo estomacal (1,2%), sendo 3 machos e 3 fêmeas, 2 jovens e 4 adultos.

Quanto a *Pseudobatos horkelii* (Figura 7) foram analisados 108 estômagos, (52 fêmeas, entre 478 e 982 mm CT, 48,1% da amostra da espécie; e 56 machos, entre 500 e 1018 mm CT, 51,9%). 69 indivíduos jovens (entre 478 e 697 mm CT) perfizeram 63,9% da amostra e 39 adultos (670 a 1018 mm CT) foram 36,1%. Todos os estômagos analisados continham alimento. A amplitude de CT dos indivíduos variou majoritariamente de 600 a 700 mm CT (84 exemplares, ou 77,8% da amostra para esta espécie) (Figura 8).



Figura 5 - Exemplar de *Pseudobatos percellens* capturado pela frota de parelhas na plataforma continental de São Paulo e utilizado no presente estudo. Foto: Camila M. H. Santos.

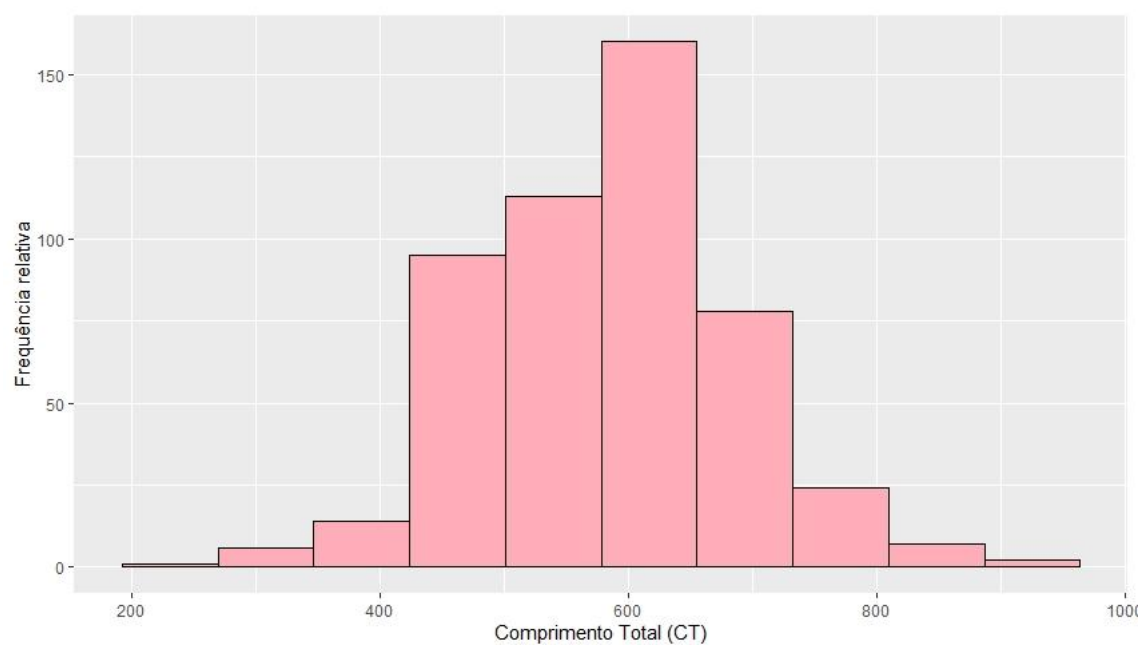


Figura 6. Indivíduos por classes de comprimento da amostra de *Pseudobatos percellens* coletados na plataforma continental de São Paulo.



Figura 7 - Exemplar de *Pseudobatos horkelii* capturado pela frota de parelhas na plataforma continental de São Paulo e utilizado no presente estudo. Foto: Camila M. H. Santos.

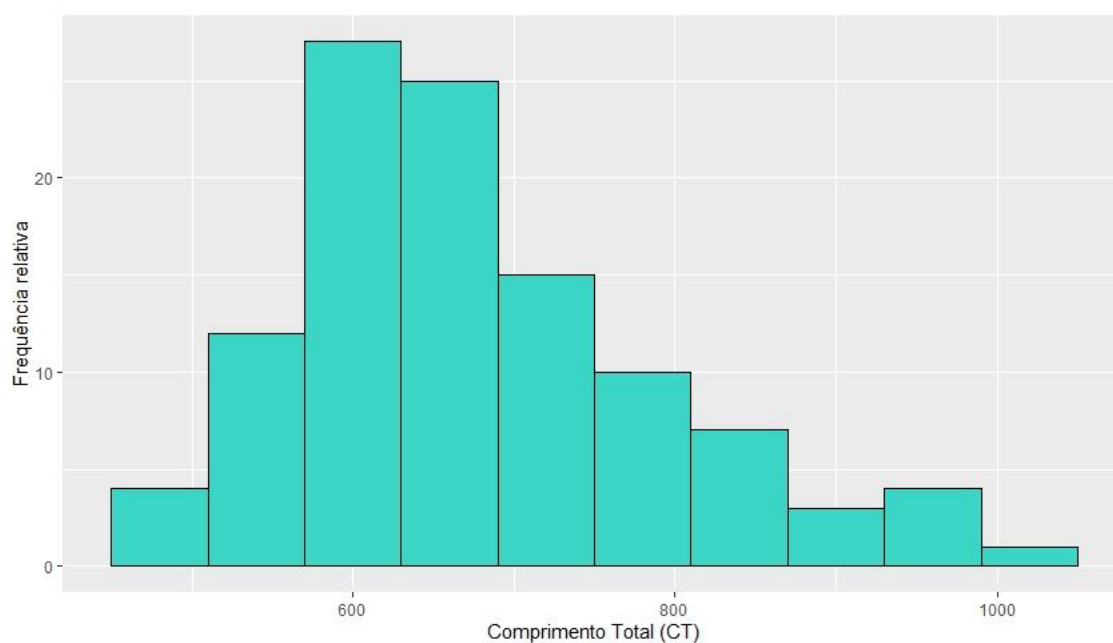


Figura 8. Indivíduos por classes de comprimento da amostra de *Pseudobatos horkelii* coletada na plataforma continental de São Paulo.

4. 2 - Hábito alimentar de *Pseudobatos percellens*

As análises do conteúdo estomacal de *P. percellens* revelaram 26 categorias de presas, dentre as quais foram identificadas 11 em nível de espécie, cinco gêneros, três famílias, seis altos níveis taxonômicos não identificados, e uma categorizada como Material Orgânico não Identificável. Entre os itens alimentares encontrados, 17 pertencem a Crustacea, seis são espécies de Teleósteos, apenas uma espécie de Cefalópode e um morfotipo de Poliqueta. Em termos importância relativa %PSIRI das grandes categorias, *P. percellens* se alimenta principalmente de Crustáceos com 70,9%, seguido de Teleósteos com 27,9%. Cefalópodes e Poliquetas tiveram valores menores de contribuição para a dieta com %PSIRI de 0,7% e 0,23%, respectivamente. Dentre os Crustáceos, uma espécie de camarão, *Acetes americanus* se mostrou o item mais importante na dieta, com %PSIRI correspondendo a 29,2%. A segunda presa mais importante foi outra espécie de camarão, *Ogyrides alphaerostris*, com %PSIRI de 14,7%. Sobre os Teleósteos, o maior índice de importância refere-se à categoria “Teleósteo não identificado”, com %PSIRI de 11,6%. Além disso, uma espécie se destacou pela recorrência nos estômagos, *Dactylopterus volitans* (%PSIRI = 10,3%) sendo a quarta espécie mais importante para a dieta dentre todos os itens. Os demais resultados da dieta estão apresentados na Tabela 1 e Figura 9. A amostra total, portanto, atingiu número satisfatório na curva de acumulação de espécimes (Figura 7).

Tabela 1 – Itens alimentares de *Pseudobatos percellens* coletada na plataforma continental de São Paulo e os respectivos dados de índice Numérico (%N), Gravimétrico (%W), Frequência de Ocorrência (%FO) e Índice de Importância Relativa Presa-específica (%PSIRI).

Categorias de Presa		%N	%W	%FO	%PSIRI
Táxon	Espécies				
Família Sergestidae	<i>Acetes americanus</i>	46,51	12,03	57,49	29,27
	<i>Ambidexter symmetricus</i>	9,10	2,66	12,75	5,88
Brachyura	Brachyura NID	1,42	6,23	17,00	3,83

Família Portunidae					
	<i>Callinectes danae</i>	0,23	2,39	2,83	1,31
	<i>Cronius ruber</i>	0,16	0,65	2,02	0,41
Subordem Dendrobranchiata					
	Dendrobranchiata sp.1	2,41	0,45	2,83	1,43
	Dendrobranchiata sp.2	0,22	0,32	1,42	0,27
	Dendrobranchiata NID	0,42	0,81	3,64	0,62
Família Hippidae					
	<i>Emerita brasiliensis</i>	0,04	0,20	0,61	0,12
Família Inachoididae		0,01	0,00	0,20	0,01
Família Pasiphaeidae					
	<i>Leptochela</i> sp.	6,74	1,58	8,10	4,16
Família Ogyrididae					
	<i>Ogyrides alphaerostris</i>	24,18	5,29	32,19	14,73
Família Palaemonidae		2,60	1,43	8,91	2,02
Família Processidae		0,09	0,06	0,81	0,08
Família Penaeidae					
	<i>Rimapenaeus constrictus</i>	2,55	3,35	10,93	2,95
	<i>Xiphopenaeus kroyeri</i>	0,39	3,64	3,85	2,02
Família Squillidae					
	<i>Squilla</i> sp.	0,30	3,30	4,45	1,80
TOTAL CRUSTACEA		97,40	44,40	86,64	70,90
Família Engraulidae					
	<i>Anchoa</i> sp.	0,04	1,96	0,61	1,00
Família Dactylopteridae					
	<i>Dactylopterus volitans</i>	0,50	20,11	5,47	10,30
Família Batrachoididae					
	<i>Porichthys porosissimus</i>	0,04	7,38	0,61	3,71
Família Tetraodontidae		0,01	0,29	0,20	0,15
Família <u>Scorpaenidae</u>					
	<i>Scorpaena</i> sp.	0,03	2,27	0,40	1,15

Teleósteo NID		1,66	21,69	21,05	11,67
TOTAL TELEOSTEI		2,28	53,70	28,14	27,99
Família Loliginidae					
	<i>Doryteuthis pleii</i>	0,04	1,35	0,61	0,69
TOTAL CEPHALOPODA		0,04	1,35	0,61	0,69
Classe Polychaeta					
	Polychaeta NID	0,22	0,24	2,83	0,23
TOTAL POLYCHAETA		0,22	0,24	2,83	0,23
Material orgânico NID		0,07	0,32	1,62	0,19

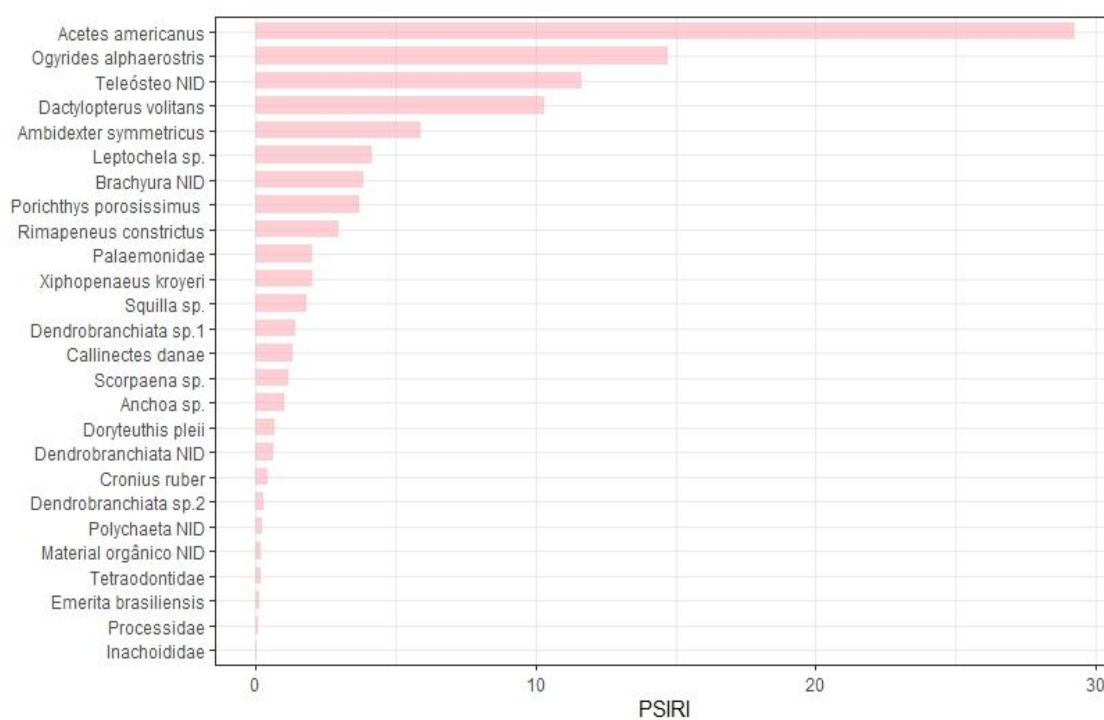


Figura 9- Índice de Importância Relativa Presa-específica %PSIRI de cada item alimentar da dieta de *Pseudobatos percellens* coletada na plataforma continental de São Paulo.

