



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO NORTE  
CENTRO DE BIOCÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

RENATO JUNQUEIRA DE SOUZA DANTAS

Ecologia trófica do polvo *Octopus insularis* (Cephalopoda: Octopodidae): comparações metodológicas e nova perspectiva através do uso de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio

Natal  
Abril 2017

Renato Junqueira de Souza Dantas

Ecologia trófica do polvo *Octopus insularis* (Cephalopoda: Octopodidae): comparações metodológicas e nova perspectiva através do uso de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio

Orientadora: Dra. Tatiana Silva Leite  
Coorientador: Dr. Cristiano Queiroz de Albuquerque

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, como requisito para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Natal  
Abril 2017

Universidade Federal do Rio Grande do Norte - UFRN

Sistema de Bibliotecas - SISBI

Catálogo de Publicação na Fonte. UFRN - Biblioteca Setorial Prof. Leopoldo Nelson - Centro de Biociências - CB

Dantas, Renato Junqueira de Souza.

Ecologia trófica do polvo *Octopus insularis* (Cephalopoda: Octopodidae): comparações metodológicas e nova perspectiva através do uso de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio / Renato Junqueira de Souza Dantas. - Natal, 2017.

69 f.: il.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Rio Grande do Norte. Centro de Biociências. Pós-graduação em Ecologia.

Orientadora: Profa. Dra. Tatiana Silva Leite.

Coorientador: Prof. Dr. Cristiano Queiroz de Albuquerque.

1. Ecologia alimentar - Dissertação. 2. Dieta - Dissertação. 3. Teia trófica - Dissertação. I. Leite, Tatiana Silva. II. Albuquerque, Cristiano Queiroz de. III. Universidade Federal do Rio Grande do Norte. IV. Título.

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO NORTE  
CENTRO DE BIOCÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

Ecologia trófica do polvo *Octopus insularis* (Cephalopoda: Octopodidae): comparações metodológicas e nova perspectiva através do uso de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio

BANCA EXAMINADORA

---

Dra. Tatiana Silva Leite (Orientadora - UFRN)

---

Dr. Cristiano Queiroz de Albuquerque (Coorientador - UFRSA)

---

Dr. Ronaldo Angelini (Avaliador interno - UFRN)

---

Dr. Rodrigo Ferreira Bastos (Avaliador externo - UFPE)

À minha família,  
fluminense e potiguar

## AGRADECIMENTOS

Agradeço à UFRN, por ter sido uma extensão da minha casa nesses dois anos e à CAPES (Edital Ciências do Mar II), pela bolsa concedida e pelo financiamento deste projeto.

À Tatiana Leite, por ter me introduzido ao incrível mundo dos cefalópodes, pela excelente orientação e parceria, por essa amizade e empatia naturais e por ser tão forte e fiel aos seus ideais mesmo frente a tantas adversidades. Ao Cristiano Albuquerque, por me apresentar ao uso dos isótopos estáveis na ecologia, pela ótima coorientação e por acreditar tanto no meu potencial.

Às minhas colegas do LABECE: Fran, Lorena, Alina, Marina, Sara, Alana e Mariana, pelas trocas de ideias e experiências e por tornarem o ambiente de trabalho um lugar divertido e propício ao aprendizado coletivo. À Sylvia, por esses mesmos motivos e, em especial, por ter sido minha inestimável parceira de aventura no Atol das Rocas.

À Zelinha e ao ICMBio, pela oportunidade de realizar meu trabalho num lugar tão especial como Atol. Ao capitão Zeca e equipe, por nos levarem e trazerem em segurança pelas águas do Atlântico. A Lucas e Dani, por também serem parceiros de aventura e pelo auxílio prestado em campo. E aos fantasmas do Atol das Rocas, que tornaram toda a experiência muito mais emocionante.

Aos meus colegas do DOL: Felipe, Gabi Cynara, Gabi Moura, Otávio, Maiara, Sany, Massa e Iuri, pelas conversas descontraídas na hora do almoço, pelas sobremesas variadas e pelas caronas de volta pra casa. A Haig They e Bruno, por esses mesmos motivos e também pela ajuda no processamento das minhas amostras. Ao Seu Wellington, por me ensinar os nós e técnicas de pesca com linha.

Ao Alexandre Garcia, pelo valoroso curso sobre isótopos estáveis na FURG. À Bianca Passomai, pela receptividade e assistência incansável com as minhas dúvidas. À toda a galera do Hotel de Trânsito e da CEU-FURG, pela recepção calorosa e amizade.

Aos professores do PPg em Ecologia e, em especial, à Liana Mendes, pelos ensinamentos e contribuições na qualificação. Ao Ronaldo Angelini, por esses mesmos motivos e por aceitar compor a banca da minha defesa. Ao Rodrigo Bastos, por também compor a minha banca e pela assistência na análise dos meus dados de isótopos.

Aos meus colegas da Pós em Ecologia: Clarice, Lenice (Zuzu), Bruna, Leo, Rafa, Leo Hobbit, Marcos, Isabela, Flavinha, Manel, Maryane, Raul, Paulo, Felipe,

Carol e tantos outros, pessoas maravilhosas com quem compartilhei as melhores e piores experiências dessa vida de pós-graduando.

Aos meus pais Rosana e José Luiz, que inspiraram e apoiaram a minha decisão de vir para Natal fazer esse mestrado, que festejaram comigo no meio da rua ao saber da minha aprovação, que enfrentaram essa saudade diária fruto da distância, e que seguem juntos nos mesmos propósitos há tantos anos.

À minha irmã Alessandra, por ser meu exemplo de determinação e sobriedade, por olhar por mim com responsabilidade maternal e por sempre ver o lado prático e, muitas vezes, divertido das coisas. À minha avó Zilda, que é essa personificação de força, dignidade e resiliência, e que cuidou do Tinho por mim nesse período em que fiquei fora. Ao Tinho, esse ser fantástico com que pude me conectar por laços primitivos de afeto por quase seis anos e que agora permanece eterno nas minhas melhores memórias.

Ao meu pai Herval, por sempre me incentivar a seguir pelo caminho dos estudos, por ter me mostrado que não existe luz longe da bondade e humildade e por me enraizar nessa terra potiguar. Ao meu irmão Antonio, que, aos 10 anos, é extrovertido, enérgico e “desenrolado todo” como eu nunca fui.

Ao meu tio Ronilson, por ter me dado o meu primeiro teto em Natal. Aos meus tios Ronan e Maria por terem me ajudado a achar um teto definitivo e por continuarem a se ocupar de mim como mais um de seus filhos. À minha tia Rosângela, por sempre me receber de braços abertos e com uma gargalhada que deixa qualquer um à vontade. Aos meus tios Rossana e Boboca por sempre se mostrarem dispostos a me ajudar em qualquer situação. À Marluce Margarida que é flor no nome e em pessoa. Aos meus primos e amigos Alexandre e Adriano, por terem me proporcionado mais risadas do que a minha barriga podia aguentar, por terem me ensinado a “cartilha” do início ao fim e por terem sido um apoio essencial nessa minha primeira jornada fora do “berço”. A toda minha família carnaubense que me acolheu tão bem nesses dois anos.

Às minhas amigas de uma vida inteira: Livia, Virgínia e Ana, que finalmente pisaram em solo nordestino só para matar a saudade. Ao meu namorado Wesley, que com sua natureza tranquila e terna me ajudou a enfrentar os desafios desse mestrado e da vida cotidiana, que me apresentou a essa “cidade do sol” a que eu tanto me apeguei, e que caminha diariamente ao meu lado na luta por respeito.

A todos que direta ou indiretamente me ajudaram nesse processo, minha eterna gratidão.

## SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	VIII
LISTA DE TABELAS.....	X
I. INTRODUÇÃO GERAL.....	1
II. METODOLOGIA.....	3
CAPÍTULO I	
RESUMO E ABSTRACT.....	4 e 5
1. INTRODUÇÃO.....	6
2. MATERIAIS E MÉTODOS.....	8
2.1. ÁREAS DE ESTUDO.....	8
2.2. AMOSTRAGEM.....	9
2.3. PROCESSAMENTO DAS AMOSTRAS.....	10
2.4. MEDIDAS NUMÉRICAS E ANÁLISE ESTATÍSTICA.....	11
3. RESULTADOS.....	12
4. DISCUSSÃO.....	21
5. CONCLUSÕES.....	25
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	26
CAPÍTULO II	
RESUMO E ABSTRACT.....	32 e 33
1. INTRODUÇÃO.....	34
2. MATERIAIS E MÉTODOS.....	35
2.1. AMOSTRAGEM E PROCESSAMENTO DAS AMOSTRAS.....	35
2.4. ANÁLISE DOS DADOS.....	36
3. RESULTADOS.....	37
4. DISCUSSÃO.....	42
5. CONCLUSÕES.....	46
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	46
III. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	52
IV. ANEXOS.....	53
V. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS GERAIS.....	65



## LISTA DE FIGURAS

### INTRODUÇÃO GERAL

- Fig. 1- O polvo *Octopus insularis* em seu ambiente natural no Atol das Rocas (foto: Sylvia Medeiros).....2

### CAPÍTULO I

- Fig. 1- Espaço isotópico após combinações *a posteriori*. As novas combinações são CRUSTA: CRUST\_P + CALA; PGB: POGOG + MYST; BIVAL: ACRO + CHAM; GASTRO: NERIT + LITO + LEUCO. As barras de erro correspondem ao desvio-padrão das fontes alimentares e os pontos representam os indivíduos de *O. insularis*. ECHINO: equinodermos; POLY: poliquetos; CRUSTA: xantídeos+majídeos+calapídeos; TRINI: *Ophioblennius trinitatis*; PGB: pomacentrídeos+gobídeos+blenídeo *Entomacrodus vomerinus*; GRAP: grapsídeos; BIVAL: bivalves; GASTRO: gastrópodes *N. ascensionis* + *L. nassa* + *E. miliaris*; PALIN: *Panulirus echinatus*; ARCH: *Lottia noronhensis*.....15
- Fig. 2- Densidade de proporções após combinações *a posteriori* das fontes alimentares de *O. insularis*. ECHINO: equinodermos; POLY: poliquetos; CRUSTA: xantídeos+majídeos+calapídeos; TRINI: *Ophioblennius trinitatis*; PGB: pomacentrídeos+gobídeos+blenídeo *Entomacrodus vomerinus*; GRAP: grapsídeos; BIVAL: bivalves; GASTRO: gastrópodes *N. ascensionis* + *L. nassa* + *E. miliaris*; PALIN: *Panulirus echinatus*; ARCH: *Lottia noronhensis*.....16
- Fig. 3- Interação entre os métodos de conteúdo digestivo (DC) e restos em tocas (MP) para os dados de abundância entre as categorias de presas de *Octopus insularis* (Atol das Rocas).....17
- Fig. 4- Dieta individual (em %FN) de *Octopus insularis* no Atol das Rocas pelos métodos de restos de presas nas tocas (A), conteúdo digestivo (B) e fontes alimentares via isótopos estáveis (C).....18

Fig. 5- Interação entre os métodos de conteúdo digestivo (DC) e restos em tocas (MP) para os dados de abundância entre as categorias de presas de <i>Octopus insularis</i> (Rio do Fogo).....	20
Fig. 6- Dieta individual (em %FN) de <i>Octopus insularis</i> em Rio do Fogo pelos métodos de restos em tocas (A) e conteúdo digestivo (B).....	20
Fig. 7- Contribuições das categorias de presas (em %FN) para a dieta de <i>O. insularis</i> pelos diferentes métodos (DC: conteúdo digestivo; MP: restos em tocas; SI: isótopos estáveis) nas duas áreas de estudo (AR: Atol das Rocas; RF: Rio do Fogo).....	21

## CAPÍTULO II

Fig. 1- Teia trófica do Atol das Rocas com valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ de todos os grupos incluídos no estudo. Aves marinhas ( $\times$ ), peixes ( $\blacklozenge$ ), crustáceos e poliquetos ( $\bullet$ ), moluscos ( $\blacktriangle$ ), equinodermos (+) e produtores primários ( $\blacksquare$ ).....	38
Fig. 2- Regressão linear das posições tróficas (TPadditive: cinza; TPscaled: preto) pelo comprimento do manto (ML) dorsal dos polvos. As equações das retas (y), os valores de R-quadrado ( $R^2$ ) e de p são exibidos na área do gráfico.....	40
Fig. 3- Regressões lineares da posição trófica individual (em preto) com base nos dados de conteúdo digestivo (A), isótopos estáveis (B) e restos em tocas (C) pelo comprimento do manto (ML) dorsal dos polvos. A equação da reta (y) e os valores de R-quadrado ( $R^2$ ) e de p são exibidos na área do gráfico. Os pontos em cinza representam as médias $\pm$ desvio padrão das classes de tamanho P, M e G..	41