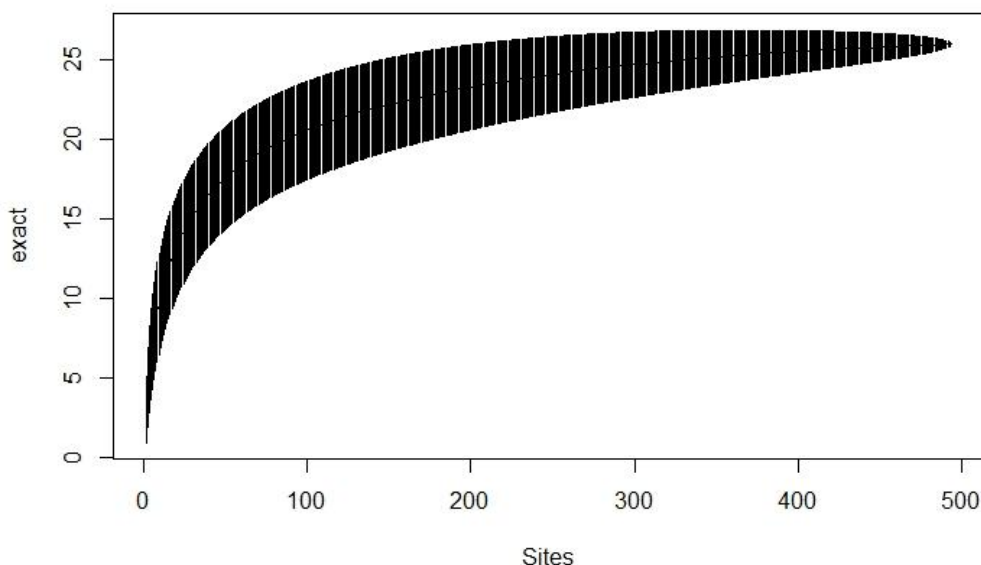


Figure 10. Curva de acumulação de espécimes da amostra de 500 exemplares de *Pseudobatos percellens* coletados na plataforma continental de São Paulo.

4.2.1 – Variação ontogenética na dieta de *Pseudobatos percellens*

A dieta dos 258 jovens da espécie *P. percellens* foi composta por 22 categorias de itens alimentares. A Importância Relativa de Presa-específica %PSIRI, nessa classe etária mostrou que Crustáceos apresentaram 87% e Teleósteos 12,6%, seguidos de Cefalópodes 0,02% e Poliquetas, com 0,36%. Os itens mais importantes para jovens foram duas espécies de camarões, *Acetes americanus* (%PSIRI = 35,9%) e *Ogyrides alphaerostris* (17,3%). Além destas, outra espécie de camarão que teve representatividade foi *Ambidexter symmetricus* com 6,36%. Quanto aos peixes, “Teleósteos NID” (%PSIRI = 7,8%) e *Dactylopterus volitans* (%PSIRI = 3,1%) foram os mais representativos.

No caso dos 236 adultos de *P. percellens* a dieta foi composta por 24 categorias de itens. Os valores de %PSIRI para Crustacea foram de 64,2%, e para os Teleósteos 34,4%. Cefalópodes 0,96% e Poliquetas 0,19% aparecem secundariamente com valores pouco representativos. Ao nível de espécie, *Acetes americanus* foi a presa mais importante, com %PSIRI de 26,3%, seguida por *Ogyrides alphaerostris* com 13,6%,

“Teleósteos NID” (%PSIRI = 13,5%) e *Dactylopterus volitans* (13,2%). Nesta faixa de tamanho aparece de forma representativa o teleósteo *Porichthys porosissimus* com 5% de %PSIRI. Os demais itens com seus respectivos níveis de importância para jovens e adultos estão na Figura 11.

Estatisticamente, a diferença entre dieta e a ontogenia foi significativa com (ANOSIM $R = 0.09$; $P < 0.01$), assim como, é reafirmado pela completa sobreposição dos adultos para com os jovens visualizada no escalonamento multidimensional não-métrico (nMDS) na Figura 12. O teste SIMPER resultou em 4 categorias que mais contribuíram para a dissimilaridade: ‘*Acetes americanus* com 39%, “*Ogyrides alphaerostris*” 60,2%, “*Ambidexter symmetricus*” 69,8% e “*Leptochela* spp.” com 75,9%.

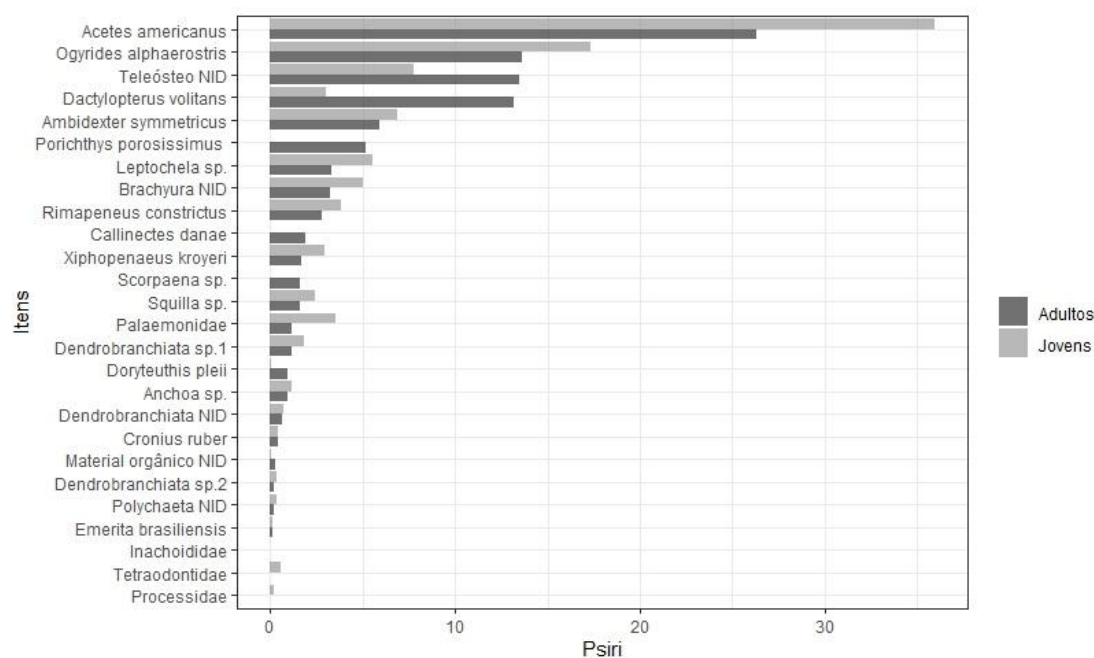


Figura 11- Índice de Importância Relativa Presa-específica %PSIRI de cada item alimentar dos jovens e adultos de *Pseudobatos percellens* coletadas na plataforma continental de São Paulo.

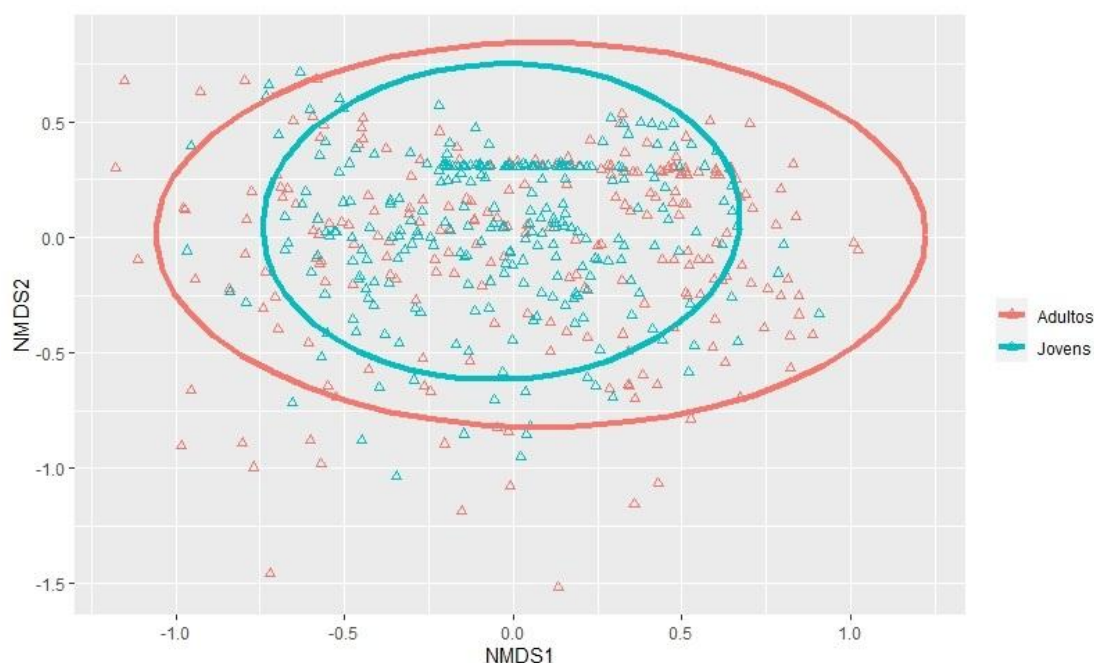


Figura 12 - Resultados das análises de escalonamento multidimensional não métricas (nMDS) realizadas em matrizes de distância da composição da dieta *Pseudobatos percellens* entre a ontogenia dessa espécie coletada na plataforma continental de São Paulo.

4.2.2 - Variação sexual na dieta de *Pseudobatos percellens*

O conteúdo estomacal de 176 fêmeas revelou 22 categorias de itens alimentares. Crustáceos apresentaram %PSIRI de 72% e Teleósteos de 25%. Secundariamente Cefalópodes com 1,7% e Poliquetas com 0,06%. Para este sexo, os itens com maior índice de importância foram *Acetes americanus* (%PSIRI = 29,2%) e *Ogyrides alphaerostris* (12,9%). Quanto aos Teleósteos, *Dactylopterus volitans* foi o terceiro item com maior índice de importância (%PSIRI = 12,4%) e os “Teleósteos NID” aparecem com %PSIRI de 11,4%.

Machos exibiram 26 categorias de itens. Crustacea mais uma vez predomina com importância relativa %PSIRI de 69,9% e os Teleósteos com 29,8%. Cefalópodes 0,04% e Poliquetas com 0,11% completam as grandes categorias, em menor escala. O item mais importante entre machos é composto por *Acetes americanus* (%PSIRI = 29,4%) e *Ogyrides alphaerostris* (15,8%) seguido por “Teleósteos NID” (%PSIRI =

11,9%) e *Dactylopterus volitans* (9,0%). Os demais itens com seus respectivos níveis de importância para fêmeas e machos estão na Figura 13.

O teste estatístico foi significativo para a relação entre o sexo e a dieta ($R = 0.03$; $P < 0.05$) o valor da estatística ANOSIM indica que quase não há uma diferença entre a dieta de fêmeas e machos dessa espécie, como evidenciado pela disposição dos grupos no escalonamento multidimensional não-métrico (nMDS) (Figura 14). Já o teste SIMPER indicou que as categorias que contribuíram para a pequena dissimilaridade entre o sexo foram ‘*Acetes americanus* com 38,7%, “*Ogyrides alphaerostris*” 59,2%, “*Ambidexter symmetricus*” 68,5% e “*Leptochela* spp.” 74,4%.

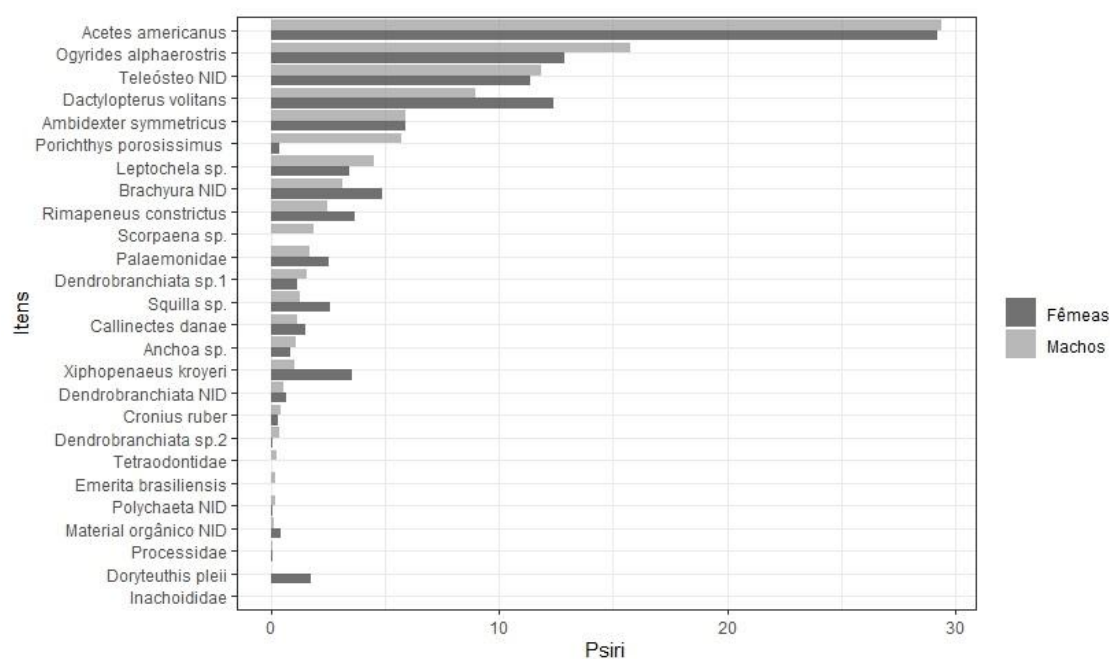


Figura 13- Índice de Importância Relativa Presa-específica PSIRI% de cada item alimentar que compõe a dieta dos machos e fêmeas de *Pseudobatos percellens* coletadas na plataforma continental de São Paulo.

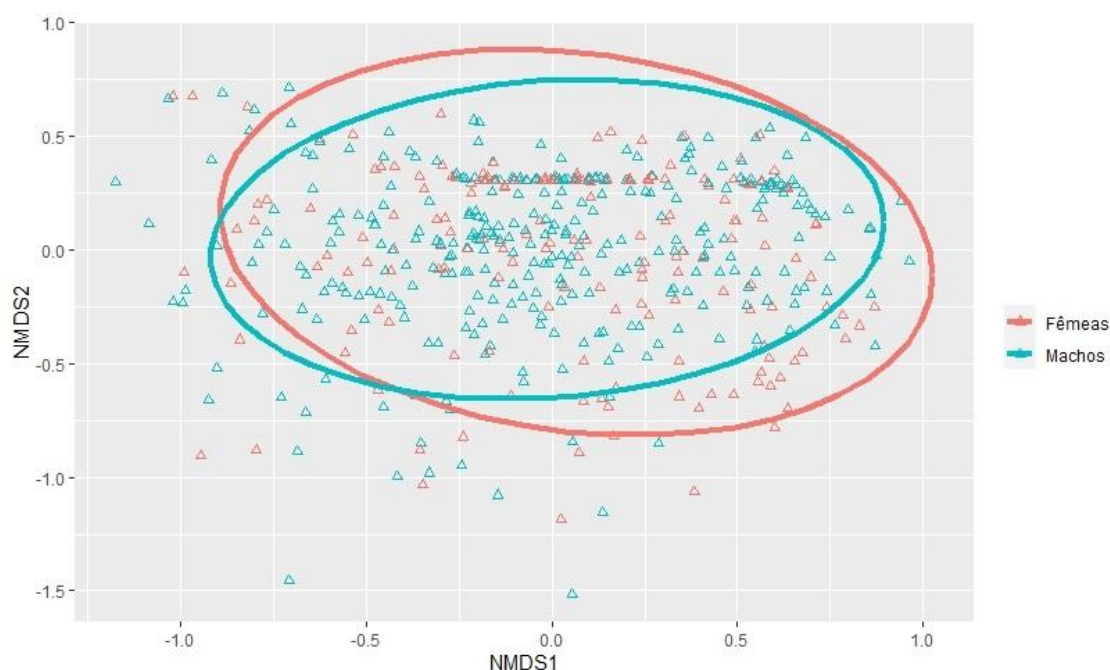


Figura 14 - Resultados das análises de escalonamento multidimensional não métricas (nMDS) realizadas em matrizes de distância da composição da dieta entre o sexo da espécie *Pseudobatos percellens* coletada na plataforma continental de São Paulo.

4.2.3 - Amplitude de nicho de *Pseudobatos percellens*

O resultado do índice de Levin's, se tratando da população total de *P. percellens* foi $B_i = 0,24$ valor que indica que essa espécie é especialista em poucas presas, como já se pode observar pela grande importância de apenas dois crustáceos na sua dieta. Entretanto a amplitude da dieta no caso das fêmeas foi $B_i = 0,30$ e machos $B_i = 0,26$, os índices foram semelhantes, bem como entre jovens $B_i = 0,22$ e os adultos $0,27$, confirmando o hábito especialista da espécie quanto aos recursos consumidos na área estudada.

4.2.4 - Especialização individual de *Pseudobatos percellens*

Os resultados demonstram baixa similaridade proporcional (PS_i) de *P. percellens* ($PS_{ij} = 0,229 - p < 0,01$) e alto Araújo's índice ($E = 0,77$). Já os valores de IS ($0,34$), indicaram que individualmente, existem diferenças nas presas consumidas, o que nos

leva a inferir que essa população de raia-viola não se sobrepõe intra especificamente na plataforma continental de São Paulo.

Os resultados de Total Niche Width (TNW) para a população de *P. percellens* foi 1,67, Within-individual component (WIC) = 0,586, Between-individual component (BIC) = 1,08, $WIC/TNW = 0,35$ - $p < 0,0009$ (Figura 15). Os valores apresentados trazem uma evidencia de alto grau de especialização, sendo então, a população de *P. percellens* considerada especializada individualmente.

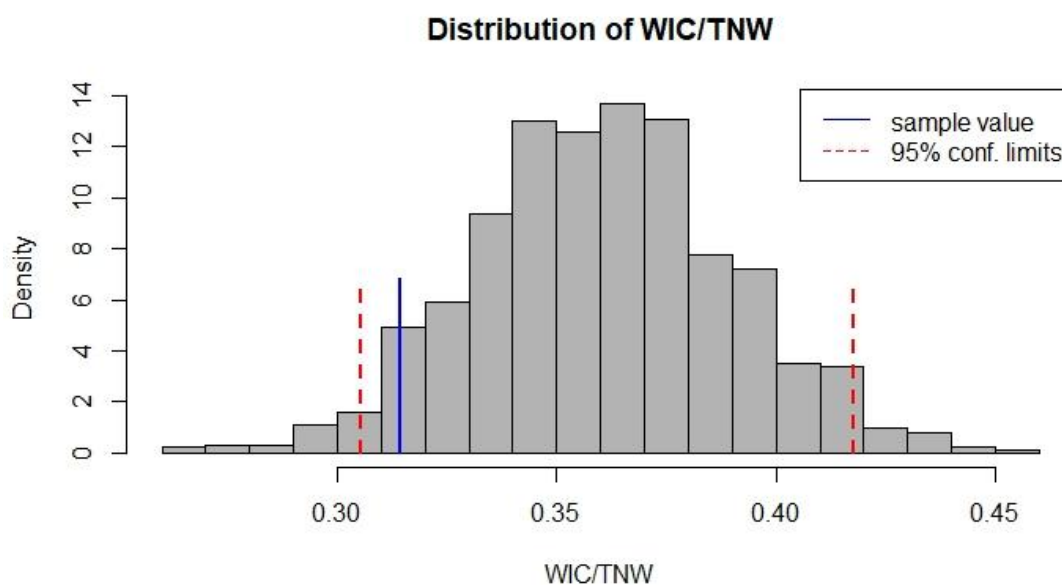


Figura 15 – Histograma de distribuições de componentes intra-individuais / largura de nicho trófico (WIC / TNW) com reamostragem de Monte Carlo da *Pseudobatos percellens* coletada na plataforma continental de São Paulo, as linhas pontilhadas vermelhas mostram os limites de confiança de 95% da distribuição simulada, a linha sólida vertical mostra o valor do índice real para os dados originais.

4.2.5 - Posição trófica de *Pseudobatos percellens*

A posição trófica de *P. percellens* foi $PT = 3,71$, resultado que indica que ela ocupa o terceiro nível na cadeia trófica e é considerada uma espécie meso-predadora. Sobre as posições tróficas na ontogenia, os jovens apresentaram o $PT = 3,66$ e os adultos $PT = 3,78$.

4.3. - Hábito alimentar de *Pseudobatos horkelii*

Nesta espécie foram encontrados 14 itens alimentares, das quais cinco foram possíveis identificar até o nível de espécie, um até gênero, um até família, seis em altos níveis taxonômicos não possíveis de identificar, e um categorizado como Material Orgânico não identificável. Entre os itens alimentares encontrados, dez espécies de Crustáceos, um morfotipo de Poliquetas, somente uma espécie de Cefalópode e de um categorizado como Teleósteo não identificado. Pelos valores de %PSIRI para as grandes categorias, *P. horkelii* alimenta-se principalmente de Crustáceos (%PSIRI = 77,03%), seguido de Teleósteos (13,4%). Poliquetas e Cefalópodes tiveram menores valores de importância (2,0% e 0,2%, respectivamente). Dentre os Crustáceos os maiores valores de importância relativa observados, se referem a “Crustácea NID” com 29,84% e “Dendrobranchiata NID” (19,83%). O camarão *Rimapenaeus constrictus* (%PSIRI = 7,06%) e o crustáceo braquiúro *Cronius ruber* (4,75%) também se destacaram na dieta da espécie. Quanto aos Teleósteos, não foi possível a identificação em nível específico por conta do avançado grau de digestão, mas foram encontrados 42 espécimes (com base em vestígios de coluna individualizados), totalizando um %PSIRI de 13,45%, sendo o terceiro item alimentar mais importante. Os demais resultados estão na Tabela 2 e na Figura 16. A amostra total também atingiu a assíntota na curva de acumulação de (Figura 17).

(Tabela 2) – Os Itens alimentares de *Pseudobatos horkelii* coletada na plataforma continental de São Paulo e os respectivos dados de índice Numérico (%N), Gravimétrico (%W), Frequência de Ocorrência (%FO), Índice de Importância Relativa Presa-específica (%PSIRI).

Categorias de presas		%N	%W	%FO	%PSIRI
Táxon	Espécies				
Família Sergestidae	<i>Acetes americanus</i>	4,78	1,06	10,19	2,9
Infraordem Brachyura	Brachyura NID	3,8	4,73	19,4	4,27
Família Portunidae	<i>Cronius ruber</i>	3,61	5,89	11,1	4,75

Subfilo Crustácea					
	Crustácea NID	27,02	32,67	41,7	29,8
Subordem Dendrobranchiata					
	Dendrobranchiata NID	28,78	10,88	37,04	19,8
Família Ogyrididae					
	<i>Ogyrides alphaerostris</i>	3,90	0,31	7,41	2,1
Família Palaemonidae		6,44	1,71	9,26	4,1
Família Penaeidae					
	<i>Rimapenaeus constrictus</i>	8,78	5,34	20,4	7,1
Subordem Pleocyemata					
	Pleocyemata NID	0,20	0,01	0,93	0,10
Família Squillidae					
	<i>Squilla</i> sp.	0,68	3,48	5,56	2,08
TOTAL CRUSTACEA		88,00	66,07	90,73	77,03
Teleostei NID		4,10	22,81	26,85	13,45
TOTAL TELEOSTEI		4,10	22,81	26,85	13,45
Família Loliginidae					
	<i>Doryteuthis plei</i>	0,39	0,01	2,78	0,20
TOTAL CEPHALOPODA		0,39	0,01	2,78	0,20
Classe Polychaeta					
	Polychaeta NID	3,02	0,97	19,4	2,00
TOTAL POLYCHAETA		3,02	0,97	19,4	2,00
Material Orgânico NID		4,49	10,14	12,0	7,31

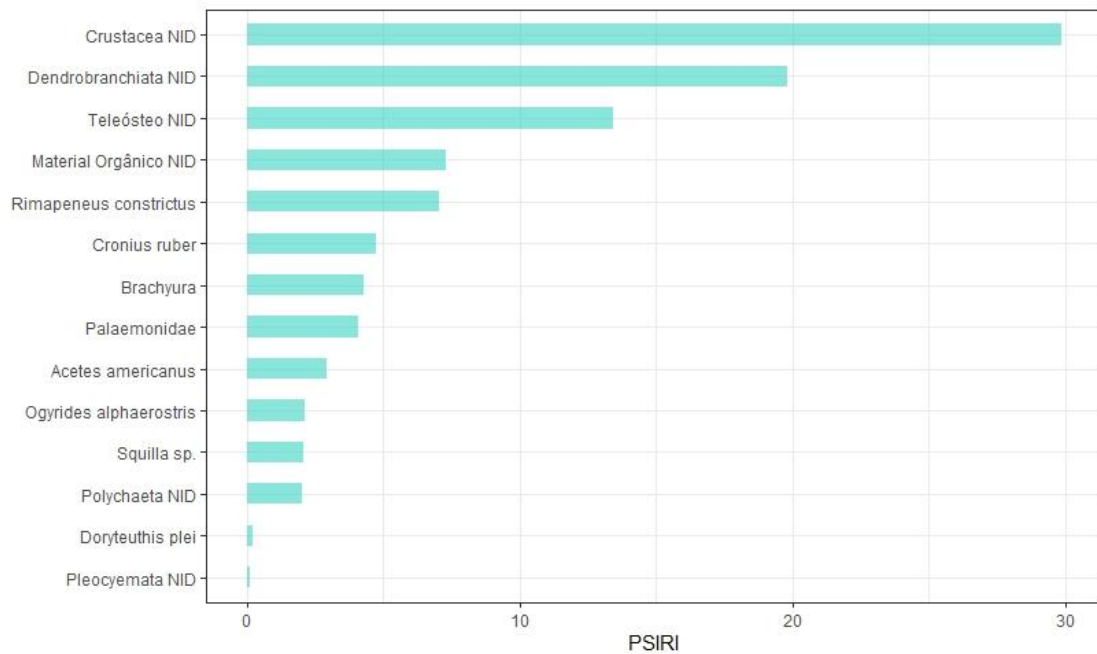


Figura 16 - Índice de Importância Relativa Presa-específica %PSIRI de cada item alimentar que compõe a dieta de *Pseudobatos horkelii* coletada na plataforma continental de São Paulo.

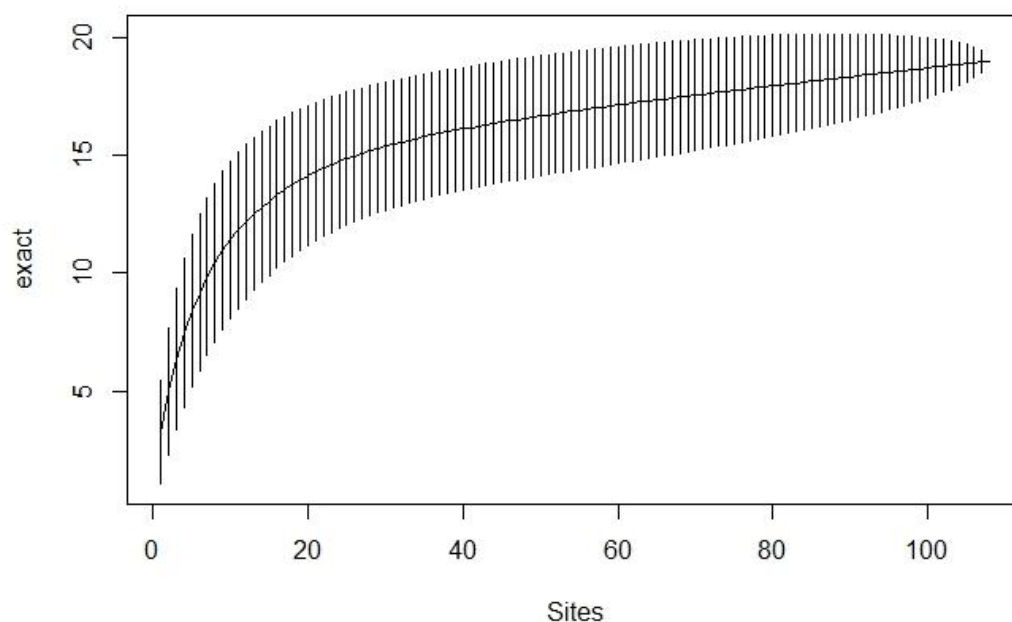


Figure 17. Curva de acumulação de espécimes da amostra de 108 exemplares de *Pseudobatos horkelii* coletados na plataforma continental de São Paulo.