## LISTA DE TABELAS

### CAPÍTULO I

Tabela 1- MANOVA em pares para formação de combinações *a priori*. As combinações com resultados não significativos indicam fontes isotopicamente semelhantes entre si. POLYC: Polychaeta sp.1; FOGO: *Hermodice carunculata*; OFI: Ophiuroida sp.1; HOL: Holothuroida sp.1; XANT: *Xanthodius denticulatus*; MAJI: *Microphrys bicornutus*; GRAPS: *Grapsus grapsus*; PACHY: *Pachygrapsus transversus*; DONZ: *Stegastes rocasensis*; ABU: *Abudefduf saxatilis*; MYST: *Bathygobius mystacium*.....13

Tabela 2- Média e desvio-padrão (DP) das contribuições de cada fonte para a dieta de *O. insularis* após combinação *a priori*. ECHINO: equinodermos; POLY: poliquetos; CRUST\_P: xantídeos+majídeos; CALA: *Callapa ocellata*; TRINI: *Ophioblennius trinitatis*; VOME: *Entomacrodus vomerinus*; POGO: pomacentrídeos + gobídeos; ARCH: *Lottia noronhensis*; GRAP: grapsídeos; ACRO: *Acrosterigma magnum*; CHAM: *Pseudochama cristella*; NERIT: *Nerita ascensionis*; LITO: *Echinolittorina miliaris*; LEUCO: *Leucozonia nassa*; PALIN: *Panulirus echinatus*.....14

Tabela 3- Média e desvio-padrão (DP) das contribuições finais de cada fonte para a dieta de *O. insularis* após combinações *a posteriori*.....16

### CAPÍTULO II

Tabela 1- Espécies de polvos com registros na literatura para valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  (média  $\pm$  desvio-padrão).....38

Tabela 2- Médias ( $\pm$ desvio padrão) dos valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  dos táxons coletados..39

Tabela 3- Média e desvio-padrão ( $\pm$ DP) da contribuição de *O. insularis* na dieta de aves marinhas (MARBIRD), peixes carangídeos (CAR), lutjanídeos (LUT) e serranídeos (SER), moreias (MORAY), tubarões limão (LIMAO) e lixa (CIRR), e raias (DAM).....42

## I. INTRODUÇÃO GERAL

Os polvos são moluscos que possuem papel relevante em teias tróficas marinhas, pois além de representarem importantes presas para animais de topo de cadeia, são predadores carnívoros de destaque do ambiente bentônico (Norman, 2003; Boyle & Rodhouse, 2005). Como presas, os polvos representam uma fonte rica em proteínas para consumidores superiores como aves marinhas, mamíferos aquáticos e peixes de grande porte (Boyle & Rodhouse, 2005). Além disso, também são um recurso marinho de relativa importância para a indústria pesqueira, contribuindo com 350 mil toneladas para a pesca marinha mundial em 2010 (Haimovici *et al.*, 2014).

Como predadores, esses moluscos atuam de diferentes formas ao longo do seu ciclo de vida. Após a eclosão, a maioria das espécies de polvos é planctônica e se alimenta de crustáceos de mesmo hábito de vida. Posteriormente ao assentamento das paralarvas, os polvos passam a ser descritos como forrageadores generalistas que consomem principalmente moluscos e crustáceos do ambiente bentônico (Boyle & Rodhouse, 2005), fato constatado pelos restos de carapaças e conchas que deixam no exterior de suas tocas (Mather *et al.*, 2012; Armendáriz Villegas *et al.*, 2014).

Estudos sobre a dieta de animais marinhos (e.g. lula, elefante marinho, tubarão e outros) são capazes de indicar mudanças na escolha das presas de acordo com variáveis ambientais, estágio de vida, sexo, tamanho ou morfologia, o que pode inclusive permitir a delimitação de subpopulações de uma mesma espécie (Ruiz-Cooley *et al.*, 2006; Field *et al.*, 2007; Lucifora *et al.*, 2009). Quanto ao estudo da ecologia trófica de polvos, pode-se dizer que vários desses aspectos já vem sendo abordados em trabalhos envolvendo uma ou mais espécies desses cefalópodes (e.g. Grubert *et al.*, 1999; Leite *et al.*, 2009b; Scheel & Anderson, 2012).

O polvo *Octopus insularis* Leite & Haimovici 2008, objeto deste estudo (Fig. 1), é o mais frequente na costa Nordeste do Brasil, bem como em suas ilhas oceânicas (i.e. Arquipélago de São Pedro e São Paulo, Arquipélago de Fernando de Noronha, Arquipélago de Trindade e Martim Vaz e Atol das Rocas) (Leite *et al.*, 2008; Leite *et al.*, 2009a; Leite *et al.*, 2012). Ocupa ambientes de águas rasas e quentes com fundos consolidados e é tolerante a grandes variações de salinidade (Amado *et al.*, 2015). Sua dieta já foi estudada em todos os ambientes insulares citados e também em algumas localidades da costa, de modo que sua alimentação é normalmente composta por pequenos crustáceos, bivalves e gastrópodes (Leite *et al.*, 2008; Leite *et al.*, 2009b;

Bouth *et al.*, 2011; Haimovici *et al.*, 2014). Além disso, apresenta estratégia alimentar do tipo minimizadora de tempo (Leite *et al.*, 2009b), predando de modo intenso as espécies de pequeno porte mais ocorrentes na região, estratégia mantida em todas as áreas estudadas (Leite *et al.*, 2016).



Fig. 1- O polvo *Octopus insularis* em seu ambiente natural no Atol das Rocas (foto: Sílvia Medeiros).

Todos esses estudos foram realizados utilizando a mesma técnica de análise de restos alimentares em tocas. Este método é o mais frequente no que se refere ao estudo da ecologia trófica de polvos, tendo sido aplicado para populações de várias espécies em diferentes áreas de estudo (e.g. Smith, 2003; Scheel *et al.*, 2007; Mather, 2011). Entretanto, a confiabilidade sobre o uso de apenas esse método é uma questão constantemente levantada por revisores de periódicos, principalmente por ser um método baseado em observações indiretas. Desta forma, esta é a pergunta que conduz os objetivos do primeiro capítulo dessa dissertação, que visa comparar diferentes métodos de estudo da dieta do polvo, tendo as subpopulações de *O. insularis* do Atol das Rocas e de Rio do Fogo como modelos.

Outra incógnita sobre a ecologia trófica dos polvos se refere ao seu posicionamento em meio à teia alimentar. Sabe-se que são capazes de dominar ambientes e diminuir consideravelmente as populações de suas presas e, ao mesmo tempo, servem de alimento para uma grande variedade de predadores bentônicos e demersais (Stevens *et al.*, 2000; Salas *et al.*, 2004; Vechione *et al.*, 2009). Por isso, os

objetivos do segundo capítulo se concentram em definir o posicionamento trófico e papel ecológico de *O. insularis* na assembleia do Atol das Rocas através do uso das razões dos isótopos estáveis de carbono ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) e nitrogênio ( $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ).

## II. METODOLOGIA

### II.I. CAPÍTULO I

Para as comparações metodológicas, a dieta de *Octopus insularis* foi estudada no Atol das Rocas através do emprego das técnicas de análise de restos alimentares em tocas, de conteúdo digestivo e de fontes alimentares via isótopos estáveis. O mesmo foi realizado em Rio do Fogo para a dieta da mesma espécie de polvo, porém a comparação metodológica ocorreu apenas entre os restos de presas nas tocas e o conteúdo dos estômagos.

### II.II. CAPÍTULO II

Os valores oriundos da análise de isótopos estáveis referentes a todos os grupos amostrados no Atol das Rocas foram utilizados para o cálculo de suas respectivas posições tróficas. Além disso, um modelo de mistura bayesiano foi gerado para estimar a contribuição de *Octopus insularis* para a dieta dos predadores coletados e, assim, complementar a teia trófica que começou a ser construída no primeiro capítulo desta dissertação.

## CAPÍTULO I

### A ecologia alimentar de polvos avaliada por meio de diferentes metodologias: seria suficiente o emprego de uma única técnica?

#### RESUMO

Os polvos são os cefalópodes de maior importância no ambiente bentônico, pois atuam como predadores generalistas e oportunistas, consumindo uma grande variedade de organismos. Por isso, sua ecologia alimentar já foi estudada utilizando-se diversas metodologias aplicadas a uma variedade de espécies do grupo e em diferentes localidades. Entretanto, ainda não há consenso sobre qual técnica seria mais eficaz neste tipo de investigação, ou mesmo se o emprego de apenas um método seria suficiente. Desta forma, este trabalho teve por objetivo comparar três métodos quali-quantitativos distintos (análise de restos em tocas, de conteúdo digestivo e de isótopos estáveis) para caracterização da dieta de *Octopus insularis*, polvo mais frequente na costa nordeste do Brasil e em suas ilhas oceânicas. As áreas de estudo foram: a ReBio Atol das Rocas, ambiente insular, prístino e único no hemisfério Sul; e Rio do Fogo, na APA Estadual dos Recifes de Corais, ambiente costeiro, com ocupação humana e impacto de pesca. No Atol das Rocas, os três métodos foram utilizados e mostraram resultados distintos. Embora os restos de presas em tocas e o conteúdo digestivo tenham apontado crustáceos como presas principais, apenas o material encontrado nos estômagos mostrou que peixes e poliquetos ocorriam na dieta em quantidades consideráveis. Ambos mostraram proporções similares de moluscos na dieta, mas diferiram quanto ao seu tipo (gastrópodes nas tocas e cefalópodes nos estômagos). Os isótopos apontaram moluscos como presas principais e crustáceos como presas secundárias e corroboraram os resultados do método de conteúdo digestivo, que indicou a contribuição de peixes e poliquetos. Além disso, mostraram que equinodermos também são parte da dieta. Em Rio do Fogo, apenas os restos nas tocas e o conteúdo digestivo foram avaliados, de forma que o primeiro apontou bivalves como presas principais e crustáceos em quantidades mínimas, e o segundo destacou crustáceos como os mais consumidos e acompanhados de pequenas quantidades de moluscos (gastrópodes, bivalves e quítons), peixes e poliquetos. Em geral, as tocas mostram restos de estruturas rígidas e pesadas das presas, como conchas e carapaças, e subestimam aquelas com maiores proporções de tecidos moles, as quais são encontradas nos estômagos. Os isótopos, por sua vez, mostram as presas com maiores taxas de assimilação e talvez sofram influência do conteúdo energético das mesmas. Além disso, fatores abióticos (ondas e correntes) e bióticos (digestão rápida dos polvos e outros animais se alimentando nas tocas) também podem alterar os resultados. Por fim, sugere-se o uso de ao menos dois métodos complementares, dependendo do objetivo, espécie e área de estudo do trabalho.

**PALAVRAS-CHAVE:** ecologia alimentar, comparações metodológicas, dieta.

## ABSTRACT

Octopuses are the most important cephalopods in the benthic environment, since they act as generalist and opportunistic predators, consuming a wide variety of organisms. Their trophic ecology has already been studied using several methodologies applied to a variety of species in different locations. However, there is no consensus on which technique would be more effective in this type of research, or even if the use of only one method would be sufficient. Therefore, the objective of this study was to compare three different qualitative and quantitative methods (analysis of midden piles, digestive content and stable isotopes) to characterize the diet of *Octopus insularis*, the most frequent octopus on the northeast coast of Brazil and its oceanic islands. The study areas were: the Biological Reserve of Rocas Atoll, an insular, pristine and unique environment in Southern Hemisphere; and Rio do Fogo, inside the State Marine Protected Area of Coral Reefs, a coastal environment, with human occupation and fishing impact. In Rocas Atoll, the three methods were used and showed different results. Although midden piles and digestive content have pointed crustaceans as the main prey, only the material found in the stomachs showed that fishes and polychaetes occurred in the diet and in considerable amounts. Both showed similar proportions of mollusks in the diet, but differed in the type of such organisms (gastropods in the dens and cephalopods in the stomachs). The isotopes pointed mollusks as main prey and crustaceans as secondary prey, corroborated the contributions of fish and polychaetes exhibited by the digestive content and showed that echinoderms are also part of the diet. In Rio do Fogo, only the dens and the stomach contents were evaluated, so that the first one pointed to bivalves as major prey and crustacean in minimal quantities, and the second highlighted crustaceans as the most consumed prey, accompanied by small amounts of mollusks (gastropods, bivalves and chitons), fishes and polychaetes. In general, midden piles show remains of hard and heavy structures of prey, such as shells and carapaces, and underestimate those with high proportions of soft tissues, which are found in the stomachs. The isotopes, on the other hand, show the prey with higher rates of assimilation and may be influenced by their energy content. In addition, abiotic (waves and currents) and biotic factors (rapid digestion of octopuses and other animals feeding in the dens) may also alter the results. Finally, it is suggested the use of at least two complementary methods, depending on the research goals, the species and area to be studied.

**KEYWORDS:** feeding ecology, methodological comparisons, diet



## 1. INTRODUÇÃO

O estudo da ecologia alimentar de polvos tem sido realizado, principalmente, por meio de um ou mais métodos diretos e indiretos utilizados de forma rotineira, sendo os principais: os restos alimentares em tocas, o conteúdo digestivo e observações *in situ* durante eventos de forrageio (Smith, 2003; Armendáriz Villegas *et al.*, 2014).

A análise de restos de presas em tocas de polvos é o método indireto mais frequente e já foi aplicado para populações de várias espécies em diferentes áreas de estudo (Anexo I). Ainda assim, algumas limitações inerentes a esse método podem levar a subestimativa ou superestimativa da alimentação do predador, pois a ação física das ondas, correntes, e o soterramento podem remover diferentemente os restos de presas consumidas da frente das tocas. Outro aspecto é que cerca de 30% das presas podem ser consumidas e descartadas durante o forrageio (Mather, 1991) e as de menor tamanho são ingeridas por inteiro (Smith, 2003).

O método direto mais utilizado é a identificação do conteúdo digestivo (Anexo I), embora haja dificuldades práticas para o uso deste método quando se trata de cefalópodes. Normalmente, esses moluscos descartam as partes rígidas de suas presas, que seriam de maior valor taxonômico, e ingerem as partes moles já parcialmente digeridas externamente pelas enzimas digestivas (Boucher-Rodoni & Mangold, 1977; Grisley & Boyle, 1988). Por isso, muitos indivíduos apresentam pouco ou nenhum conteúdo em seus estômagos e o pouco que há é de difícil identificação visual (Boyle & Rodhouse, 2005).

Outro método direto é a observação *in situ* de eventos de forrageio, a qual permite uma imagem mais próxima daquilo que é de fato consumido pelos polvos. Neste caso, os pontos negativos estão mais relacionados ao custo do método, pois são necessárias horas de observação/filmagem durante mergulhos (Leite & Mather, 2008; Krajewski *et al.*, 2009; Hanlon *et al.*, 2010), à dificuldade de observação inerente ao comportamento críptico dos polvos (Hanlon & Messenger, 1996) e a possíveis efeitos da presença do observador sobre o forrageio destes (Anderson *et al.*, 2010).

Um método recente de análise indireta para avaliação de dieta e conectividade trófica é o uso dos isótopos estáveis. Esta técnica mede a diferença em partes por mil ( $\delta$ ) da razão entre isótopos pesados e leves de um dado elemento na amostra em relação ao seu padrão internacional. Este, por sua vez, tem  $\delta = 0\%$ , de modo que a amostra poderá

ter mais (valor positivo de  $\delta$ ) ou menos (valor negativo de  $\delta$ ) espécies isotópicas pesadas quando comparada ao padrão (Pereira & Benedito, 2007). Assim, este método permite a esquematização de possíveis teias tróficas através da distinção entre fontes alimentares de diferentes espécies, definição de seus respectivos níveis tróficos e contribuições para a dieta de predadores específicos (Post, 2002; Fry, 2006).

Apenas um estudo utilizou este método com o objetivo de analisar o uso dos recursos alimentares e a relação com o estágio de maturação e tipo de hábitat dos indivíduos da espécie de águas frias *Octopus tehuelchus* no Golfo de San Matías, Patagônia Atlântica (Storero *et al.*, 2016). Quanto a estudos de posicionamento em teias tróficas, ainda não há registro de investigações desse tipo focadas diretamente em espécies de polvo, de modo que a pouca informação disponível se encontra em trabalhos onde estes estão incluídos como elementos secundários na análise parcial de comunidades marinhas locais (Cherel & Hobson, 2005; Cherel *et al.*, 2009) (Anexo I).

Trabalhos prévios envolvendo a ecologia trófica de polvos já utilizaram pelo menos um dos quatro métodos citados e chegaram a resultados diversos (e.g. Ibáñez & Chong, 2008; Leite *et al.*, 2009a; Armendáriz Villegas *et al.*, 2014; Storero *et al.*, 2016). As diferentes técnicas podem subestimar ou superestimar componentes distintos da dieta desses moluscos, muito provavelmente devido a características inerentes de cada método (Grubert *et al.*, 1999; Post, 2002; Smith, 2003). A maioria dos trabalhos tem caracterizado a dieta dos polvos em nível populacional (e.g. Mather, 1991) e individual (e.g. Anderson *et al.*, 2008) pelos restos de presas que eles deixam em suas tocas (Anexo I), não só por se tratar de um método não invasivo, mas também por permitir a identificação das presas ao nível de espécie. No entanto, não se sabe até que ponto o uso de apenas uma técnica é suficiente para a realização desse tipo de análise.

Independentemente do método empregado ou se o estudo ocorre em nível populacional ou individual, táxons como crustáceos, moluscos e peixes sempre ocupam lugares de destaque na dieta dos polvos, apenas alternando entre si a ordem de importância (Anderson *et al.*, 2008; Šifner & Vrgoč, 2009; Armendáriz Villegas *et al.*, 2014). *Octopus insularis*, objeto deste estudo, já teve sua dieta estudada pelo método de tocas em ambientes insulares (Leite *et al.*, 2009a; Bouth *et al.*, 2011) e costeiros (Batista & Leite, 2016). Embora apresente preferências alimentares distintas dependendo da localidade de estudo (Leite *et al.*, 2016), tratam-se sempre de espécies pequenas de crustáceos e moluscos em maior oferta no ambiente, o que é uma consequência clara da sua estratégia de forrageio minimizadora de tempo (Leite *et al.*, 2009a).

Desta forma, o primeiro capítulo desta dissertação teve por objetivo comparar os métodos de análise de restos alimentares em tocas, de conteúdo digestivo e de isótopos estáveis a fim de testar a hipótese de que, para estudos de simples descrição da dieta, o uso de apenas um método seria suficiente para identificar os grupos de presas de maior ocorrência e abundância na alimentação dos polvos. Não obstante, alcançar a riqueza total de presas consumidas por esses animais (em nível populacional ou individual), bem como suas respectivas contribuições para a dieta, seria uma questão respondida apenas por meio de complementação de técnicas. Para isso, os três métodos foram empregados no estudo de *O. insularis* na ReBio Atol das Rocas, ambiente insular, prístino, sem impacto de pesca e único em termos de hemisfério Sul (i.e. único atol abaixo da linha do Equador). Paralelamente, com o intuito de confirmar se os resultados observados apontariam para a mesma conclusão em uma área de estudo distinta, os métodos de restos em tocas e conteúdo digestivo foram também empregados para investigar a dieta de indivíduos de *O. insularis* coletados em um estudo de 2010/2011 em Rio do Fogo, na APA dos Recifes de Corais, ambiente costeiro, com ocupação humana e intensa pesca artesanal.

## 2. MATERIAIS E MÉTODOS

### 2.1. ÁREAS DE ESTUDO

A primeira área de estudo é o Atol das Rocas (3°51'S; 33°49'O), que está incluindo na Reserva Biológica (ReBio) Atol das Rocas e pertence ao estado do Rio Grande do Norte (RN). Sua área abrange 360 km<sup>2</sup>, incluindo o atol e as águas circundantes até a isóbata de 1000 m (Soares-Gomes *et al.*, 2001). O atol está localizado no topo de uma cadeia de montanhas submarinas no Oceano Atlântico Sul, cuja base de origem vulcânica encontra-se a 4000 m de profundidade no leito oceânico. O Atol localiza-se a 267 km da cidade de Natal e 150 km, a oeste, do arquipélago de Fernando de Noronha (Soares *et al.*, 2009). Seu clima é equatorial com ventos alísios de Sudeste, sua temperatura média é de 26°C e a estação chuvosa ocorre entre Março e Julho (Gusmão, 2005).

A segunda área de estudo está situada no leste do estado do Rio Grande do Norte a aproximados 65 km da capital, no município de Rio do Fogo, mais especificamente dentro da Área de Proteção Ambiental (APA) Estadual dos Recifes de Corais (Batista & Leite, 2016). A APA compreende 180000 ha e apresenta uma variedade de habitats que

vai desde recifes rasos até recifes profundos (>15 m) chamados de Risca. Os recifes encontram-se alinhados longitudinalmente, no sentido NE-SE e paralelos à costa (Leão *et al.*, 2003); são sedimentares e ocorrem em combinação com algas coralinhas, corais, vermetídeos e manchas de areia e cascalho. Há também uma área de platôs de recife biogênico de baixa complexidade, conhecida localmente como Restinga (Batista & Leite, 2016), onde se concentra a pescaria artesanal do polvo. A temperatura média anual é de 25,8°C e a umidade relativa média anual é de 75% (IDEMA, 2008).

## 2.2. AMOSTRAGEM

As tocas do polvo *Octopus insularis* foram reconhecidas pela presença simultânea do animal e dos restos de suas presas (Bouth *et al.*, 2011), através de busca ativa nas poças de maré e mergulho livre nas piscinas do Atol das Rocas de dezembro/2015 a janeiro/2016. Foram capturados manualmente 20 indivíduos, os quais foram imediatamente acondicionados em sacos com água e cloreto de magnésio para anestesia dos animais (Pagano *et al.*, 2011). No raio de 0,5 m ao redor das tocas, foram coletados apenas os restos frescos de organismos predados pelo polvo (i.e. carapaças e conchas sem sinais de rolamento ou crescimento de algas incrustantes em suas superfícies, partes moles de animais consumidos recentemente).

Os polvos foram pesados e o comprimento do manto (ML) de cada um foi medido. Posteriormente, foram separados em classes de tamanho (extra pequeno: < 50 mm; pequeno: 50-80 mm; médio: 80-100 mm; grande: > 100 mm) e seu sexo foi aferido através da detecção do braço modificado característico dos machos (hectocótilo) (Leite *et al.*, 2009b). Em seguida, os indivíduos foram dissecados para observação das gônadas e consequente confirmação do sexo, bem como para remoção do trato digestivo e futura análise do seu conteúdo. Os estômagos e papos de cada indivíduo foram fixados em formol 10% e amostras de tecido do manto foram coletadas e congeladas para análise de isótopos estáveis. Dados de comprimento do manto, peso e sexo dos indivíduos de *Octopus insularis* constam no Anexo II.

Amostras de tecido/músculo foram retiradas de espécies previamente identificadas como potenciais componentes da cadeia trófica do polvo *Octopus insularis*, incluindo 2 aves marinhas, 13 peixes, 6 crustáceos, 2 poliquetos, 2 equinodermos, 5 algas, 1 componente misto (matéria orgânica particulada) e 6 moluscos, além do próprio polvo objeto deste estudo (Anexo III). Em geral, cinco indivíduos distintos pertencentes a cada grupo taxonômico foram amostrados; com esse

número tendo sido excedido apenas no caso do polvo e dos invertebrados menores (e.g. poliquetos), cujo tamanho dificultava o acúmulo de material suficiente para análise; o plâncton foi coletado por meio de arrasto com rede apropriada com malha de 64 µm. A fim de manter a integridade da comunidade, vertebrados de maior porte não foram sacrificados e, sempre que possível, as amostras eram obtidas de exemplares recém-mortos encontrados ao longo da área de estudo (e.g. aves e tubarões). As amostras de tecido/músculo foram congeladas após sua coleta (Carabel *et al.*, 2006).

Para Rio do Fogo, foram utilizados os dados de restos alimentares em tocas de 20 indivíduos coletados em estudo prévio realizado no período de 2010 a 2011 (Batista & Leite, 2016). Os dados de conteúdo digestivo são referentes a outros 20 indivíduos coletados na mesma área e cujos estômagos e papos encontravam-se armazenados e fixados em formol e álcool desde sua coleta em 2011.

### 2.3. PROCESSAMENTO DAS AMOSTRAS

Uma vez em laboratório, os papos e estômagos de cada indivíduo foram dissecados para recuperação do alimento em seu interior. O conteúdo digestivo foi triado e as presas encontradas foram contabilizadas e identificadas até o menor nível taxonômico possível com auxílio de bibliografia específica (Melo, 1996; Paiva *et al.*, 2007; Rios, 2009) e de especialistas nos grupos. Os restos de presas encontrados nas tocas dos polvos também foram contabilizados e identificados da mesma forma.

As amostras de tecido/músculo foram descongeladas, lavadas em água destilada e secadas em estufa a 60°C durante 72 h, sendo então maceradas com auxílio de gral e pistilo de porcelana. Amostras contendo alguma contribuição indesejada de CaCO<sub>3</sub> (e.g. algas com partículas de sedimento aderidas, tecidos com resquícios de conchas, carapaças ou peças ósseas) passaram pelo processo de acidificação descrito em Jacob *et al.* (2005) a fim de evitar possíveis alterações nos resultados da análise. O pó resultante foi acondicionado em microtubos e, posteriormente, após pesagem em balança analítica de precisão, entre 0,4 e 0,6 mg de cada amostra foi armazenado em cápsulas de estanho e guardado em microplacas, as quais foram então enviadas para análise em espectrômetro de massa de razão isotópica - IRMS (Isotope Ratio Mass Spectrometer) em laboratório especializado na Washington State University (Carabel *et al.*, 2006).