4.3.1 - Variação ontogenética na dieta de *Pseudobatos horkelii*

Os 69 jovens de *P. horkelii* apresentaram todos os 14 itens alimentares registrados nesta espécie. Em termos de índice de importância relativa %PSIRI para as categorias, os Crustáceos representaram 84,6% e os Teleósteos 7,3%. Poliquetas (1,4%) e Cefalópodes (0,1%) são menos importantes. Os itens alimentares com os maiores índice de importância foram “Crustacea NID” (%PSIRI = 31,7%) e “Dendrobranchiata NID” (24,3%). O camarão *Rimapenaeus constrictus* apresentou alto valor de importância (8,9%), assim como crustáceos da família Paleomonidae (6,6%).

Já os 39 adultos apresentaram 13 itens alimentares. A importância das quatro grandes categorias é similar ao observado na espécie. Crustáceos exibiram %PSIRI = 70,4% e os Teleósteos 18,4%. Poliquetas (2,9%) e Cefalópodes (0,4%) foram secundários. Já ao nível de itens alimentares, “Crustacea NID” demonstrou o maior valor de importância relativa %PSIRI (28,7%), seguido de “Dendrobranchiata NID” (16,5%), crustáceo braquiúro *Cronius ruber* (8,2%), e de “Brachyura NID” (6,0%). Os demais itens com seus respectivos níveis de importância (%PSIRI) dos jovens e adultos de *P. horkelii* estão na Figura 18.

Os valores de ANOSIM encontrados para a ontogenia foram pouco significativos e não demonstraram diferença ($R = 0.034$; $P < 0.05$). O escalonamento multidimensional não métrico (nMDS) demonstrou que jovens e adultos não se diferenciam em dois grupos (Figura 19). O SIMPER demonstrou a diferença percentual pelos quatro itens que mais contribuíram para a dissimilaridade: “Dendrobranchiata NID” com 24,9%, “Crustacea NID” 49%, “Teleósteo NID” 71,4%, *Rimapenaeus constrictus* com 58,8%.

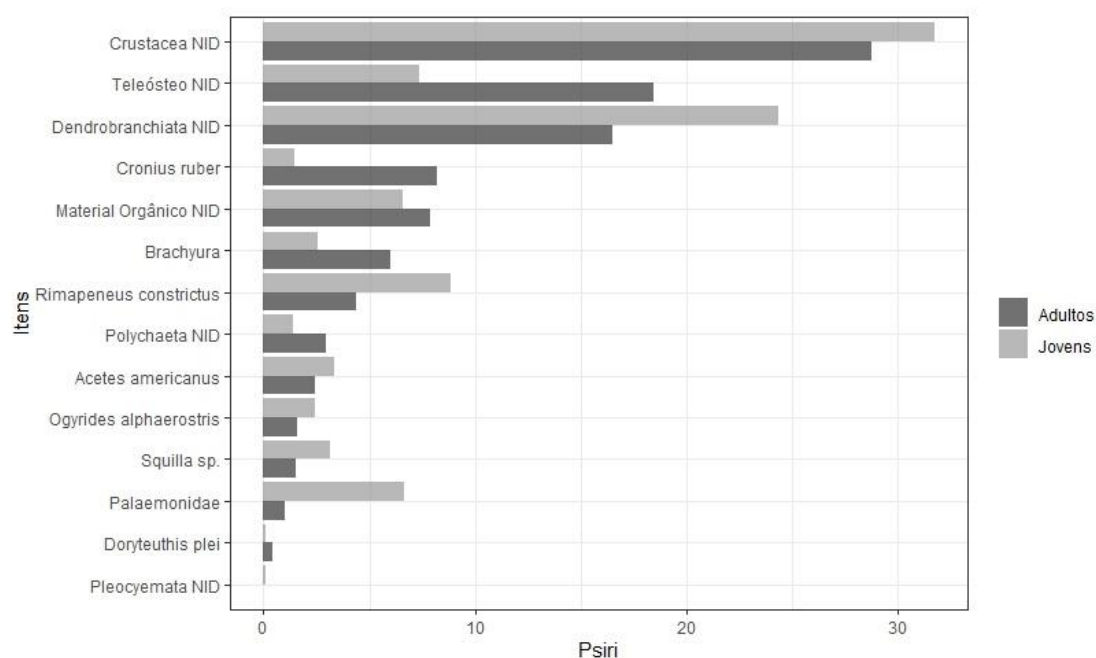


Figura 18 - Índice de Importância Relativa Presa-específica PSIRI% de cada item alimentar da dieta dos jovens e adultos de *Pseudobatos horkelii* coletada na plataforma continental de São Paulo.

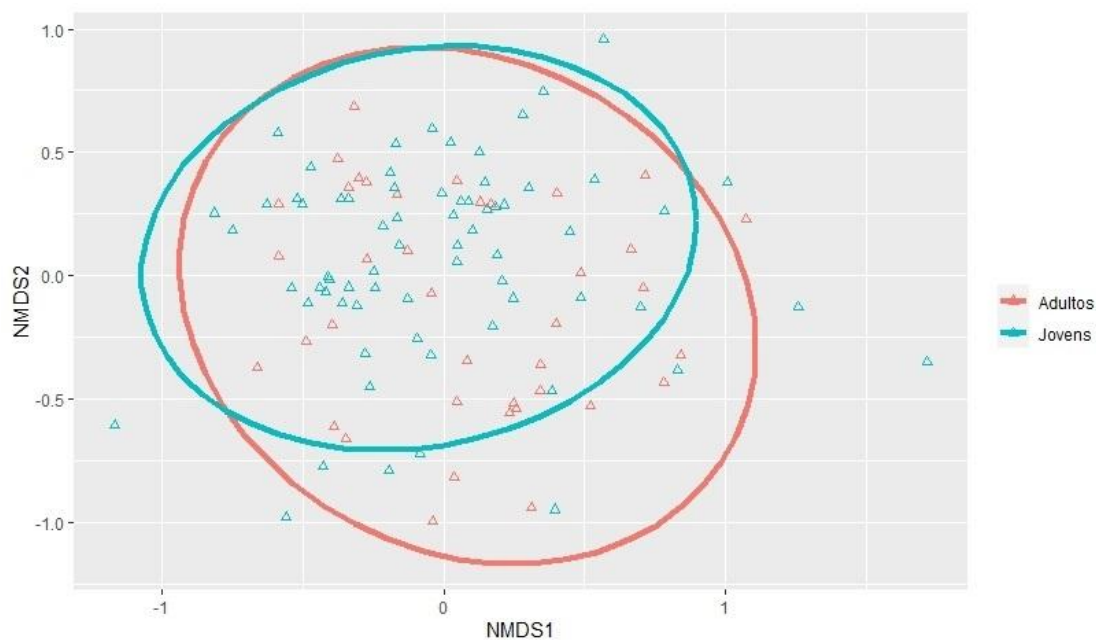


Figura 19 - Análise de escalonamento multidimensional não métricas (nMDS) realizadas em matrizes de distância da composição da dieta *Pseudobatos horkelii* entre a ontogenia dessa espécie coletada na plataforma continental de São Paulo.

4.3.2 - Variação sexual na dieta de *Pseudobatos horkelii*

As 52 fêmeas apresentaram 13 itens alimentares. Crustacea apresentou %PSIRI = 78,7% e os Teleósteos 10,9%, secundariamente, Poliquetas (1,2%) e Cefalópodes (0,1%). O item mais importante, dentre todos os itens, foi “Crustacea NID” (32,1%), seguido do “Dendrobranchiata NID” (19,8%). Duas espécies que também se destacaram foram *Cronius ruber* (7,5%) e a família de camarões Paleomonidae (4,7%).

Para os 56 machos, todos os 14 itens foram observados. Crustacea apresentou %PSIRI = 75,4% de importância e Teleósteos 16,0%. Poliquetas, com 2,7% e Cefalópodes 0,3% foram secundários proporcionalmente. A categoria “Crustacea NID”, também para os machos, exibiu maior valor de importância (27,8%), seguida de “Dendrobranchiata NID” (19,8%). Em nível específico, o camarão *Rimapenaeus constrictus* apresentou valor representativo (10,5%). Os demais valores de %PSIRI dos itens alimentares dos machos e fêmeas de *P. horkelii* estão na Figura 20.

Quando analisadas as diferenças estatísticas entre os sexos, o teste não foi significativo (ANOSIM $R = 0.002$; $P > 0.05$) entre machos e fêmeas. O escalonamento multidimensional não métrico (nMDS) demonstrou graficamente como os grupos (fêmeas e machos) se comportam (Figura 21). O teste SIMPER, não foi rodado nessa comparação, pois não é significativo, ou seja, não há nenhum grau de dissimilaridade.

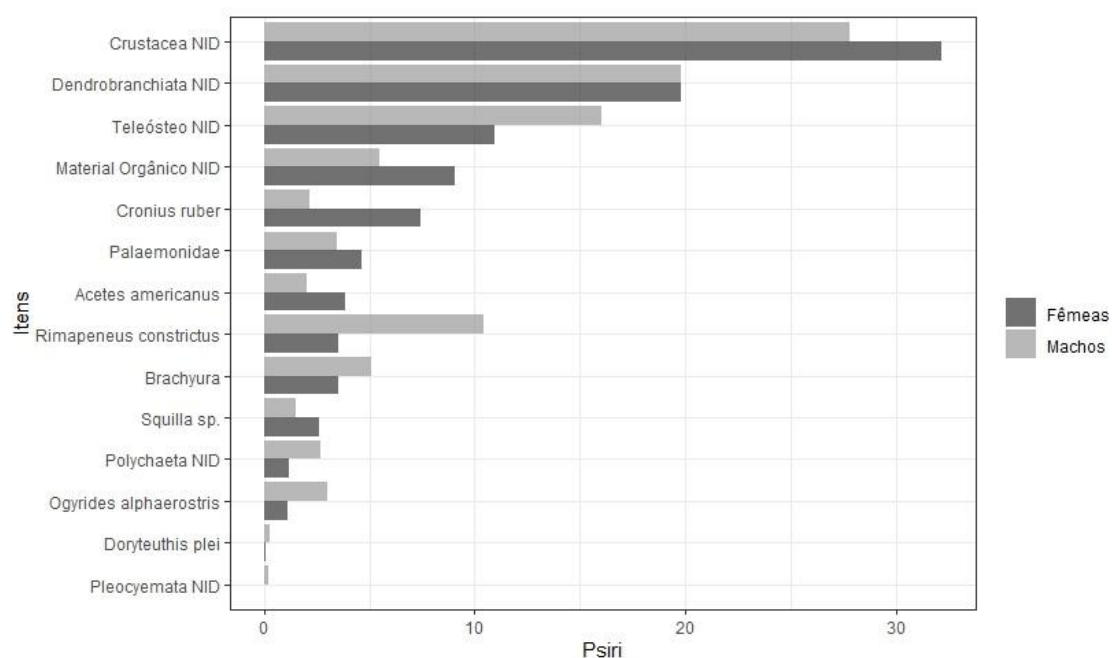


Figura 20 - Índice de Importância Relativa Presa-específica %PSIRI de cada item alimentar que compõe a dieta dos machos e fêmeas da espécie *Pseudobatos horkelii* coletada na plataforma continental de São Paulo.

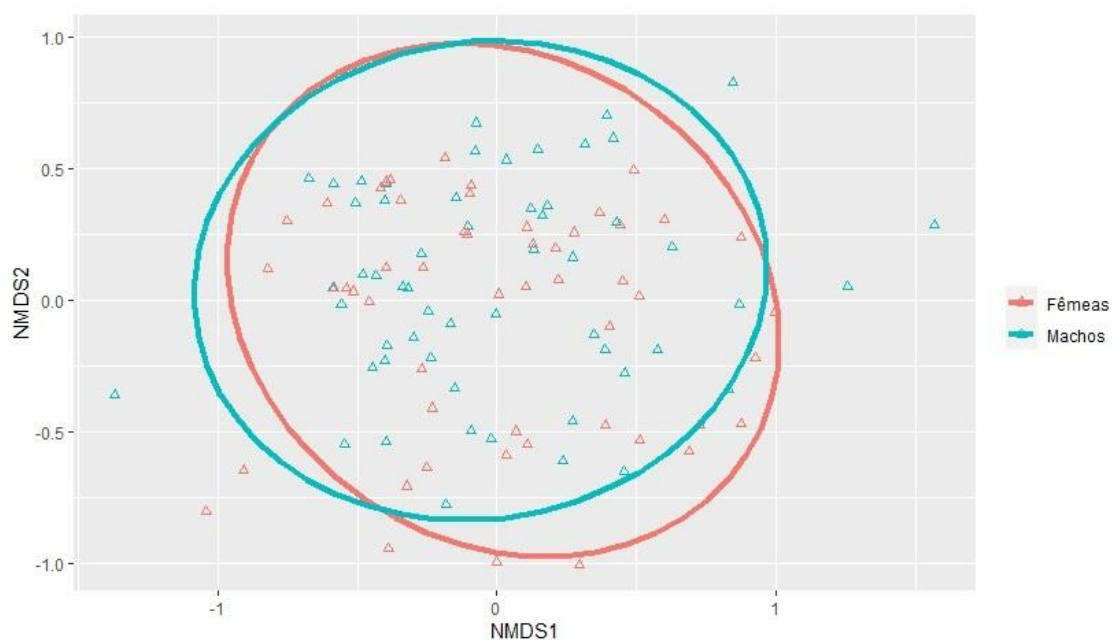


Figura 21 - Resultados das análises de escalonamento multidimensional não métricas (nMDS) realizadas em matrizes de distância da composição da dieta *Pseudobatos horkelii* entre o sexo dessa espécie coletada na plataforma continental de São Paulo.

4.3.3 - Amplitude de Nicho de *Pseudobatos horkelii*

O resultado da amplitude de nicho da população total de *P. horkelii* foi de $B_i = 0,44$, indicando que ela é especialista em poucas presas. No caso das fêmeas dessa espécie foi encontrado $B_i = 0,45$ e os machos $B_i = 0,35$, onde as fêmeas são consideradas mais próximas á generalistas que machos. Já na ontogenia, para os jovens o índice de Levin's foi $B_i = 0,34$ e para os adultos $B_i = 0,35$, sendo assim não houve variação na ontogenia na amplitude de nicho.

4.3.4 - Especialização individual de *Pseudobatos horkelii*

Os resultados da especialização individual para a espécies de raia-viola *P. horkelii* foi uma baixa similaridade proporcional ($PS_i = 0,21 - p < 0,01$) e alto Araújo's índice ($E = 0.79$) que corresponde também a dissimilaridade da população. Os resultados de IS ($0,29; p < 0,01$) indicaram baixa sobreposição individual na dieta.

A Largura Total de Nicho (TNW) para a população de *P. horkelii* foi de 2,01, Within-individual component (WIC) = 0,59134, Between-individual component (BIC) = 1,4166, a razão WIC/TNW com respaldo em Shannon-Winer de ($0,294 - p < 0,0009$) (Figura 22). A espécie *P. horkelii* é especializada individualmente, como avaliado por todos os valores dos índices, não indicando sobreposição dentro da população.

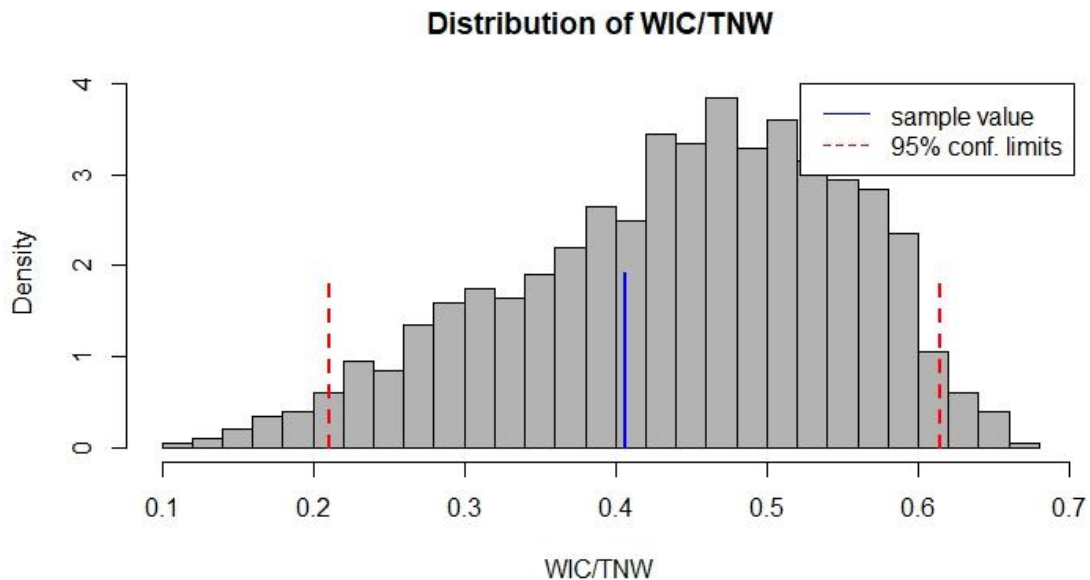


Figura 22 – Histograma de distribuições de componentes intra-individuais / largura de nicho trófico (WIC / TNW) com reamostragem de Monte Carlo da *Pseudobatos horkelii* na plataforma continental de São Paulo, as linhas pontilhadas vermelhas mostram os limites de confiança de 95% da distribuição simulada, a linha sólida vertical mostra o valor do índice real para os dados originais.

4.3.5 - Posição trófica de *Pseudobatos horkelii*

A posição trófica calculada para a espécie *P. horkelii* foi de $PT = 3,49$, a qual também se encaixa no terceiro nível da cadeia trófica, assim sendo, uma mesopredadora ou predadora de secundária que se alimenta de crustáceos e pequenos teleósteos. Para os jovens a posição trófica foi $PT = 3,48$ e os adultos $PT = 3,48$.

4.4 - Sobreposição trófica entre *Pseudobatos percellens* e *Pseudobatos horkelii*

Devido a pequeno grau de refinamento de identificação dos itens da *P. horkelii* comparada com *P. percellens*, o cálculo de sobreposição foi feito para as grandes categorias dos itens alimentares (Crustáceos, Teleósteos, Cefalópodes e Poliquetas) equiparando os níveis de identificação e o valor foi Schoener's foi $S = 0,85$ o qual indica grande sobreposição trófica entre as espécies. As análise estatísticas feitas para comparar as duas espécies com base nas grandes categorias foi significativa para essa

relação, (ANOSIM $R = 0.08$ $P < 0.01$) e resultou em pouca diferença entre as duas espécies, o NMDS demonstrou graficamente uma completa sobreposição de uma espécie na outra (Figura 23). Como houve agrupamento dos grandes grupos o teste SIMPER não foi calculado.

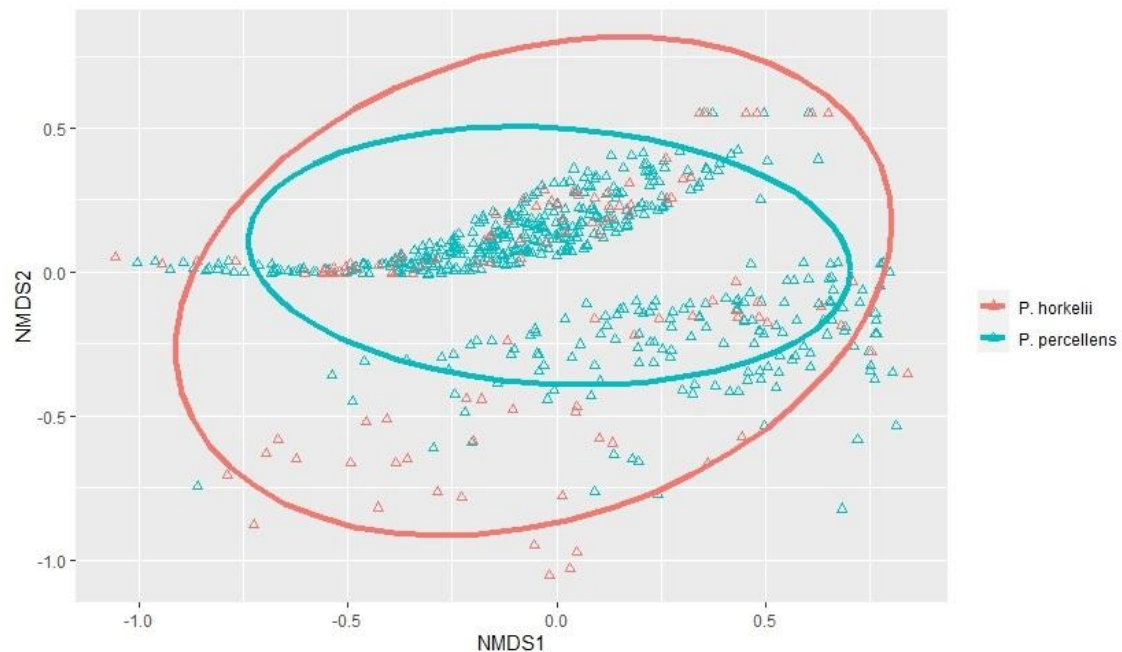


Figura 23 - Resultados das análises de escalonamento multidimensional não métricas (nMDS) realizadas em matrizes de distância da composição da dieta dos grandes grupos entre *Pseudobatos percellens* e *Pseudobatos horkelii* coletadas na plataforma continental de São Paulo.

5. Discussão

Os estudos de ecologia trófica têm sido amplamente utilizados para fins de comparação, sobretudo em espécies que compartilham habitat de forma simpátrica ou sintópica (ALBO-PUIGSERVER et al., 2015; KROETZ et al., 2017). As espécies aqui estudadas são muito similares morfológicamente, porém com distintas avaliações sob o seu estado de ameaça populacional no Brasil, onde *P. percellens* é avaliada como “VU” (Vulnerável) e *P. horkelii* como “CR” (Criticamente Ameaçada), de acordo com o ICMBio (Rodrigo Barreto, ICMBio, comunicação pessoal). Em nível global *P.*

percellens é listada como “EN” (Em Perigo) e *P. horkelii* como “CR” (Criticamente Ameaçada), segundo a IUCN (2021). Além disso, foram observadas nas duas espécies, diferentes taxas de migração e de variabilidade genética ao longo de suas distribuições no Brasil (CRUZ et al., 2021).

No presente estudo são apresentados resultados relativos ao nicho trófico e ao papel que ambas as espécies desempenham no ecossistema, informações de relevante importância considerando-se que estes dados são indisponíveis para estas espécies habitando na plataforma continental do Estado de São Paulo, uma área sob forte impacto da pesca. Ambas *Pseudobatos* possuem hábitos bentônicos, alimentando-se junto ao substrato (Gomes et al., 2010). Tais características são corroboradas no presente trabalho, através da análise do conteúdo estomacal, indicando a presença predominante de presas bentônicas em seus estômagos.

5.1 - Ecologia trófica de *Pseudobatos percellens*

Segundo os valores do Índice de Importância Relativa (%PSIRI), *P. percellens*, apresentou grande preferência por crustáceos em sua dieta. De maneira geral, dentro desse grupo, a presa mais importante foi *Acetes americanus*, uma pequena espécie de camarão demersal com aproximadamente 10 - 40 mm de comprimento total, comumente encontrada na região costeira de São Paulo (SIMÕES et al., 2013). Apesar de ser uma espécie pequena de camarão, essa presa foi a mais abundante em termos numéricos (%N) e em frequência de ocorrência (%FO). Portanto, foi o item com maior valor de importância para a dieta. Além disso, o gênero *Acetes* já foi reportado como item alimentar para *P. percellens* no Paraná (CARMO et al., 2015),

O segundo item que se destacou na dieta foi o camarão *Ogyrides alphaerostris* um pequeno carídeo também encontrado na costa de São Paulo associado ao ambiente demersal, habitando zonas de profundidade de 0,30 - 52 m (COSTA et al., 2000) coincidindo com a faixa de profundidade onde raias-viola se alimentam. No trabalho de Carmo et al. (2015) *O. alphaerostris* também foi encontrado como um dos três itens mais consumidos por *P. percellens* no Paraná (CARMO et al., 2015), evidenciando similaridades nos hábitos alimentares desta espécie em distintas localidades.

O segundo grande táxon em representatividade na dieta foi peixes Teleostei, com destaque para o peixe-falso-voador *Dactylopterus volitans*. Essa espécie de peixe habita

profundidade variando de 24 a 62 m (FIGUEIREDO & MENEZES, 1980), coincidindo com a batimetria em que a *P. percellens* ocorre e forrageia, segundo os dados do presente trabalho. Além disso, a maioria dos estômagos que continham essa espécie não apresentava outros itens e todos os espécimes da presa encontrados eram jovens e em 10 amostras apareceram aos pares (no mesmo grau de digestão). Tal observação indica ser esta espécie um recurso alimentar importante para *P. percellens* na costa de São Paulo, ainda que este padrão não tenha sido mencionado em outros estudos de alimentação que consideram *P. percellens* no Brasil (BORNATOWSKI et al., 2010; BORNATOWSKI et al., 2014c; CARMO et al., 2015; FREITAS, 2015).

Bornatowski et al. (2010) analisaram 84 estômagos de *P. percellens* no Sul do Brasil (Paraná) e observaram que a espécie se alimenta preferencialmente de crustáceos e pequenos teleósteos, sendo poliquetas presas secundárias. A ordem de preferência de presas das grandes categorias foi similar ao aqui observado (sendo a maior preferência por crustáceos, seguido por pequenos teleósteos). Em outro trabalho no Paraná, que comparou a ecologia trófica de 4 espécies de raias Bornatowski et al. (2014c) analisaram 105 estômagos de *P. percellens*, onde a predominância foi de *Callicnetes* sp. (66%IRI), espécie de caranguejo-azul que também foi encontrada no presente trabalho. Já Carmo et al. (2015) examinaram 62 estômagos de *P. percellens* na região estuarina do Paraná e os resultados indicaram ser esta espécie um predador especialista do pequeno camarão *Leptochela serratorbita*. Esse crustáceo também foi encontrado nos estômagos de *P. percellens* na costa de São Paulo pelo presente trabalho, apresentando um alto Índice Numérico (%N) (Tabela 1), porém não foi a sua presa de maior preferência como relatado por Carmo et al. (2015) no Paraná.