A análise em IRMS retornou as razões isotópicas de carbono (<sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C) e nitrogênio (<sup>15</sup>N/<sup>14</sup>N), as quais foram interpretadas usando a notação δ, rotineiramente utilizada para a avaliação de ecologia trófica (Fry, 2006). A razão de isótopos estáveis

de carbono muda pouco ao longo da teia alimentar (enriquecimento de até 1‰ para cada nível trófico), portanto,  $\delta^{13}\text{C}$  é usado para identificar as principais fontes alimentares dos organismos, tendo em vista que as razões isotópicas das fontes deste elemento diferem entre si (Fry, 1988; Post, 2002). Já o nitrogênio é utilizado para estimar a posição trófica dos organismos (Capítulo II), uma vez que o  $\delta^{15}\text{N}$  de um consumidor é geralmente enriquecido em 3,4 ‰ em relação à sua dieta (Post, 2002). Os padrões de referência internacional utilizados para carbono e nitrogênio foram Vienna Pee Dee Belemnite (V-PDB) e  $\text{N}_2$  atmosférico (AIR), respectivamente. Os resultados para amostras de grupos animais que tinham razão C:N acima de 3,5 e de grupos vegetais com mais de 40% de carbono são indicadores de excesso de lipídeos e por isso seus valores foram matematicamente corrigidos segundo Post *et al.*, 2007.

#### 2.4. MEDIDAS NUMÉRICAS E ANÁLISE ESTATÍSTICA

Para as metodologias de restos em tocas e conteúdo digestivo, a importância de cada categoria de presa foi avaliada através dos dois métodos quali-quantitativos mais utilizados em estudos de dieta (ver Anexo I): a frequência de ocorrência (%FO), calculada através da razão entre o número de indivíduos de *O. insularis* contendo uma dada espécie de presa em seus estômagos (ou presente nos restos da toca) e o total de indivíduos avaliados, e a abundância relativa ou frequência numérica (%FN), dada pela razão entre o número total de indivíduos de uma presa específica e o número total de indivíduos de todas as categorias de presas encontradas na dieta (Hynes, 1950; Šifner & Vrgoč, 2009).

O índice de amplitude do nicho ( $B'$ ) de Cardona (1991) foi calculado pela seguinte fórmula:

$$B' = (\sum^j fj - \sigma) / (100R) \quad (1),$$

onde  $\sigma$  é o desvio-padrão de  $fj$ ,  $R$  é a riqueza de presas na dieta e  $fj = (100Nj/N)$ , sendo  $Nj$  o número de tocas/estômagos contendo uma dada presa e  $N$  o total de tocas/estômagos analisados. Este índice foi utilizado para examinar a especialização individual da dieta usando a % FO obtida nos dois métodos. Ele indica o tamanho do nicho alimentar ocupado pelo predador, de modo que, quanto mais próximo de zero, menores são o número de recursos alimentares explorados e suas respectivas frequências de ocorrência, com o contrário acontecendo para valores mais próximos de

um. Como consequência, presume-se que os menores nichos estão relacionados a uma estratégia alimentar especialista e os maiores nichos a uma estratégia mais generalista (Cardona, 1991).

Para comparar os métodos quanto à ocorrência dos principais grupos predados (e.g. moluscos, peixes e outros), foram realizados testes qui-quadrado de Pearson ( $\chi^2$ ). Os dados de abundância obtidos tanto pelo método de restos em tocas quanto pelo de conteúdo digestivo não atenderam a todos os pressupostos exigidos pela estatística paramétrica (dados do Atol das Rocas - teste de homogeneidade de variâncias de Levene:  $F= 5,3029$  |  $p= 0.000004$ ; teste de normalidade de Shapiro-Wilk:  $w= 0,5523$  |  $p<0,0001$ ; dados de Rio do Fogo - teste de Levene:  $F= 1,9054$  |  $p= 0,0723$ ; teste de Shapiro-Wilk:  $w= 0,1966$  |  $p<0,0001$ ) (Zar, 1999). Por isso, foi utilizada a ANOVA para dados transformados de classes alinhadas (Analysis of Variance of Aligned Rank Transformed Data - ANOVA of ART), análise não paramétrica análoga a ANOVA Fatorial disponível no pacote “ARTool” (Wobbrock *et al.*, 2011) para software R (R Development Core Team, 2008). Foi utilizado o delineamento para medidas repetidas, visto que as unidades amostrais (i.e. polvos) se repetiam entre métodos e categorias de presas.

Para identificação das fontes alimentares de *Octopus insularis* pelo método de isótopos estáveis, foi realizado um modelo de mistura bayesiano através do pacote SIMMR (Parnell & Inger, 2016) do R Software. Antes da modelagem, 21 fontes alimentares em potencial (Anexo III) foram selecionadas e comparadas por meio de MANOVA (teste de Pillai) para saber se diferiam significativamente em seus valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ . Em seguida, a mesma análise foi realizada em pares, a fim de identificar quais fontes eram redundantes entre si e poderiam ser combinadas *a priori*, respeitando características biológicas em comum (e.g. proximidade taxonômica ou mesma guilda trófica) (Phillips *et al.*, 2014). Os valores de discriminação trófica aplicados para considerar as mudanças nas razões isotópicas que ocorrem entre consumidor e recurso foram de  $3,3\pm 0,1\%$  para  $\delta^{15}\text{N}$  e  $-0,2\pm 0,2\%$  para  $\delta^{13}\text{C}$  (Hobson & Cherel, 2006).

### 3. RESULTADOS

Os indivíduos de *O. insularis* apresentaram peso médio de  $391,5\pm 332,2$  g, comprimento médio do manto (ML) de  $93,8\pm 31,0$  (dorsal) e  $66,9\pm 22,0$  mm (ventral),

sendo em sua maioria fêmeas. A análise dos restos alimentares em tocas foi possível para 14 dos indivíduos coletados no Atol das Rocas. Foram recuperados 63 itens alimentares, os quais foram divididos em 10 táxons distintos, sendo Crustacea o grupo mais frequente na dieta (100% FO), seguido de Mollusca (Gastropoda) (28,6% FO) e Pisces (7,14% FO). Quanto à abundância relativa, o mesmo quadro foi observado, com crustáceos contribuindo para a maior parte da dieta (90% FN), seguidos de moluscos gastrópodes (8% FN) e peixes (2% FN) (Anexo IV).

Devido à alta incidência de estômagos vazios, a análise do conteúdo digestivo foi possível para 12 dos 20 polvos coletados. Através da observação dos restos de presas, foram identificados aproximadamente 74 indivíduos pertencentes a 15 táxons distintos. Dentre eles, Crustacea foi o grupo mais frequente (91,7% FO), seguido de Pisces (75% FO), Polychaeta (50% FO) e Mollusca (Cephalopoda) (25% FO). Novamente a maior porção numérica da dieta foi composta por crustáceos (62,2% FN), sendo o restante dividido entre peixes (21,6% FN), poliquetos (8,1% FN) e cefalópodes (4,1% FN) (Anexo IV).

Para o método de isótopos estáveis, as 21 fontes alimentares (Anexo III) selecionadas inicialmente se mostraram significativamente distintas para os dois isótopos (MANOVA Pillai= 1,5362 | gl= 20 | F aprox= 13,74 | p= 0,001). Após MANOVA em pares (Tabela 1), 11 fontes foram combinadas *a priori* em 5 novos grupos: POLY (poliquetos), ECHINO (equinodermos), CRUST\_P (crustáceos das famílias Majidae e Xanthidae), GRAP (crustáceos da família Grapsidae) e POGO (peixes das famílias Pomacentridae e Gobiidae).

Tabela 1- MANOVA em pares para formação de combinações *a priori*. As combinações com resultados não significativos indicam fontes isotopicamente semelhantes entre si. POLYC: Polychaeta sp.1; FOGO: *Hermodice carunculata*; OFI: Ophiuroida sp.1; HOL: Holothuroida sp.1; XANT: *Xanthodius denticulatus*; MAJI: *Microphrys bicornutus*; GRAPS: *Grapsus grapsus*; PACHY: *Pachygrapsus transversus*; DONZ: *Stegastes rocasensis*; ABU: *Abudefduf saxatilis*; MYST: *Bathygobius mystacium*.

Combinações	Pillai	F aprox.	p
POLYC-FOGO	0,22179	0,9975	0,416
OFI-HOL	0,40373	2,3698	0,164
XANT-MAJI	0,28042	1,1691	0,373
GRAPS-PACHY	0,52761	3,9092	0,073
DONZ-ABU	0,41052	2,4374	0,157
ABU-MYST	0,47567	3,1752	0,104
MYST-DONZ	0,10189	0,3971	0,687



No gráfico de espaço isotópico (Anexo V), o polígono formado pelas 15 fontes alimentares utilizadas no primeiro modelo englobou 15 dos 20 pontos referentes aos indivíduos de *O. insularis*. Isto indica que a amostragem das presas em potencial foi bem sucedida. No entanto, o resultado das possíveis contribuições de cada fonte para a mistura da dieta do polvo mostra que a maioria dos grupos testados teve proporções muito semelhantes (Tabela 2). A única exceção foi a fonte *Lottia noronhensis* (ARCH), que estaria contribuindo com  $50,3 \pm 14,5\%$  da dieta. Esta incapacidade do primeiro modelo em distinguir a contribuição das diferentes presas (ver gráfico de densidade de proporções no Anexo V) indicou que mais combinações precisavam ser feitas.

Tabela 2- Média e desvio-padrão (DP) das contribuições de cada fonte para a dieta de *O. insularis* após combinação *a priori*. ECHINO: equinodermos; POLY: poliquetos; CRUST\_P: xantídeos+majídeos; CALA: *Callapa ocellata*; TRINI: *Ophioblennius trinitatis*; VOME: *Entomacrodus vomerinus*; POGOB: pomacentrídeos + gobídeos; ARCH: *Lottia noronhensis*; GRAP: grapsídeos; ACRO: *Acrosterigma magnum*; CHAM: *Pseudochama cristella*; NERIT: *Nerita ascensionis*; LITO: *Echinolittorina miliaris*; LEUCO: *Leucozonia nassa*; PALIN: *Panulirus echinatus*.

Fonte	Média (%)	DP	Fonte	Média (%)	DP
ECHINO	5,7	7,5	GRAP	2,6	2,3
POLY	6,2	8,2	ACRO	2,9	2,7
CRUST_P	4,6	4,4	CHAM	3,7	3,7
CALA	4,2	4,9	NERIT	2,6	2,2
TRINI	2,7	2,2	LITO	3,0	2,6
VOME	2,8	2,5	LEUCO	3,0	2,7
POGOB	2,5	2,1	PALIN	3,1	2,8
ARCH	50,3	14,5	-	-	-

Desta forma, com base na proximidade taxonômica e sobreposição isotópica, foram realizadas 5 combinações de fontes *a posteriori* a fim de aumentar o poder da análise e obter um modelo com resultados mais discretos: CRUSTA (crustáceos das famílias Calapidae, Majidae e Xanthidae), PGB (peixes das famílias Pomacentridae, Gobiidae e Blennidae), BIVAL (bivalves) e GASTRO (gastrópodes das ordens Littorinimorpha, Neogastropoda e Neritopsida) (Figs. 1 e 2). Por fim, o método de isótopos estáveis mostrou uma maior contribuição dos moluscos (ARCH+BIVAL+GASTRO) para a dieta (65,6%), seguido de crustáceos (CRUSTA+GRAP+PALIN) (14,5%), peixes (PGB+TRINI) (8,0%), poliquetos (6,2%) e equinodermos (5,7%) (Tabela 3).

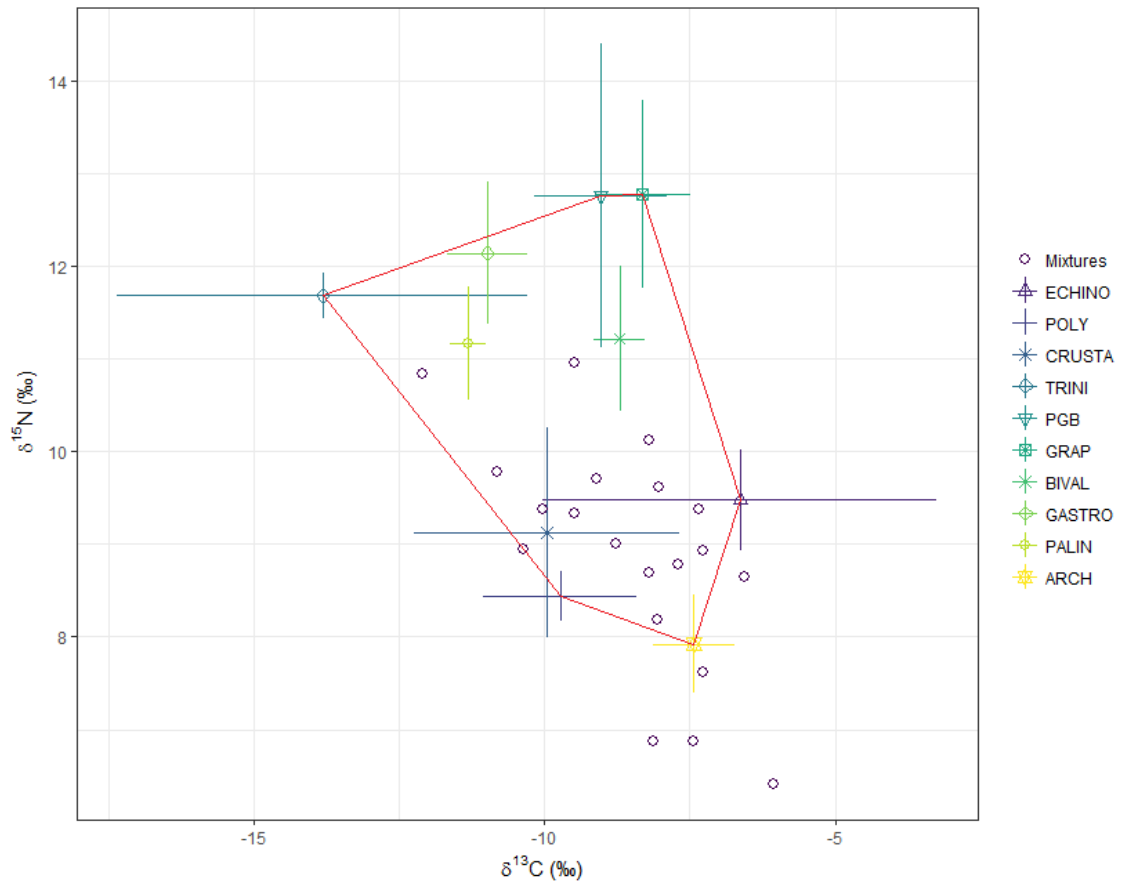


Fig. 1- Espaço isotópico após combinações *a posteriori*. As novas combinações são CRUSTA: CRUST\_P + CALA; PGB: POGOG + MYST; BIVAL: ACRO + CHAM; GASTRO: NERIT + LITO + LEUCO. As barras de erro correspondem ao desvio-padrão das fontes alimentares e os pontos representam os indivíduos de *O. insularis*. ECHINO: equinodermos; POLY: poliuetos; CRUSTA: xantídeos + majídeos + calapídeos; TRINI: *Ophioblennius trinitatis*; PGB: pomacentrídeos + gobídeos + blenídeo *Entomacrodus vomerinus*; GRAP: grapsídeos; BIVAL: bivalves; GASTRO: gastrópodes *N. ascensionis* + *L. nassa* + *E. miliaris*; PALIN: *Panulirus echinatus*; ARCH: *Lottia noronhensis*.

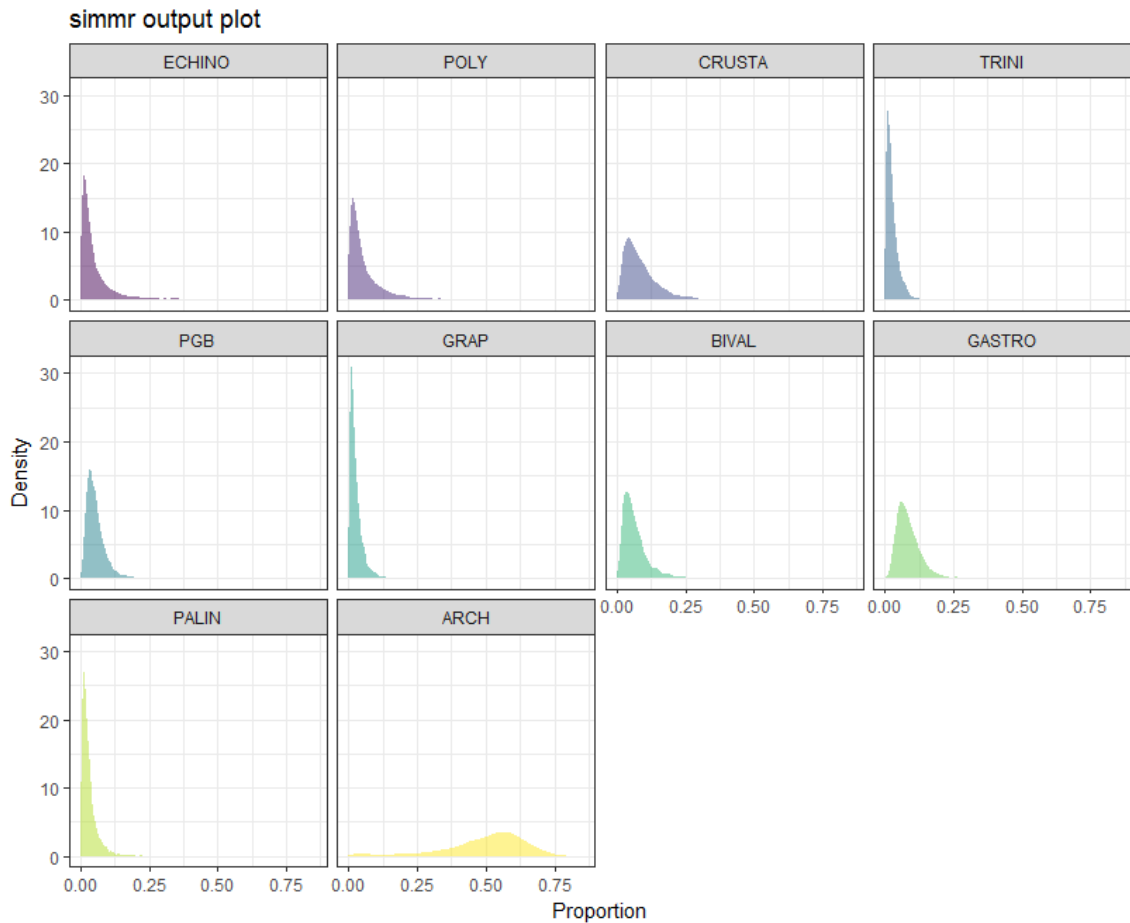


Fig. 2- Densidade de proporções após combinações *a posteriori* das fontes alimentares de *O. insularis*. ECHINO: equinodermos; POLY: poliquetos; CRUSTA: xantídeos + majídeos + calapídeos; TRINI: *Ophioblennius trinitatis*; PGB: pomacentrídeos + gobídeos + blenídeo *Entomacrodus vomerinus*; GRAP: grapsídeos; BIVAL: bivalves; GASTRO: gastrópodes *N. ascensionis* + *L. nassa* + *E. miliaris*; PALIN: *Panulirus echinatus*; ARCH: *Lottia noronhensis*.

Tabela 3- Média e desvio-padrão (DP) das contribuições finais de cada fonte para a dieta de *O. insularis* após combinações *a posteriori*.

Fonte	Média (%)	DP
ARCH	50,3	14,5
GASTRO	8,7	4,0
BIVAL	6,6	4,5
CRUSTA	8,8	6,7
GRAP	2,6	2,3
PALIN	3,1	2,8
PGB	5,3	3,2
TRINI	2,7	2,2
POLY	6,2	8,2
ECHINO	5,7	7,5

Na comparação da ocorrência das categorias de presas entre os métodos de restos alimentares em tocas e conteúdo digestivo no Atol das Rocas, o teste qui-quadrado de Pearson mostrou diferenças significativas ( $\chi^2= 18,479$  |  $\chi^2_{0,05}= 9,488$  |  $gl= 4$  |  $p= 0,001$ ). As categorias mais importantes para essa diferenciação foram moluscos gastrópodes, peixes e poliquetos, visto que somaram as maiores contribuições para o resultado final do teste ( $\chi^2_{mollusca}= 6,1$  |  $\chi^2_{pisces}= 3,7$  |  $\chi^2_{polychaeta}= 3,9$ ). A ANOVA-ART também mostrou diferenças significativas na abundância das categorias de presas quando comparadas entre os métodos de tocas e conteúdo digestivo ( $F=7,1359$  |  $gl=4$  |  $p= 0.00004$ ). Pisces e Polychaeta foram novamente apontados como os grupos mais importantes para essa dicotomia, como pode ser visto no gráfico de interação (Fig. 3).

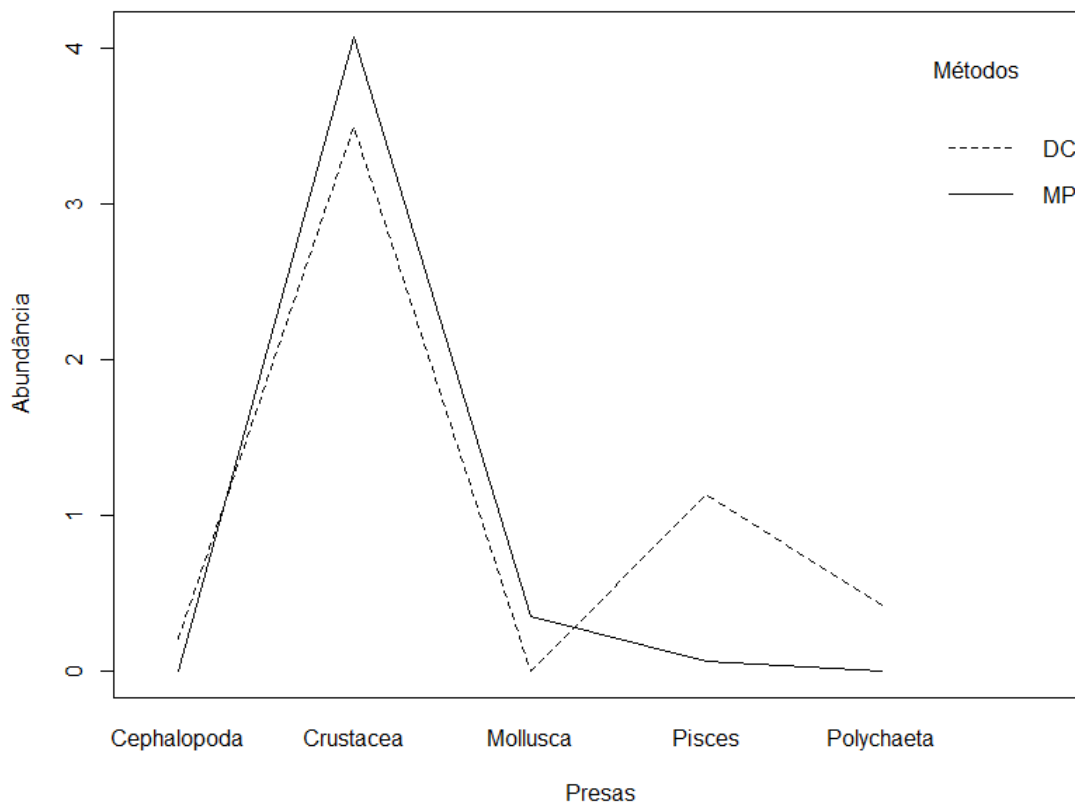


Fig. 3- Interação entre os métodos de conteúdo digestivo (DC) e restos em tocas (MP) para os dados de abundância entre as categorias de presas de *Octopus insularis* (Atol das Rocas).

Uma grande variação individual foi observada na dieta de *O. insularis* pelos métodos de conteúdo digestivo e isótopos estáveis. Embora esses métodos indiquem, respectivamente, crustáceos e moluscos como presas principais para a população, é notável que este resultado não é unânime entre os indivíduos. Alguns consumiram essas presas em quantidades bem pequenas, ao passo que outros nem predaram tais grupos

(Fig. 4). O método de tocas, por outro lado, mostra variação individual no consumo das presas, mas nada que discorde do resultado encontrado para a população (Fig. 4).