Em comparação a estudos da dieta de outras espécies de raias, no Rio de Janeiro, Viana & Vianna, (2014) analisaram o hábito alimentar da *Atlantoraja cyclophora*, encontrando como itens alimentares *Dactylopterus volitans*, *Acetes* sp. que foram os itens com maiores valores de importância para *P. percellens* estudada aqui. Já Gianeti et al. (2019) analisaram a dieta da raia-prego, *Hypanus guttatus* (Dasyatidae) em águas tropicais do Rio Grande do Norte (RN) e observaram o camarão *Ogyrides alphaerostris* como presa mais importante seguido por *Leptochela serratorbita*. Entretanto, o crustáceo *Acetes americanus* e o teleósteo *Dactylopterus volitans* apareceram em menores porcentagens (0,3% e 0,1%, respectivamente), em relação ao aqui observado, mas apontando para similaridade na diversidade de presas mais representativas

encontradas no presente trabalho. Em ambos os trabalhos citados, foi constatada uma semelhança nas presas consumidas pelas diferentes espécies de raias bentônicas, independente das reconhecidas diferenças entre as áreas geográficas e suas respectivas distintas condições climáticas e oceanográficas.

O baixo número de estômagos sem conteúdo (1,2%) aponta que a espécie exibe forrageia de forma contínua, ao contrário de muitos elasmobrânquios pelágicos, sobretudo tubarões (WETHERBEE & CORTÉS, 2004). Esse comportamento indica forte influência, por predação, da espécie a comunidade bentônica de fundos não consolidados, como são caracteristicamente na área de amostragem, evidenciando a sua importância nesse ecossistema (WETHERBEE & CORTÉS, 2004). Apesar do comportamento de alimentação contínua, a amplitude de nicho de *P. percellens* aqui estudada se mostrou é baixa ($B_i = 0,1$) indicando que a dieta é altamente especializada sobre poucas presas, fato este também encontrado por Bornatowski et al. (2014c) para essa espécie, onde o resultado do índice de Levin's foi ($B_i = 0.05$). As três presas mais representativas aqui encontradas têm seus hábitos de vida bentônicos (pequenos camarões) e bentônico-demersais (peixe-falso-voador). Considera-se, portanto que, dentro da área de estudo a espécie desempenha papel ecológico de destaque junto à comunidade demersal-bentônica.

As mudanças ontogenéticas nos hábitos alimentares são comumente observadas em várias espécies de predadores marinhos (EBERT, 2002; DALPONTI et al., 2018). Mudanças na demanda energética, velocidade de natação e experiência com presas são relacionadas ao crescimento de estruturas bucais como boca e dentes em função do aumento corporal. Isso possibilita que os indivíduos se alimentem de diferentes itens ao longo da vida, ou acrescentem novos itens à sua dieta (WOODWARD & HILDREW, 2002; WETHERBEE & CORTE'S, 2004).

Em *P. percellens* da plataforma continental de São Paulo aqui estudada, diferenças ontogenéticas foram observadas quanto à participação maior ou menor dos itens identificados para esta espécie como um todo, mas não alterações no tipo de presa. Crustáceos possuem maior proporção de importância em jovens do que em adultos. O oposto foi encontrado para teleósteos, estes com aumento no seu Índice de Importância Relativa em os adultos se comparados aos jovens. De acordo com Carrier et al. (2012), essa relação entre dieta e ontogenia é esperada, pois os adultos (com tamanho corpóreo

maior) se alimentam de presas maiores como geralmente são os teleósteos em relação a muitos grupos de invertebrados bentônicos, e que ocupam de forma mais uniforme tanto o ambiente bentônico quanto demersal ou pelágico. Enquanto os crustáceos, por exemplo, são menores em geral e mais associados ao substrato, sendo, portanto, preferenciais aos predadores de classes etárias menores. Esse padrão já foi relatado para *P. percellens* na Colômbia (POLO-SILVA & GRIJALBA-BENDECJ, 2019) e *P. productus* no Pacífico Norte oriental (VALENZUELA-QUIÑONEZ et al. , 2018).

Em termos estatísticos, a diferença na dieta entre os grupos jovens e adultos não foi robusta, mas pode-se observar completa sobreposição dos estágios de vida considerados. Essa sobreposição, confirmada pelos gráficos NMDS, demonstra que existem itens alimentares exclusivos em adultos. Apesar de esta diferença ser demonstrada mais nitidamente pelo viés dos índices (FO%, PSIRI%), ela indica variação ao longo da ontogenia dessa espécie. Ainda assim, este resultado não é suficiente para indicar que essa espécie realiza segregação ontogenética, seriam necessários dados mais refinados para corroborar essa hipótese.

Do ponto de vista da variação sexual na dieta, a distribuição espacial distinta entre machos e fêmeas (segregação sexual) em elasmobrânquios já é bem conhecida e pode ser fator determinante nas diferenças observadas na dieta entre os sexos. Fêmeas de muitas espécies migram para zonas costeiras com condições abióticas mais adequadas (especialmente águas mais quentes), que favorecem as condições fisiológicas para o parto (WEARMOUTH & SIMS, 2008). Quanto à variação sexual da dieta, o padrão de alimentação de *P. percellens* na área de estudo se manteve em relação à preferência alimentar por crustáceos e teleósteos para ambos os sexos, além disso, os valores de PSIRI% para cada item foi similar (Figura 14). A segregação sexual em *P. percellens* na plataforma continental de São Paulo não foi evidenciada com base nas amostragens, o que poderia parcialmente refletir nos dados aqui obtidos. Assim como, também não foi observada por Polo-Silva & Grijalba-Bendeck (2019) para esta mesma espécie na Colômbia, o mesmo se dando para *Pseudobatos glaucostigma* no Golfo da Califórnia, Pacífico Norte oriental (DE LA ROSA-MEZA et al. (2013).

A especialização individual é definida pela diversificação no uso de recursos no nível da população em função da variabilidade entre os indivíduos e uma população não é uma unidade homogênea, já que seus indivíduos não consomem os mesmos itens,

usam diferentes habitats e estão expostos a diferentes variáveis (BOLNICK et al., 2003). Além disso, uma população composta, em sua maioria, por indivíduos especializados traz mais *insights* sobre a estrutura e a dinâmica da teia trófica e as implicações que essas espécies podem ter no ecossistema (BOLNICK et al., 2011; TINKER et al., 2012; COSTA-PEREIRA et al., 2018). Essa perspectiva é um tanto negligenciada e poucos são os trabalhos que se atém a essa visão. Segundo uma revisão de especialização individual feita por Araújo et al. (2011) para 107 vertebrados, 97 espécies demonstraram indícios de especialização alimentar e há maior tendência para espécies que ocupam os níveis tróficos superiores.

No presente trabalho constatou-se a especialização individual alimentar em *P. percellens*, ou seja, a amostra de raia-viola não se sobrepõe entre si na plataforma continental de São Paulo. Até o momento, não foi publicado nenhum trabalho usando essa abordagem com a espécie em questão, sendo então, estas as primeiras evidências de que a raia-viola *P. percellens* desenvolveu uma relação trófica intra-específica independente, onde se constatou que essa amostra é heterogênea em termos alimentares.

Finalmente, a posição trófica relatada por Bornatowski et al. (2010) para *P. percellens* (PT= 3,7) no Paraná e Santa Catarina foi igual a aqui encontrada para plataforma continental de São Paulo, indicando que a espécie, desempenha papel ecológico de destaque como meso-predador de maneira homogênea ao longo de boa parte da plataforma continental do Sudeste e Sul do Brasil.

5. 2. - Ecologia trófica de *Pseudobatos horkelii*

Os valores de %PSIRI para esta espécie *P. horkelii* mostram que se alimenta principalmente de Crustáceos, seguido de Teleósteos. Outros invertebrados, como poliquetas e cefalópodes tiveram valores secundários, mostrando menor importância relativa. “Crustácea NID” exibe os maiores valores de importância relativa observados, e “Dendrobranchiata NID” aparece em seguida. O camarão *Rimapenaeus constrictus* e o crustáceo braquiúro *Cronius ruber* também se destacaram na dieta da espécie. Já os Teleósteos não foram identificados em nenhum nível taxonômico em função das condições de conservação da amostra (ver em Material e Métodos). Alguns crustáceos a identificação foi possível, como no caso do camarão *Rimapenaeus constrictus*. Esta é uma espécie relativamente grande (8,5-16,5 mm de comprimento) (GARCIA et al.,

2016), que possui distribuição ao longo da costa de São Paulo em profundidades que variam de 5 a 35m (HIROKI et al., 2011).

Um estudo sobre grupos tróficos de elasmobrânquios da plataforma continental interna do litoral norte de São Paulo realizado por Soares et al. (1992) analisou 31 estômagos de *P. horkelii*, encontraram crustáceos e poliquetas como os itens mais representativos na dieta. Os resultados aqui encontrados indicam grande preferência por crustáceos, seguido por teleósteos e por fim, poliquetas com os menores índices para a dieta.

Normalmente, a maioria das raia bentônico-demersais se alimenta, quando menores, principalmente de crustáceos bentônicos e à medida que crescem de tamanho, aumentam a participação de teleósteos em suas dietas (TRELOAR et al., 2007; CARRIER et al., 2012; FORMAN & DUNN, 2012). Este padrão foi constatado em *P. horkelii* examinada no presente trabalho, onde a dieta de jovens consiste em crustáceos e adultos predando preferencialmente teleósteos. Jovens apresentam maiores valores para pequenos camarões, como *Acetes americanus* e espécies da família Paleomonidae. Nos adultos, os Teleósteos, por sua vez, obtiveram um acréscimo no índice de importância. Esse padrão não foi previamente identificado ao longo da plataforma continental do Sudeste e Sul do Brasil, mas possivelmente deve ser considerado em outras áreas de ocorrência se for levado em conta que a espécie exibe movimentos migratórios e agrupamento de adultos em áreas reprodutivas, o que efetivamente altera a abundância das diferentes classes etárias em estratos diferentes de distribuição (VOOREN et al., 2005).

Variações sexuais também não foram encontradas na dieta de *P. horkelii* da plataforma continental de São Paulo, onde não se constatou segregação sexual, à exemplo de sua congênere. No Rio Grande do Sul, estudos conduzidos por Lessa et al. (1986) e Vooren et al. (2005) indicam migração reprodutiva e segregação sexual, porém não existem naquela área estudos sobre ecologia trófica da espécie para aferimento de variáveis ontogenéticas e/ou sexuais associadas aos hábitos alimentares. Ambos os sexos demonstraram valores similares em termos de índices dietéticos, com fêmeas tendo alimentação majoritariamente composta por crustáceos e machos com maior presença de teleósteos. Além disso, as fêmeas se alimentaram mais de itens menores (e.g. Paleomonidae e *Acetes americanus*), enquanto os machos tiveram maiores valores

de importância e de frequência de ocorrência de itens alimentares maiores, (e.g. *Rimapenaeus constrictus* e *Brachyura*). O valor de amplitude de nicho também foi similar entre os sexos.

Assim como observado para *P. percellens*, também nesta espécie foi verificada especialização individual, com resultados similares ($WIC/TNW = 0,29$ e $0,35$) os quais indicam que é uma amostra especializada individualmente na alimentação no litoral de São Paulo.

A posição trófica de *P. horkelii* na plataforma continental de São Paulo, de acordo com os dados aqui obtidos indica $PT = 3,5$. Não haviam dados prévios sobre este aspecto para a espécie ao longo de toda a sua distribuição. Este valor é um pouco inferior ao constatado para *P. percellens* dentro deste estudo e do Paraná e Santa Catarina (BORNATOWSKI et al., 2010). A costa de São Paulo não é o centro de abundância de *P. horkelii*, onde ocorre em densidades menores do que sua congênere, o que possivelmente reflete pequenas diferenças em parâmetros tróficos. Já na plataforma continental do Sul do Brasil, onde já foi mais abundante, esta espécie não ocorre simpatricamente com *P. percellens*, muito rara ao sul do Cabo de Santa Marta (Santa Catarina), porém infelizmente não existem dados sobre posição trófica da espécie naquela área. Valenzuela-Quíñonez et al. (2018) determinaram a posição trófica de *P. productus* do Pacífico Norte oriental em $PT = 3,7$. As duas espécies, portanto, desempenham um papel de destaque no sistema trófico regional. Além disso, observa-se que os valores são muito próximos à média ($PT = 3,8$), encontrada para 60 espécies de raias bentônicas da ordem Rajiformes por Ebert & Bizzarro (2007).

5.3 - Sobreposição trófica entre *Pseudobatos percellens* e *Pseudobatos horkelii*

P. percellens e *P. horkelii* ocupam o mesmo habitat, possuem a mesma posição trófica e se alimentam dos mesmos grupos de animais (sintópicas) e sobrepõem seus nichos, ou seja, é possível que exista algum mecanismo de coexistência desenvolvido entre essas duas espécies regido pelos modelos propostos por Platell et al. (1998) ou mesmo postulados nos conceitos de White et al., (2004) e Marshall et al. (2008). Parte desta hipótese baseia-se por que esses mecanismos favorecem a saúde das populações no ecossistema, além de diminuir a competição interespecífica ao ponto de não levá-la a

exclusão de uma das espécies. Ecologicamente, já se sabe que mecanismos de coexistência são desenvolvidos nas comunidades de elasmobrânquios de forma a possibilitar o compartilhamento de habitats e evitar vantagem na competição inter-específica (WHITE et al., 2004; MARSHALL et al., 2008) e a partilha de recursos é um exemplo. Platell et al. (1998) mostrou evidências de partilha entre quatro espécies de raias simpátricas, onde essas se alimentavam em diferentes extratos em um atol localizado na Austrália. Este tipo de inferência, no entanto, requer um grau refinado de dados e informações, indisponível no presente estudo. Sendo assim, não foi possível discutir qual mecanismo de coexistência é desenvolvido pelas raias-viola.