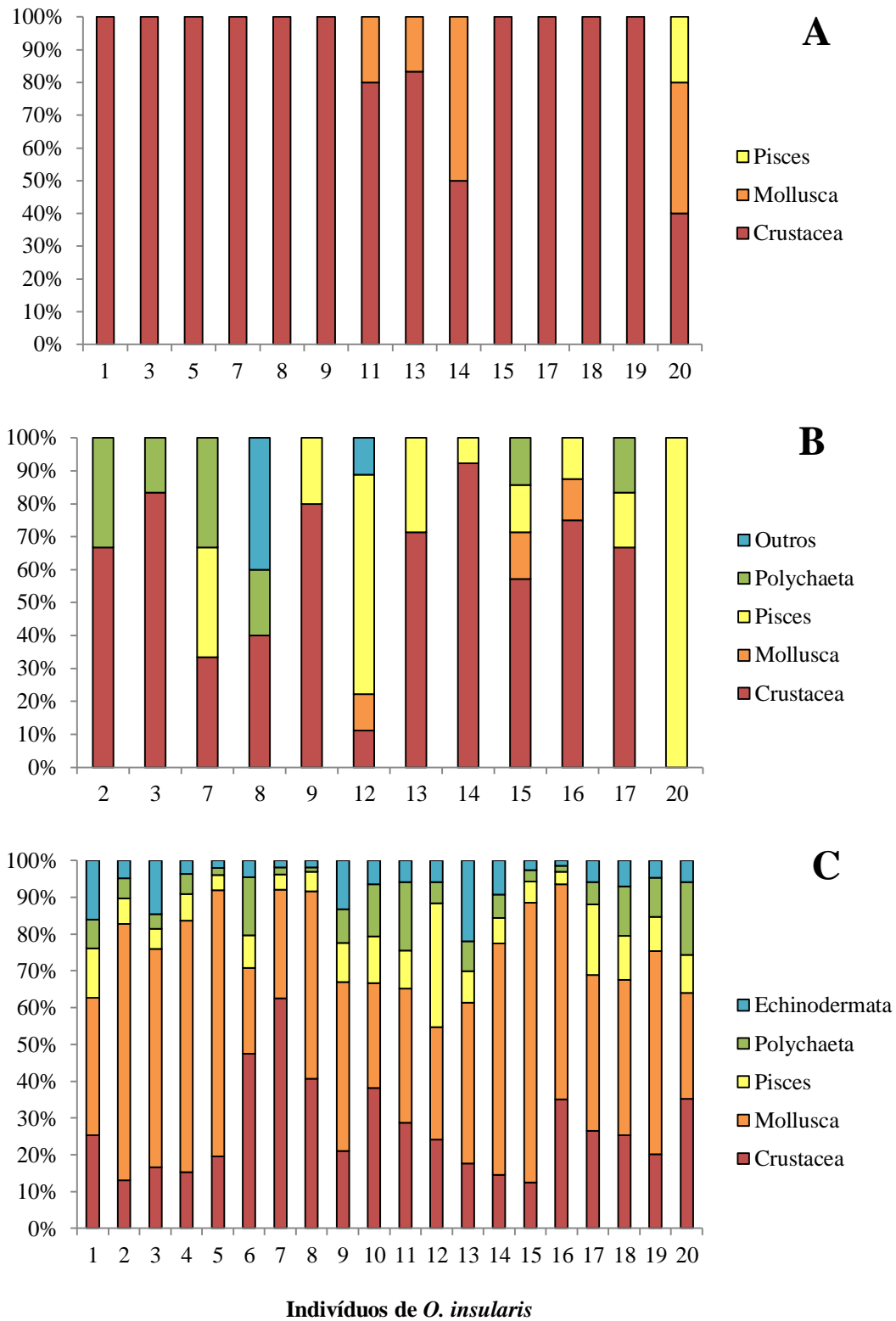


Fig. 4- Dieta individual (em %FN) de *Octopus insularis* no Atol das Rocas pelos métodos de restos de presas nas tocas (A), conteúdo digestivo (B) e fontes alimentares via isótopos estáveis (C).

Os resultados para Rio do Fogo mostram que, dos 20 polvos cujos restos de presas foram coletados de suas tocas, foram obtidos 239 itens alimentares. Estes foram divididos em 17 táxons distintos, sendo a maioria moluscos bivalves (100% FO), seguidos de crustáceos (15% FO); o mesmo padrão se mantém na abundância relativa, com bivalves dominando (97,5% FN) e uma minoria de crustáceos (2,5% FN) (Anexo IV).

Os itens presentes nos estômagos de 20 polvos desta mesma área também foram analisados. Foram identificados 16 táxons através de uma soma considerável de restos de presas correspondente a aproximados 483 indivíduos. Dentre eles, Crustacea foi o grupo mais frequente (85% FO), seguido de Mollusca (Bivalvia, Polyplacophora e Gastropoda) (75% FO), Polychaeta (5% FO) e Pisces (5% FO). Quanto à abundância relativa, os organismos dominantes foram os crustáceos (57,6% FN), com moluscos (3,5%), peixes (1,5% FN) e poliquetos (0,2% FN) em menores frequências (Anexo IV). Um total de 36,7% do conteúdo digestivo não pôde ser identificado devido ao seu avançado grau de digestão.

A ocorrência das presas entre os métodos também diferiu significativamente em Rio do Fogo, como foi observado pelo teste qui-quadrado de Pearson ( $\chi^2= 13,995$  |  $\chi^2_{0,05}=7,815$  |  $gl=3$  |  $p= 0,002$ ). Neste caso, as presas mais importantes para a diferenciação dos métodos foram crustáceos e moluscos ( $\chi^2_{crustacea}= 6,2$  |  $\chi^2_{mollusca}= 6,1$ ). Os resultados da ANOVA-ART foram todos significativos (Métodos:  $F= 8,211$  |  $gl= 2$  |  $p= 0,006$ ; Presas:  $F= 37,844$  |  $gl= 3$  |  $p<0,0001$ ; Interação:  $F= 55,569$  |  $gl= 3$  |  $p<0,0001$ ), de modo que abundância diferiu entre os tipos de métodos e entre as categorias de presas. Os dados de abundância também indicaram os grupos Crustacea e Mollusca como de maior relevância para a distinção entre métodos (Fig. 5).

Assim como no Atol das Rocas, os polvos de Rio do Fogo mostraram, pelo método de tocas, dietas sem variação entre indivíduos e coerentes com os resultados da população (Fig. 6). Pelo método de conteúdo digestivo, entretanto, houve grande variação entre os indivíduos quanto a dieta, sendo notável que alguns inclusive se alimentam de apenas um tipo de presa (Fig. 6). Por fim, observa-se que, nas duas áreas, o método de conteúdo digestivo capturou uma maior riqueza de presas e preferência por crustáceos, enquanto o método de tocas mostrou dietas especializadas em categorias alimentares distintas. O método de isótopos concordou com a maior diversificação de presas apontada pelo conteúdo digestivo no Atol das Rocas (Fig. 7).

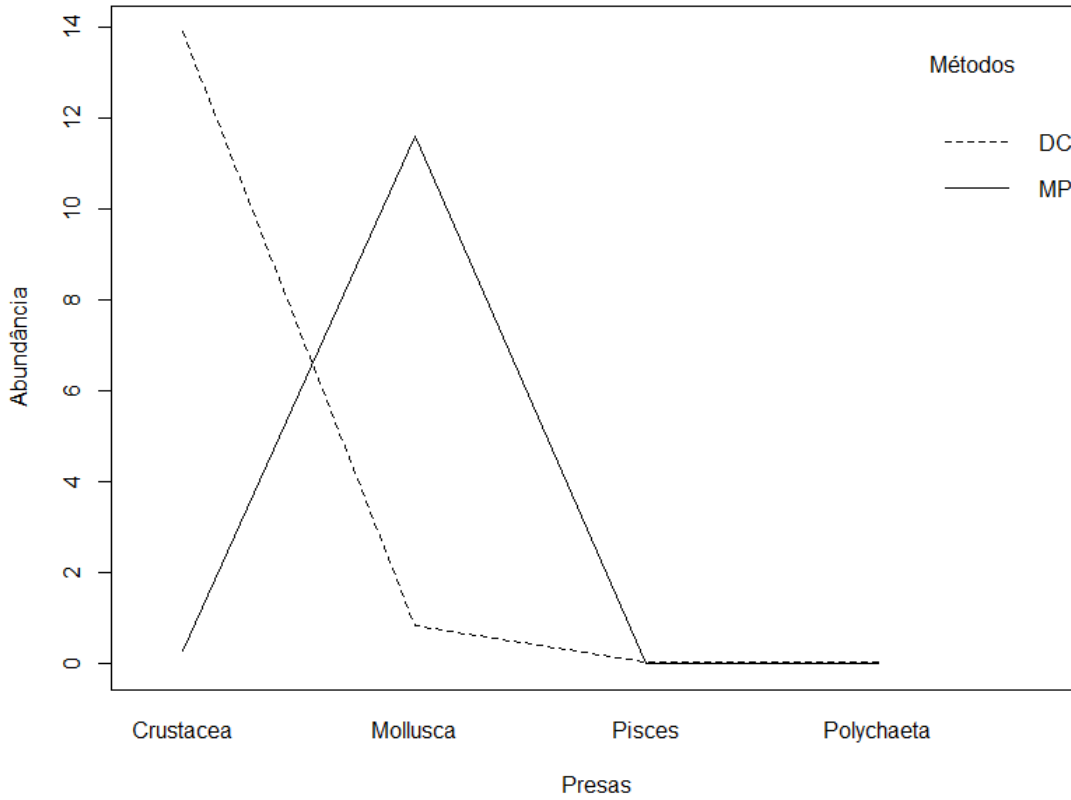


Fig. 5- Interação entre os métodos de conteúdo digestivo (DC) e restos em tocas (MP) para os dados de abundância entre as categorias de presas de *Octopus insularis* (Rio do Fogo).

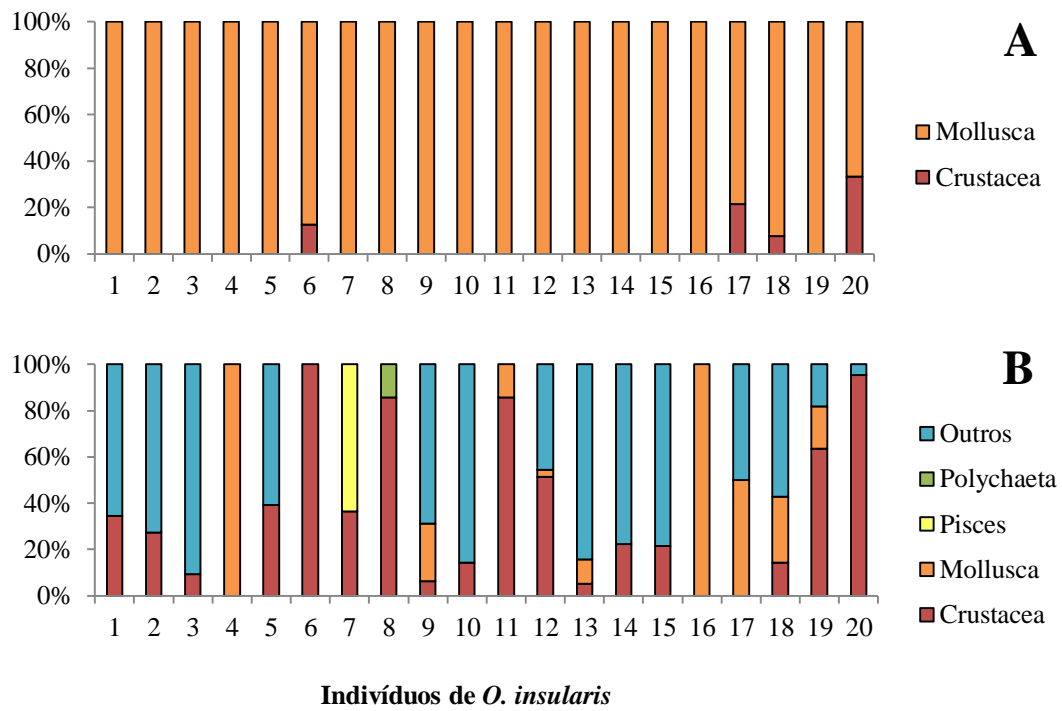


Fig. 6- Dieta individual (em %FN) de *Octopus insularis* em Rio do Fogo pelos métodos de restos em tocas (A) e conteúdo digestivo (B).

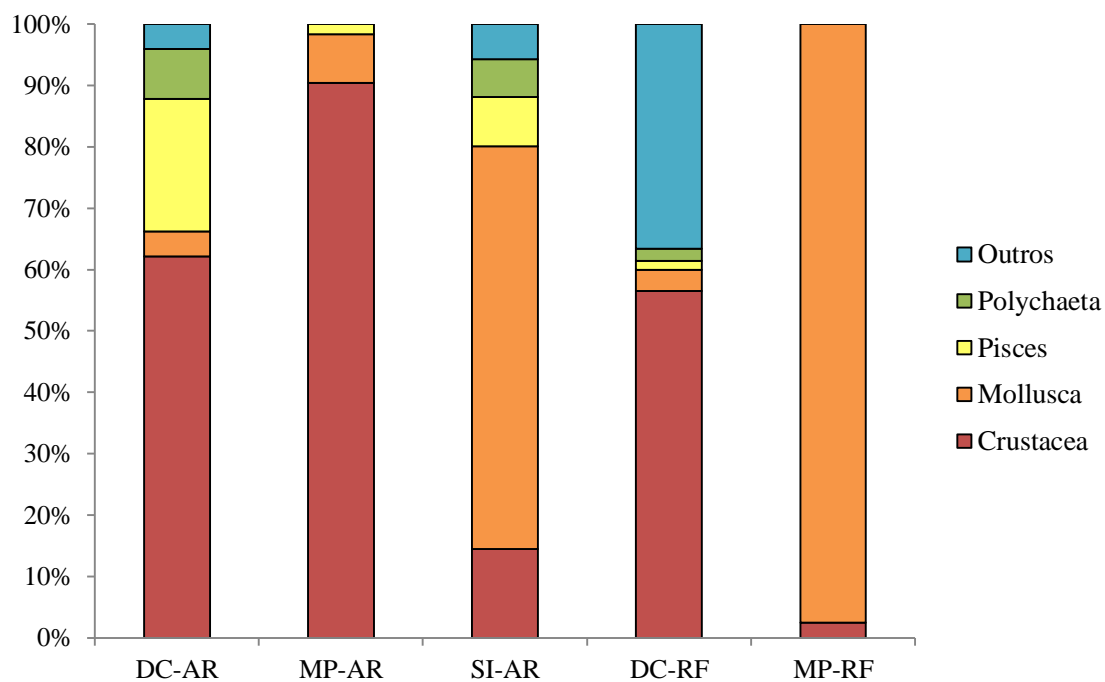


Fig. 7- Contribuições das categorias de presas (em %FN) para a dieta de *O. insularis* pelos diferentes métodos (DC: conteúdo digestivo; MP: restos em tocas; SI: isótopos estáveis) nas duas áreas de estudo (AR: Atol das Rocas; RF: Rio do Fogo).

O índice de amplitude de nicho de Cardona (1991) para os polvos do Atol das Rocas resultou em  $B' = 0,222$  para o método de conteúdo digestivo e em  $B' = 0,173$  para o método de restos em tocas, ambos no extremo especialista do gradiente ecológico esperado ( $0 \leq B' \leq 1$ ). O mesmo ocorreu para os polvos de Rio do Fogo, cujos resultados foram  $B' = 0,151$  para conteúdo digestivo e  $B' = 0,235$  para o método de tocas.

#### 4. DISCUSSÃO

Os resultados mostraram que o uso de diferentes métodos possibilita conclusões distintas quanto à dieta dos polvos, de modo que, no Atol das Rocas, houve diferenças claras entre os três métodos empregados. A comparação dos dois métodos mais comumente utilizados (restos em tocas e conteúdo digestivo) recusou parcialmente a hipótese de que o uso de apenas uma técnica seria suficiente para apontar as presas mais frequentes e abundantes na dieta de uma população de polvos. Ambos apontaram crustáceos como presas mais consumidas, fato já observado na mesma área (Bouth *et al.*, 2011). Em Rio do Fogo, por outro lado, esses mesmos métodos discordaram quanto às presas mais consumidas, negando a hipótese e mostrando que fatores locais também



podem influenciar essa resposta, em especial quando se trata de restos alimentares nas tocas (Leite *et al.*, 2016). Enquanto o conteúdo alimentar permaneceu mostrando crustáceos como presas dominantes, moluscos representaram a maior parte dos restos alimentares nas tocas (Batista & Leite, 2016). Os isótopos estáveis mostraram crustáceos em segundo lugar na ordem de importância e apontaram moluscos como presas principais no Atol das Rocas, mais especificamente uma espécie de gastrópode pequeno cujos restos não foram encontrados nas tocas e nem nos estômagos.

Quanto à riqueza e ordem de importância das demais categorias de presas, os métodos discordaram tanto no Atol das Rocas como em Rio do Fogo, o que dá suporte a hipótese desse trabalho. A ocorrência de itens menos abundantes e frequentes na dieta é influenciada por características inerentes a cada técnica, como já foi sugerido nos poucos trabalhos que usaram mais de um método na avaliação da dieta de polvos (Smith, 2003; Armendariz Villegas *et al.*, 2014).

As quantidades totais de itens alimentares recuperados pelos métodos de restos em tocas e conteúdo estomacal no Atol das Rocas foram semelhantes, bem como a riqueza de espécies. No entanto, em termos de ocorrência das categorias de presas, o método de conteúdo digestivo se mostrou melhor que o de tocas, pois, além de evidenciar uma frequência muito maior de peixes que a observada em frente às tocas, este método foi também mais preciso ao abranger vermes poliquetos, que ocorreram em 50% dos polvos coletados. Outros estudos que investigaram o conteúdo digestivo de polvos também encontraram uma maior ocorrência desses dois grupos de presas (Perez & Haimovici, 1995; Grubert *et al.*, 1999; Ibáñez & Chong, 2008; Šifner & Vrgoč, 2009), e alguns inclusive observaram o mesmo contraste ao comparar com os restos de alimentos em tocas (Smith, 2003; Armendariz Villegas *et al.*, 2014).

Essa diferença nos restos das tocas se deve ao fato de que resquícios de organismos com maiores proporções de tecidos moles, como os peixes encontrados nos estômagos, são provavelmente consumidos por outros animais (e.g. detritívoros e saprófagos), deixando vestígios de pequenas dimensões e de difícil detecção visual no ambiente (Grubert *et al.*, 1999). Além disso, devem ser facilmente soterrados ou carregados pelos movimentos de ondas e correntes (Mather, 1991). Já organismos de pequeno porte, como poliquetos, são ingeridos inteiros, não deixando restos nas pilhas em frente às tocas (Smith, 2003).

Por outro lado, pelo método de conteúdo digestivo, a maior ocorrência dessas presas (i.e. peixes e poliquetos) se deve a conservação de partes não digeríveis ou de

digestão lenta no interior dos estômagos, neste caso, mandíbulas de poliquetos e escamas, espinhas, otólitos, cristalinos e epiderme de peixes. Contudo, este método não mostrou a predação de gastrópodes evidenciada pela técnica de restos em tocas, a qual consegue capturar uma riqueza maior de moluscos, principalmente quando a amostragem é mais extensa. Um estudo no Atol das Rocas, por exemplo, obteve restos de presas nas tocas de 110 espécimes de *O. insularis* e mostrou que quase 30% de sua dieta era composta por moluscos gastrópodes (22,5%), bivalves (6,3%) e cefalópodes (0,7%) (Bouth *et al.* 2011). Reforçando o comportamento canibal já reportado para outras espécies de octópodes (e.g. Guerra, 1978; Cardoso *et al.*, 2004; Quetglas *et al.*, 2005), fragmentos de outros polvos foram encontrados apenas no conteúdo estomacal, provavelmente pelas mesmas razões que impossibilitam a permanência de restos de peixes nas tocas.

As contribuições das fontes alimentares, estimadas através do modelo bayesiano de mistura e baseadas na análise de isótopos estáveis, indicaram que moluscos foram as presas de maior importância para *O. insularis* no Atol das Rocas (65,6% FN). Este resultado discorda dos métodos de tocas e conteúdo estomacal, que indicaram ser Crustacea o grupo mais abundante na dieta desta espécie. Entretanto, a análise de isótopos estáveis não indica necessariamente a presa mais consumida, mas sim a melhor assimilada e, portanto, mais incorporada aos tecidos do predador (Post, 2002). Desta forma, é possível que moluscos apresentem maior digestibilidade, assim resultando em taxas de assimilação mais altas para polvos. Além disso, o conteúdo energético estimado para gastrópodes e bivalves (i.e. 4356,55 e 4502,25 cal/g, respectivamente) é maior que o de crustáceos (i.e. 3656,73 cal/g) (Brey *et al.*, 1988; Scheel *et al.*, 2007), o que também pode ter propiciado maiores taxas de assimilação para moluscos, embora seu consumo seja menor.

Do total de moluscos avaliado, 50,3% se referem a apenas uma espécie, *Lottia noronhensis*, um gastrópode herbívoro e de tamanho pequeno que vive associado a substratos duros, inclusive substrato vivo (e.g. como observado na concha do bivalve *Pseudochama cristella* no atol). Estudo também realizado no Atol das Rocas encontrou indivíduos deste mesmo táxon (identificados pela sinonímia *Collisella* sp.) em frente às tocas de *O. insularis* com uma frequência de 20,2% (Bouth *et al.*, 2011). Esta presa não foi detectada em nenhum dos demais métodos deste trabalho, muito provavelmente porque o pequeno volume que ela provê em termos de tecido mole deve ser rapidamente digerido pelo polvo (e.g. *O. vulgaris*, por exemplo, tem um tempo de digestão de 12-

16h) (Boucher-Rodoni & Mangold, 1977). Quanto à concha, por se tratar de um animal leve e pequeno (~27 mm), provavelmente é descartada durante o forrageio na maioria das vezes, o que impossibilitou encontrá-la nas pilhas de restos das tocas (Mather, 1991; Smith, 2003).

Ainda segundo os resultados dos isótopos, crustáceos parecem ser assimilados na alimentação em uma quantidade bem menor (14,5%) que a exibida em sua taxa de consumo pelos métodos de tocas e estômagos, enquanto os peixes ocupam uma posição intermediária entre as duas técnicas (8%). O resultado para poliquetos (6,2%), entretanto, concorda com o valor de contribuição sugerido pelo conteúdo digestivo. Presas da categoria Echinodermata, apesar de não terem sido detectadas pelos outros dois métodos, são apontadas pelos isótopos estáveis como itens tão importantes quanto os poliquetos (5,7%) para a alimentação de *O. insularis*. Esta semelhança na importância desses grupos também pode ser observada nos resultados de conteúdo digestivo de *O. bimaculatus* (Armendáriz Villegas, 2014), embora em uma escala menor.

As diferenças encontradas em Rio do Fogo entre o conteúdo estomacal e os restos das tocas podem estar relacionadas às condições oceanográficas. As tocas em Rio do Fogo ficam em profundidades maiores que no Atol das Rocas (>5 m) e em um ambiente com baixa complexidade e fortes correntes (Batista e Leite, 2017). Deste modo, é possível que as carapaças de crustáceos sejam carregadas por serem mais leves que as conchas de bivalves, fazendo com que os moluscos se destaquem neste ambiente. Adicionalmente, já foi visto que a quantidade de presas coletadas nas tocas tende a diminuir com a profundidade, inclusive não sendo mais encontradas a partir dos 20 m no Arquipélago de Fernando de Noronha (Leite *et al.*, 2009b).

No que se refere à avaliação da dieta dos indivíduos, percebe-se que a grande variação individual evidenciada pelos métodos de isótopos estáveis (no Atol das Rocas) e conteúdo digestivo (nas duas áreas de estudo) não foi observada pelo método de restos em tocas. Por isso, esse resultado indica que talvez este método não seja eficaz na detecção e análise de diferenças alimentares intrapopulacionais, embora já tenha sido utilizado com esse mesmo intuito em outros trabalhos (e.g. Grubert *et al.*, 1999; Anderson *et al.*, 2008; Scheel & Anderson, 2012).

Em se tratando de medidas quantitativas frequentemente utilizadas na ecologia trófica, as frequências de ocorrência (% FO) e numérica (% FN) foram empregadas em quase todos os estudos de dieta de polvos (Anexo I) e também em trabalhos com vários

outros grupos taxonômicos (e.g. Lønne & Gulliksen, 1989; Field *et al.*, 2007; Lucifora *et al.*, 2009). Neste trabalho, essas medidas se mostraram igualmente eficientes na quantificação dos resultados. Suas versões brutas (i.e. ocorrência e abundância relativas, respectivamente) foram aplicadas nas comparações estatísticas entre métodos, onde se obteve resultados significativos.

Por outro lado, os valores do índice de amplitude de nicho trófico de Cardona calculados para os dois métodos no Atol das Rocas e em Rio do Fogo foram muito semelhantes, impossibilitando qualquer distinção entre os métodos. Em verdade, o índice de Cardona tem mostrado um resultado baixo para todas as espécies de polvos (em diferentes ambientes) às quais foi aplicado até agora (*Octopus rubescens*:  $B' = 0,242$  | Riqueza= 18; *Octopus vulgaris*:  $B' = 0,080$  | Riqueza= 75; *Octopus cyanea*:  $B' = 0,280$ ; *Enteroctopus dofleini*:  $B' = 0,164$  | Riqueza= 69) (Anderson *et al.*, 1999; Anderson *et al.*, 2008; Scheel & Anderson, 2012). Embora comumente usado com peixes e anfíbios (e.g. Gisbert *et al.*, 1996; Solé & Rödder, 2010; Pereira *et al.*, 2017), os resultados para *O. insularis* e demais espécies mostram que o índice de Cardona não tem uma boa aplicação para polvos, pois o seu caráter binário (i.e. especialista x generalista) não atende a complexidade do comportamento alimentar desses animais, dificultando qualquer tipo de distinção entre os métodos de estudo utilizados.

## 5. CONCLUSÕES

De um modo geral, o estudo aponta a necessidade de mais de uma metodologia no estudo da ecologia alimentar de polvos, visto que os seus resultados diferiram em vários aspectos. Além disso, é perceptível que o resultado de um método ou outro também depende em parte das condições locais da área de estudo e da natureza dos organismos estudados (e.g. áreas com maior ou menor ação de ondas; organismos com diferentes tempos de digestão, comportamentos de forrageamento, uso e ocupação do hábitat).