Ambas as espécies *Pseudobatos*, estudadas aqui demonstraram alto nível trófico, consideradas especialistas individuais na alimentação, e ainda espécie simpátricas, com alta influência na estrutura da comunidade bentônica sobre a qual se alimentam. Quanto mais espécies redundantes, que ocupam o mesmo nicho ecológico, maior a plasticidade do ecossistema (REICH et al., 2012). Consequentemente essa estrutura será mais sólida e com maior chance de se manter equilibrada e não sofrer efeitos em cascata que prejudicam o bom funcionamento da comunidade (NAEEM, 1998).

No presente estudo, são apresentados resultados referentes ao nicho trófico e ao papel que ambas as espécies desempenham no ecossistema, informação de relevante importância tendo em vista que esses dados não estão disponíveis para essas espécies que habitam a plataforma continental do Estado de São Paulo, uma área sob forte impacto da pesca. As raias-viola possuem hábitos bentônicos, alimentando-se próximo ao substrato (Gomes et al., 2010). Tais características são corroboradas no presente trabalho, por meio da análise do conteúdo estomacal, indicando a presença predominante de presas bentônicas em seus estômagos.

6. Conclusões

- 1) As duas espécies ocorrem de forma simpátrica e possivelmente sintópicas, exibindo similaridades nos parâmetros da alimentação e partilhando dos mesmos recursos.
- 2) *P. percellens* e *P. horkelii* são duas espécie bentônicas de alta posição trófica no ecossistema da plataforma continental do Estado de São Paulo, principalmente no que

se refere ao ambiente bentônico-demersal, predando de forma importante a biota nesses ambientes.

3) Ainda que não tenha sido identificado um mecanismo que explique a coexistência dessas duas unidades filogenéticas distintas de forma sintópica sem prejuízo ou vantagens inter-específicas, o mesmo deve ocorrer, considerando os aspectos tróficos acima mencionados.

7. Bibliografia

- ALBO-PUIGSERVER, M.; NAVARRO, J.; COLL, M.; AGUZZI, J.; CARDONA, L.; SÁEZ-LIANTE, R. Feeding ecology and trophic position of three sympatric demersal chondrichthyans in the northwestern Mediterranean. **Marine Ecology Progress Series**, v. 524, p. 255–268, 2015.
- ARAÚJO, M. S.; GUIMARÃES, P. R. JR.; SVANBACK, R.; PINHIERO, A.; GUIMARÃES, P.; REIS, S. F. D.; BOLNICK D. I. Network analysis reveals contrasting effects of intraspecific competition on individual vs. population diets. **Ecology**, v. 89, p. 1981–1993, 2008.
- ARAÚJO, M. S.; BOLNICK, D. I.; LAYMAN, C. A. The ecological causes of individual specialization. **Ecology Letters**, v. 14, p. 948–958, 2011.
- BOLNICK, D. I.; AMARASEKARE, P.; ARAUJO, M. S.; BURGER, R.; LEVINE, J. M.; NOVAK, M.; RUDOLF, V. H. W.; SCHREIBER, S. J.; URBAN, M. C.; VASSEUR, D. A. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 26, p. 183–192, 2011.
- BOLNICK, D. I.; YANG, L. H.; FORDYCE, J. A.; DAVIS, J. M.; SVANBACK, R. Measuring individual-level resource specialization. **Ecology**, v. 83, p. 2936–2941, 2002.
- BOLNICK, D. I.; SVANBACK, R.; FORDYCE, J. A.; YANG, L. H.; DAVIS, J. M.; HULSEY, C. D.; FORISTER, M. L. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. **American Naturalist**, v. 161, p. 1–2, 2003.
- BORNATOWSKI, H.; BRAGA, R. R.; VITULE, J. R. S. Threats to sharks in a developing country: the need for effective and simple conservation measures. **Natureza e Conservação**, v. 12, n. 1, p. 11–18, 2014a.
- BORNATOWSKI, H.; NAVIA, A. F.; BRAGA, R. R.; ABILHOA, V.; CORRÊA, M. F. M. Ecological importance of sharks and rays in a structural foodweb analysis in southern Brazil. **ICES Journal of Marine Science**, v. 71, n. 7, p. 586–592, 2014b.
- BORNATOWSKI, H.; WOSNICK, N.; CARMO, W. P. D.; CORRÊA, M. F. M.; ABILHOA, V. Feeding comparisons of four batoids (Elasmobranchii) in coastal waters of southern Brazil. **J Mar Biol Assoc U.K.**, v. 94, n.7, p. 1491–99, 2014c.
- BORNATOWSKI, H.; ANGELINI, R.; COLL, M.; BARRETO, R. R. P.; AMORIM, A. F. Ecological role and historical trends of large pelagic predators in a subtropical marine ecosystem of the South Atlantic. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, v.

- 28, n. 1, p. 241–259. 2018.
- BORNATOWSKI, H.; ROBERT, M. C.; COSTA, L. Feeding of guitarfish *Rhinobatos percellens* (Walbaum, 1972) (Elasmobranchii, *Rhinobatidae*), the target of artisanal fishery in southern Brazil. **Brazilian Journal of Oceanography**, v. 58 p. 45–52, 2010.
- BROWN, S. C.; BIZZARRO, J. J.; CAILLIET, G. M.; EBERT, D. A. Breaking with tradition: redefining measures for diet description with a case study of the Aleutian skate *Bathyraja aleutica* (Gilbert 1896). **Environmental Biology of Fishes**, v. 95, p. 3–20, 2012.
- BURKHOLDER, D. A.; HEITHAUS, M. R.; FOURQUREAN, J. W.; WIRSING, A.; L. DILL, L. M. Patterns of top-down control in a seagrass ecosystem: Could a roving apex predator induce a behaviour-mediated trophic cascade? **Journal of Animal Ecology**, v. 82, n. 6, p. 1192–1202, 2013.
- CARMO, W. P. D.; BORNATOWSKI, H.; OLIVEIRA, E. C.; FÁVARO, L. L. Diet of the chola guitarfish, *Rhinobatos percellens* (Rhinobatidae), in the paranaguá estuarine complex. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 87, n. 2, p. 721–731, 2015.
- CARRIER, J.C.; MUSICK, J. A.; HEITHAUS, J. A. **Biology of sharks and their relatives**. Boca Raton, CRC Press. 711p. 2012.
- CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. ECOPATH II -- A software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. **Ecology Modelling**, v. 61, p. 169–185, 1992.
- CLARKE, K.R.; WARWICK, R.M. **Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation**. Primer-E, Plymouth, UK, 176p. 2001.
- COSTA, L.; CHAVES, P. T. C. Elasmobrânquios capturados pela pesca artesanal na costa sul do Paraná e norte de Santa Catarina, Brasil. **Biota Neotropica**, v. 6, n. 3, 2006.
- COSTA, R. C.; FRANSOZO, A.; MELO, G. A. S.; FREIRE, F. A. M. **Chave ilustrada para identificação dos camarões Dendrobranchiata do litoral norte do estado de São Paulo, Brasil**. Biota Neotropica, v. 3, n. 1, p. 1–12, 2003.
- COSTA, R. C.; FRANSOZO, A.; MANTELATTO, F. L. M.; CASTRO, R. H. Occurrence of shrimp species (Crustacea: Decapoda: Natantia: Penaeidea and Caridea) in Ubatuba Bay, Ubatuba, SP, Brazil. **Proc Biol Soc Wash**, v. 113, p. 776–781, 2000.
- COSTA-PEREIRA, R.; RUDOLF, V. H. W.; SOUZA, F. L.; ARAÚJO, M. S. Drivers of individual niche variation in coexisting species. **Journal Animal Ecology**, v. 87, p. 1452–1464, 2018.
- COSTA-PEREIRA, R.; TAVARES, L. E. R.; DE CAMARGO, P. B.; ARAÚJO, M. S. Seasonal population and individual niche dynamics in a tetra fish in the Pantanal wetlands. **Biotropica**, v. 49, p. 531–538, 2017.
- CORTE'S, E. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. – **ICES Journal of Marine Science**, v. 56, p. 707–717, 1999.
- CRUZ, V. P.; ADACHI, A. M. C. L.; OLIVEIRA, P. H.; RIBEIRO, G. S.; PAIM, F. G.; SOUZA, B. C.; RODRIGUES, A. S. F.; VIANNA, M.; DELPIANI, S. M.; DÍAZ, D. E.; ASTARLOA, J. M.; ROTUNDO, M. M.; MENDONÇA, F. F.; OLIVEIRA, C.; LESSA, R. P.; FORESTI, F. Genetic diversity in two threatened species of guitarfish (Elasmobranchii: Rhinobatidae) from the Brazilian and Argentinian coasts: an alert for conservation. **Neotropica Ichthyology**, v.19, n. 2, 2021.
- DALPONTI, G.; GUARIENTO, R. D.; CALIMAN, A. Hunting high or low: body size drives trophic position among and within marine predators. **Marine Ecology**

- Progress Series**, v. 597, p. 39 - 46, 2018.
- DAVIDSON, L. N. K.; KRAWCHUK, M. A.; DULVY, N. K. Why have global shark and ray landings declined: Improved management or overfishing? **Fish and Fisheries**, v. 17, n. 2, p. 438–458. 2015.
- DE LA ROSA-MEZA, K.; SOSA-NISHIZAKI, O.; DE LA CUEVA-SALCEDO, H. Feeding habits of the speckled guitarfish *Rhinobatos glaucostigma* (Elasmobranchii, Batoidea) in the southeastern gulf of California. **Ciencias Marinas**, v. 39, p. 277 – 290, 2013.
- DOLPHINE, P. M. **Hábitos alimentares de jovens de tubarões-martelo *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) (Chondrichthyes, Sphyrnidae) no litoral do estado de São Paulo**. Dissertação de Mestrado, Unesp, Rio Claro. 129 p. 2014.
- DULVY, N. K.; SIMPFENDORFER, C. A.; DAVIDSON, L. N. K.; FORDHAM, S.V.; BRAUTIGAM, A.; SANT, G.; WELCH, D. J. Challenges and Priorities in Shark and Ray. **Conservation. Current Biology**, v. 27, n. 11, p. 565-572. 2017.
- EBERT, D. A. Ontogenetic changes in the diet of the sevengill shark (*Notorhynchus cepedianus*). **Marine Freshwater Research**, v. 53, p. 517 – 523, 2002.
- EBERT, D. A.; BIZZARRO, J. J. Standardized diet compositions and trophic levels of skates (Chondrichthyes: Rajiformes: Rajoidei). **Environment Biology Fisheries**, v. 80, p. 221–237, 2007.
- ESTES, J. A.; TERBORGH, J.; BRASHARES, J. S.; POWER, M. E.; BERGER, J.; BOND, W.; CARPENTER, S.R.; ESSINGTON, T. E.; HOLT, R. D.; JACKSON, J. B. C.; MARQUIS, R. J.; OKSANEN, L. OKSANEN, T.; PAINE, R. T.; PIKITCH, E. K.; RIPPLE, W. J.; SANDIN, S. A.; SCHEFFER, M.; SCHOENER, T. W.; SHURIN, J. B.; SINCLAIR, A. R. E.; SOULE, M. E.; VIRTANEN, R.; WARDLE, D. A. Trophic downgrading of planet Earth. **Science**, v.333, p. 301–306, 2011.
- FIGUEIREDO, J. L.; MENEZES, N. A. **Manual de peixes marinhos do sudeste do Brasil. III. Teleostei (2)**. São Paulo, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. 90p. 1980.
- FORMAN, J. S.; DUNN, M. R. Diet and scavenging habits of the smooth skate *Dipturus innominatus*. **Journal Fish Biology**, 80:1546 – 1562, 2012
- FORREST, R. E.; WALTERS, C. J. Estimating thresholds to optimal harvest rate for long-lived, low-fecundity sharks accounting for selectivity and density dependence in recruitment. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 66, n. 12, p. 2062–2080, 14 dez. 2009.
- FREITAS, D. J. V. Hábito alimentar de *Urotrygon microphthalmum* (Delsman, 1941), e de *Rhinobatos percellens* (Walbaum, 1792) capturadas na pesca de camarões no nordeste do Brasil. Dissertação (Programa de Pós-Graduação em Recursos Pesqueiros e Aquicultura) - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife. 88 p. 2015.
- GARCIA, J. R.; WOLF, M. R.; COSTA, R. C.; CASTILHO, A. L. Growth and reproduction of the shrimp *Rimapenaeus constrictus* (Decapoda: Penaeidae) from the southeastern coast of Brazil. **Regional Studies Marine Science**, v. 6, p. 1-9. 2016.
- GARVEY, J. E.; WHILES, M. **Trophic Ecology**. CRC Press, Hoboken, New Jersey 2017.
- GIANETI, M. D.; YOKOTA, L.; LESSA, R. P. T.; DIAS, J. F. Diet of longnose stingray *Hypanus guttatus* (Myliobatiformes: Dasyatidae) in tropical coastal waters of Brazil. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, p. 1–9, 2019.
- GINZBERG, L. R.; ARDITI, R. **How species interact: altering the standard view on**

- trophic ecology**. Oxford University Press, Oxford, 2012.
- GOMES, U. L.; SIGNORI, C. N.; GADIG, O. B. F.; SANTOS, H. R. S. **Guia para identificação de tubarões e raias do Rio de Janeiro**. Rio de Janeiro: Technical Books, 234 p, 2010.
- HAIMOVICI, M. & MENDONÇA, J. T. Descartes da fauna acompanhante na pesca de arrasto e tangones dirigida a linguados e camarões na Plataforma continental do Sul do Brasil. **Atlântica** v. 18, n. 1, p. 161-177. 1996.
- HAMMERSCHLAG, N.; WILLIAMS, L.; FALLOWS, M.; FALLOWS, C. Disappearance of white sharks leads to the novel emergence of an allopatric apex predator, the sevengill shark. **Scientific Reports**, v. 9, n. 1, 1 dez. 2019.
- HAMMERSCHLAG, N.; BARLEY, S. C.; IRSCHICK, D. J.; MEEUWIG, J. J.; NELSON, E. R.; MEEKAN, M. G. Predator declines and morphological changes in prey: evidence from coral reefs depleted of sharks. **Marine Ecology Progress Series**, v. 586, n. 1, p. 127–139, 2018.
- HEITHAUS, M. R.; FRID, A.; WIRSING, A. J. & WORM, B. Predicting ecological consequences of marine top predator. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 23, n. 4, p. 202-210, 2008.
- HEUPEL, M. R.; KNIP, D. M.; SIMPFENDORFER, C. A.; DULVY, N. Sizing up the ecological role of sharks as predators. **Marine Ecology Progress Series**, v. 495, n. 1, p. 291-298, 2014.
- HIROKI, K. A. N.; FRANSOZO, A.; COSTA, R. C.; CASTILHO, A. L.; SHIMIZU, R. M.; ALMEIDA, A. C.; FURLAN, M. Bathymetric distribution of the shrimp *Rimapenaeus constrictus* (Stimpson, 1874) (Decapoda, Penaeidae) in two locations off the southeastern Brazilian coast. **Marine Biology Research**, v. 7, p. 176–185, 2011.
- HYSLOP, E. J. Stomach contents analysis—a review of methods and their application. **Journal of Fish Biology**, v. 17, p. 411–429, 1980.
- KROETZ, A. M.; DRYMON, J. M.; POWERS, S. P. Comparative dietary diversity and trophic ecology of two estuarine mesopredators. **Estuaries and Coasts**, v. 40, n. 4, p. 1171–1182, 2017.
- LESSA, R.; RODRIGUES, J.; BARRETO, R.; NUNES, R.; CAMARGO, G.; SANTANA, F. M. Pesca incidental de Rajiformes nos arrastos de praia em Caiçara do Norte, RN. **Revista Brasileira de Engenharia de Pesca**. v. 8, n. 2, p. 34-41, 2015.
- LESSA, R.; VOOREN, C. M. *Rhinobatos horkelii*. in: IUCN. IUCN Red List of Threatened Species. 2000. Disponível em: www.iucnredlist.org 2006
- LESSA, R.; VOOREN, C. M.; LAHAYE, J. Desenvolvimento e ciclo sexual das fêmeas, migrações e fecundidade da viola, *Rhinobatos horkelii* (Müller & Henle, 1841) do Sul do Brasil. **Atlântica**, Rio Grande. v. 8, p. 5-34, 1986.
- LOPES, R. G.; TOMÁS, A. R. G.; TUTUI, S. L. S.; RODRIGUES, E.S.; PUZZI, A. Fauna companhante da pesca camaroeira no litoral do estado de São Paulo, Brasil **Boletim do Instituto de Pesca**, v. 28, n. 2, p. 173–188, 2002.
- MARSHALL, A. D.; KYNE, P. M.; BENNETT, M. B. Comparing the diet of two sympatric urolophid elasmobranchs (*Trygonoptera testacea* Muller & Henle and *Urolophus kapalensis* Yearsley & Last): evidence of ontogenetic shifts and possible resource partitioning. **Journal Fish Biology**, v. 72, p. 883–898, 2008.
- MARTINS, M. F.; PASQUINO, A. F.; GADIG, O. B. F. Reproductive biology of the Brazilian guitarfish, *Pseudobatos horkelii* (Müller & Henle, 1841) from southeastern Brazil, western South Atlantic. **Journal of Applied Ichthyology**, v. 34, n. 3, p. 646–652, 2018.

- MCEACHRAN, J. D.; CARVALHO, M. Batoid fishes. In: Carpenter, K.E. (ed.). **The living marine resources of the Western Central Atlantic. Volume 1: Introduction, molluscs, crustaceans, hagfishes, sharks, batoid fishes and chimaeras**. FAO species identification guide for fishery purposes and American Society of Ichthyologists and Herpetologists special publication N° 5. Rome: FAO. p. 506-590, 2002.
- MENNI, R. C.; STEHMANN, M. F. Distribbllion, environment and biology of batoid fishes off Ahgentina, Umguay and Brazil. A review- A review. **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales**, v. 2, n. 1, p. 69–109, 2000.
- MMA 2014. Portaria N°445 de 7 de setembro de 2014. Disponível em: <http://www.icmbio.gov.br/cepsul/images/stories/legislacao/Portaria/2014/p_mma_445_2014_lista_peixes_ameaçados_extinção.pdf>. Acesso em: 23 de Abril de 2019.
- MOTTA, F. S. **Ecologia e pesca de tubarões costeiros no litoral centro-sul de São Paulo**. Tese de Doutorado. Unesp, Rio Claro. 172p. 2006.
- NAEEM, S. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology* v. 12 p. 39 – 45, 1998
- NAVIA, A. F.; MEJÍA-FALLA, P. A.; GIRALDO, A. Feeding ecology of elasmobranch fishes in coastal waters of the Colombian Eastern Tropical Pacific. **BMC Ecology**, v. 7, n. 8, p. 1-10. 2007.
- NAVIA, A. F.; MEJÍA-FALLA, P. A.; LÓPEZ-GARCÍA, J.; GIRALDO, A.; CRUZ-ESCALONA, V. H. How many trophic roles can elasmobranchs play in a marine tropical network?. **Marine and Freshwater Research**, v. 68, n. 7, p. 1342-1353. 2017.
- NEWSOME, S. D.; TINKER, M. T.; MONSON, D. H.; OFTEDAL, O. T.; RALLS, K.; STAEDLER, M. M.; FOGEL, M. L.; ESTES, J. A. Using Stable Isotopes to Investigate Individual Diet Specialization in California Sea Otters. **Ecology**. v. 90, n. 4, p. 961- 974, abr. 2009.
- O’ SHEA, O. R.; THUMS, M.; VAN KEULEN, M.; KEMPSTER, R. M.; MEEKAN, M. G. Dietary partitioning by five sympatric species of stingray (Dasyatidae) on coral reefs. **Journal Fish Biology**, n. 8, p. 1805–1820, 2013.
- PARDO, S. A.; COOPER, A. B.; REYNOLDS, J. D.; DULVY, N. K. Quantifying the known unknowns: Estimating maximum intrinsic rate of population increase in the face of uncertainty. **ICES Journal of Marine Science**, v. 75, n. 3, p. 953–963, 2018.
- PARDO, S. A.; KINDSVATER, H. K.; CUEVAS-ZIMBRÓN, E.; SOSA-NISHIZAKI, O.; PÉREZ-JIMÉNEZ, J. C.; DULVY, N. K. Growth, productivity, and relative extinction risk of a data-sparse devil ray. **Scientific Reports**, v. 6, 23 set. 2016.
- PASQUINO, A. F. **Estrutura populacional, hábitos alimentares, biologia reprodutiva e desenvolvimento embrionário da raia-viola-de-focinho-curto, *Zapteryx brevirostris* (Müller & Henle, 1841) (Chondrichthyes, Rhinobatidae), na costa de São Paulo**. Tese de Doutorado. Unesp, Rio Claro. 140 p. 2016.
- PIELOU, E.C. **Ecological diversity**. New York, NY: Wiley. 1975.
- PINKAS, L.; OLIPHANT, M. S.; IVERSON, I. L. K. Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in Californian waters. **Fishery Bulletin**, v. 152, p. 105, 1971.
- PLATELL, M. E.; POTTER, I. C.; CLARKE, K. R. Resource partitioning by four species of elasmobranchs (Batoidea: Urolophidae) in coastal waters of temperate Australia. **Marine Biology**, v. 131, p. 719–734. 1998.
- POLO-SILVA, C.; GRIJALBA-BENDECK, M. Espectro trófico de la raya Guitarra *Rhinobatos percellens* (Walbaum, 1792) (Elasmobranchii: Rhinobatidae) en Santa Marta, Caribe, Colombia. **Mem. Fund. La Salle Cien. Nat**, v. 68, n. 169, p. 21-33.

- 2008.
- RANDHAWA, H. S.; POULIN, R.; KRKOŠEK, M. Increasing rate of species discovery in sharks coincides with sharp population declines: Implications for biodiversity. **Ecography**, v. 38, n. 1, p. 96–107, 2015.
- REICH, P. B.; TILMAN, D.; ISBELL, F.; MUELLER, K.; HOBBIE, S. E.; FLYNN, D. F. B.; EISENHAUER, N. Impacts of biodiversity loss escalate through time as redundancy fades. **Science** v. 336, p. 589 – 592, 2012
- ROCHA, F.; GADIG, O. B. F. Reproductive biology of the guitarfish *Rhinobatos percellens* (Chondrichthyes, Rhinobatidae) from the São Paulo Coast, Brazil, western South Atlantic Ocean. **Journal Fish Biology**, v. 82, n. 1, p. 306–317. 2013.
- ROUGHGARDEN, J. Evolution of niche width. **The American Naturalist**, n. 106, p. 683 – 718, 1972
- ROSA, R. S.; GADIG, O. B. F. Conhecimento da diversidade dos Chondrichthyes marinhos no Brasil: a contribuição de José Lima de Figueiredo. **Arquivo Zoologia Museu Zool.** v. 45, p. 89-104, 2014.
- SANTOS, C. M. H. **Revisão taxonômica do gênero *Rhinobatos* Linck, 1790 (Chondrichthyes, Rhinobatidae) do Atlântico Ocidental.** Tese de Doutorado. Unesp, Rio Claro. 154 p. 2015.
- SANTOS, L. O.; CATTANI, A. P.; SPACH, H. L. Ictiofauna acompanhante da pesca de arrasto para embarcações acima de 45 hp no litoral do paran , Brasil. **Boletim do Instituto de Pesca**, v. 42, n. 4, p. 819–834, 2016.
- SCHOENER, T. W. The Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex Fauna. **Ecology**, v. 49, p. 704–726, 1968.
- SIM ES, S. M.; DINCAO, F.; FRANSOZO, A.; CASTILHO, A. L.; COSTA, R. C. Sex ratio, growth and recruitment of the pelagic shrimp *Acetes americanus* on the southeastern coast of Brazil. **Journal of Crustacean Biology**, v. 33, n. 1, p. 1 – 9, 2013.
- SOARES, L. S. H. ROSSI-WONGTSCHOWSKI, C. L. B.; ALVARES, L. M. C.; MUTO, E. Y.; GASALLA, M. L. A. Grupos tr ficos de peixes demersais da plataforma continental interna de Ubatuba, Brasil: I. Chondrichthyes. **Boletim do Instituto Oceanogr fico**, v. 40, n. 1–2, p. 79–85, 1992.
- STEVENS, J. D.; BONFIL, R.; DULVY, N. K.; WALKER, P. A. The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. **ICES Journal of Marine Science**, v. 57, n. 3, p. 476–494, 2000.
- TINKER, M. T.; BENTALL, G.; ESTES, J. A. Food limitation leads to behavioral diversification and dietary specialization in sea otters. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 105, n. 2, p. 560–565, 2008.
- TINKER, M. T.; GUIMAR ES JR, P. R.; NOVAK, M.; MARQUITTI, F. M. D.; BODKIN, J. L.; STAEDLER, M.; BENTALL, G.; ESTES, J. E. Structure and mechanism of diet specialisation: testing models of individual variation in resource use with sea otters. **Ecology Letters**, v. 15, p. 475– 483, 2012.
- TRELOAR, M.; LAURENSEN, L. J. B.; STEVENS, J. D. Dietary comparisons of six skate species (Rajidae) in southeastern Australian waters. **Environ. Biol. Fish.**, v. 80, p. 181–196, 2008.
- VALENZUELA-QUI ONEZ, F. GALV N-MAGA A, F.; EBERT, D. A.; ARAG N-NORIEGA, E. A. Feeding habits and trophic level of the shovelnose guitarfish (*Pseudobatos productus*) in the upper Gulf of California. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 98, n. 7, p. 1783–1792, 1 nov. 2018.
- VIANA, A. F.; VIANNA, M. The feeding habits of the eyespot skate *Atlantoraja*

- cyclophora* (Elasmobranchii: Rajiformes) in southeastern Brazil. **Zoologia (Curitiba)**, v. 31, n. 2, p. 119-25, 2014.
- VILLÉGER, S.; BROSSE, S.; MOUCHET, M. et al. Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. **Aquatic Science**, v. 79, p. 783–801, 2017.
- VOOREN, C. M.; LESSA, R.; KLIPPEL, S. Biologia e Status de conservação da viola *Rhinobatos horkelii*. Pp. 33-56. In: VOOREN, C. M. & KLIPPEL, S. eds. **Ações para a conservação de tubarões e raias no Sul do Brasil**. Porto Alegre, Igaré. 246p. 2005.
- WEARMOUTH, V. J.; SIMS, D.W. Sexual segregation in marine fish, reptiles, birds and mammals: Behaviour patterns, mechanisms and conservation implications. **Advances in Marine Biology**, v. 54, p. 107–170, 2008
- WETHERBEE, B. M.; CORTÉS, E. Food consumption and feeding habits. In: J.C. CARRIER; J. A. MUSICK, M. R. HEITHAUS (eds.), **Biology of Sharks and Their Relatives**. Boca Raton, CRC Press, p. 223-24, 2004.
- WOODWARD, G.; HILDREW, A. G. Body-size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. **Journal Animal Ecology**, v. 71, p. 1063–1074, 2002.
- WHITE, W. T.; POTTER, I. C. Habitat partitioning among four elasmobranch species in nearshore, shallow waters of a subtropical embayment in Western Australia. **Marine Biology**, v. 145, p. 1023–1032, 2004.
- ZACCARELLI, N.; MANCINELLI, G.; BOLNICK, D. I. RInSp: an R package for the analysis of individual specialization in resource use. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 4, n. 11, p. 1018-1023, 2013.