O método de tocas mostra o que foi consumido dentro de um espaço de dias (dependendo das condições oceanográficas locais) sem que o animal seja sacrificado, mas enfatiza organismos com conchas, carapaças e outras estruturas rígidas e pesadas que o polvo não ingere. O conteúdo digestivo permite identificar o que foi ingerido num espaço de tempo menor que um dia e dá destaque a presas menores engolidas inteiras e aquelas com estruturas cujo tempo de retenção no trato digestivo é maior. As razões

isotópicas de C e N estão associadas às taxas de assimilação das fontes alimentares. Por isso, variam em escala temporal de acordo com a taxa de crescimento dos organismos (e.g. desenvolvimento rápido: dieta em semanas, desenvolvimento lento: dieta em meses).

Independentemente do método empregado e de suas características específicas, este trabalho também corroborou que a estratégia de forrageio apresentada por *Octopus insularis* é do tipo “minimizadora de tempo”. Os resultados das análises de restos em tocas, conteúdo digestivo e isótopos estáveis mostraram que o polvo preda os organismos mais abundantes e de captura relativamente fácil (i.e. pequeno porte) do ambiente ao invés de presas específicas e mais difíceis de subjugar (i.e. grande porte).

Por fim, para estudos que abordem a ecologia alimentar de polvos, sugere-se o uso de, ao menos, duas técnicas complementares, dependendo do objetivo proposto. Em um ambiente de águas rasas e baixo hidrodinamismo, por exemplo, a associação de uma ampla amostragem em tocas e uma amostragem menor de conteúdo digestivo seria indicada para avaliar a riqueza de presas consumidas e suas respectivas contribuições para a dieta. Por outro lado, num ambiente de águas mais agitadas, as pilhas de restos das tocas não seriam fontes seguras de informação sobre a dieta, sendo mais indicada uma combinação de conteúdo digestivo e isótopos estáveis, ou mesmo observação direta, caso a logística do projeto permita. Para estudos focados nas diferenças individuais, sugere-se o uso dos métodos de conteúdo digestivo e isótopos estáveis, visto que, neste trabalho, o método de tocas não retratou bem a variação individual na dieta de *Octopus insularis*.

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anderson, R.C; Wood, J.B. & Mather, J.A. 2008. *Octopus vulgaris* in the Caribbean is a specializing generalist. Marine Ecology Progress Series, 371: 199-202.
- Anderson, R.C.; Mather, J.A.; Monette, M.Q. & Zimsen, S.R.M. 2010. Octopuses (*Enteroctopus dofleini*) recognize individual humans. Journal of Applied Animal Welfare Science, 13: 261-272.
- Armendáriz Villegas, E.J.; Ceballos-Vázquez, B.P.; Markaida, U.; Abitia-Cárdenas, A.; Medina-Lopez, M.A. & Arellano-Martínez, M. 2014. Diet of *Octopus bimaculatus* Verril, 1883 (Cephalopoda: Octopodidae) in Bahía de Los Ángeles, Gulf of California. Journal of Shellfish Research, 33 (1): 305-314.

- Batista, A.T. & Leite, T.S. 2016. *Octopus insularis* (Cephalopoda: Octopodidae) on the tropical coast of Brazil: where it lives and what it eats. *Brazilian Journal of Oceanography*, 64 (4): 353-364.
- Boucher-Rodoni, R. & Mangold, K. 1977. Experimental study of digestion in *Octopus vulgaris* (Cephalopoda: Octopoda). *Journal of Zoology*, 183: 505-515.
- Bouth, H.F.; Leite, T.S.; Lima, F.D. & Oliveira, J.E.L. 2011. Atol das Rocas: an oasis for *Octopus insularis* juveniles (Cephalopoda: Octopodidae). *Zoologia*, 28: 45-52.
- Boyle, P. & Rodhouse, P. 2005. *Cephalopods: ecology and fisheries*. Oxford: Blackwell Science, 452p.
- Brey, T.; Rumohr, H. & Ankar, S. 1988. Energy content of macrobenthic invertebrates: general conversion factors from weight to energy. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 117: 271-278.
- Carabel, S.; Godínez-Domínguez, E.; Veríssimo, P.; Fernández, L. & Freire, J. 2006. An assessment of sample processing methods for stable isotope analyses of marine food webs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 336: 254-261.
- Cardona, L. 1991. Measurement of trophic niche breadth using occurrence frequencies. *Journal of Fish Biology*, 39: 901-903.
- Cardoso, F.; Villegas, P. & Estrella, C. 2004. Observaciones sobre la biología de *Octopus mimus* (Cephalopoda: Octopoda) em la costa peruviana. *Revista Peruana de Biología*, 11 (1): 45-50.
- Cherel, Y. & Hobson, K.A. 2005. Stable isotopes, beaks and predators: a new tool to study ecology of cephalopods, including giant and colossal squids. *Proceedings of the Royal Society of London*, 272: 1601-1607.
- Cherel, Y.; Ridoux, V.; Spitz, J. & Richard, P. 2009. Stable isotopes document the trophic structure of a deep-sea cephalopod assemblage including giant octopod and giant squid. *Biology Letters*, 5 (3): 1-4.
- Field, I.C.; Bradshaw, C.J.A.; Van den Hoff, J.; Burton, H.R. & Hindell, M.A. 2007. Age-related shifts in the diet composition of southern elephant seals expand overall foraging niche. *Marine Biology*, 150: 1441-1452.
- Fry, B. 1988. Food web structure on Georges Bank from stable C, N and S isotopic compositions. *Limnology and Oceanography*, 33 (5): 1182-1190.
- Fry, B. 2006. *Stable isotope ecology*. New York: Springer, 308p.

- Gisbert, E; Cardona, L. & Castelló, F. 1996. Resource partitioning among planktivorous fish larvae and fry in a Mediterranean coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 43: 723–735.
- Grisley, M.S. & Boyle, P.R. 1988. Recognition of food in *Octopus* digestive tract. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 118: 7-32.
- Grubert, M.A.; Wadley, V.A. & White, R.W.G. 1999. Diet and feeding strategy of *Octopus maorum* in Southeast Tasmania. *Bulletin of Marine Science*, 65 (2): 441-451.
- Guerra, A. 1978. Sobre la alimentación y el comportamiento alimentario de *Octopus vulgaris*. *Investigación Pesquera*, 42: 351-364.
- Gusmão, L.G.S. 2005. Nossas ilhas oceânicas. In: Chaves, P.T.; Hazin, F.H.V.; Souza, J.E.B. & Gusmão, L.G.S. (Eds). *O mar no espaço geográfico brasileiro*. Brasília: Ministério da Educação, pp. 64-131.
- Hanlon, R.T. & Messenger, J.B. 1996. *Cephalopod behavior*. Cambridge: Cambridge University Press, 232p.
- Hanlon, R.T.; Watson, A.C. & Barbosa, A. 2010. A “Mimic Octopus” in the Atlantic: flatfish mimicry and camouflage by *Macrotritopus defilippi*. *The Biological Bulletin*, 218: 15-24.
- Hobson, K.A. & Cherel, Y. 2006. Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Canadian Journal of Zoology*, 84: 766-770.
- Hynes, H.B.N. 1950. The food of fresh-water sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes. *Journal of Animal Ecology*, 19 (1): 36-58.
- Ibáñez, C.M. & Chong, J.V. 2008. Feeding ecology of *Enteroctopus megalocyathus* (Cephalopoda: Octopodidae) in southern Chile. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 88 (4): 793-798.
- IDEMA. 2008. Perfil do município de Rio do Fogo/RN. Disponível em <http://www.idema.com.br> (16/03/2017).
- Jacob, U.; Mintenbeck, K.; Brey, T.; Knust, R. & Beyer, K. 2005. Stable isotope food web studies: a case for standardized sample treatment. *Marine Ecology Progress Series*, 287: 251-253.
- Krajewski, J.P.; Bonaldo, R.M.; Sazima, C. & Sazima, I. 2009. Octopus mimicking its follower reef fish. *Journal of Natural History*, 43 (3-4): 185-190.

- Leão, Z.M.A.N.; Kikuchi, R.K.P. & Testa, V. 2003. Corals and coral reefs of Brazil. In: Cortés, J. (Ed.) Latin American Coral Reefs. London: Elsevier Science B.V., pp. 9-52.
- Leite, T.S. & Mather, J.A. 2008. A new approach to octopuses' body pattern analysis: a framework for taxonomy and behavioral studies. *American Malacological Bulletin*, 24: 31-41.
- Leite, T.S.; Haimovici, M. & Mather, J. 2009a. *Octopus insularis* (Octopodidae), evidences of a specialized predator and a time-minimizing forager. *Marine Biology*, 156: 2355–2367.
- Leite, T.S.; Haimovici, M; Mather, J & Lins-Oliveira, J.E. 2009b. Habitat, distribution, and abundance of the commercial octopus (*Octopus insularis*) in a tropical oceanic island, Brazil: information for management of an artisanal fishery inside a marine protected area. *Fisheries Research*, 98: 85-91.
- Leite, T.S.; Batista, A.T.; Lima, F.D.; Barbosa, J.C. & Mather, J. 2016. Geographic variability of *Octopus insularis*' diet: from oceanic island to continental populations. *Aquatic Biology*, 25: 17-27.
- Lønne, O.J. & Gulliksen, B. 1989. Size, Age and Diet of Polar Cod, *Boreogadus saida* (Lepechin 1773), in Ice Covered Waters. *Polar Biology*, 9: 187-191.
- Lucifora, L.O.; García, V.B.; Menni, R.C.; Escalante, A.H. & Hozbor, N.M. 2009. Effects of body size, age and maturity stage on diet in a large shark: ecological and applied implications. *Ecological Research*, 24: 109-118.
- Mather, J.A. 1991. Foraging, feeding and prey remains in middens of juvenile *Octopus vulgaris* (Mollusca: Cephalopoda). *Journal of Zoology*, 224: 27-39.
- Melo, G.A.S. 1996. Manual de identificação dos Brachyura (Caranguejos e Siris) do Litoral Brasileiro. São Paulo: Plêiade/FAPESP, 604p.
- Pagano, E.; Ponte, G.; Andrews, P.L.R. & Fiorito, G. 2011. A comparative analysis of different anaesthetics in octopus: towards true anesthesia? *Journal of Shellfish Research*, 30 (3): 989-1023.
- Paiva, P.C.; Young, P.S. & Echeverría, C.A. 2007. The Rocas Atoll, Brazil: a preliminary survey of the crustacean and polychaetes fauna. *Arquivos do Museu Nacional Rio de Janeiro*, 65 (3): 241-250.
- Parnell, A. & Inger, R. 2016. Stable isotope mixing models in R with SIMMR. Disponível em <http://cran.r-project.org/web/packages/simmr/vignettes/simmr.html> (16/03/2017).



- Pereira, A.L. & Benedito, E. 2007. Isótopos estáveis em estudos ecológicos: métodos, aplicações e perspectivas. *Revista Biociências*, 13: 16-27.
- Pereira, T.J.; Manique, J.; Quintella, B.R.; Castro, N.; Almeida, P.R. & Costa, J.L. 2017. Changes in trophic ecology of fish assemblages after no take Marine Protected Area designation in the southwestern coast of Portugal. *Ocean and Coastal Management*, 137: 144-153.
- Perez, J.A.A. & Haimovici, M. 1995. Descriptive ecology of two South american eledonids (Cephalopoda: Octopodidae). *Bulletin of Marine Science*, 56 (3): 752-766.
- Phillips, D.L.; Inger, R.; Bearhop, S.; Jackson, A.L.; Moore, J.W.; Parnell, A.C.; Semmens, B.X. & Ward, E.J. 2014. Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Canadian Journal of Zoology*, 92: 823-835.
- Post, D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83 (3): 703-718.
- Post, D.M.; Layman, C.A.; Arrington, D.A.; Takimoto, G.; Quattrochi, J. & Montaña, C.G. 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia*, 152: 179-189.
- Quetglas, A.; González, M. & Franco, I. 2005. Biology of the upper-slope cephalopod *Octopus salutii* from the western Mediterranean Sea. *Marine Biology*, 146: 1131-1138.
- R Development Core Team. 2008. R: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing (<http://www.R-project.org>).
- Rios, E. 2009. Compendium of Brazilian seashells. Rio Grande: Evangraf, 668p.
- Scheel, D. & Anderson, R. 2012. Variability in the diet specialization of *Enteroctopus dofleini* (Cephalopoda: Octopodidae) in the Eastern Pacific examined from midden contents. *American Malacological Bulletin*, 30: 267-279.
- Scheel, D.; Lauster, A. & Vincent, T.L.S. 2007. Habitat ecology of *Enteroctopus dofleini* from middens and live prey surveys in Prince William Sound, Alaska. In: Landman, N.H.; Davis, R.A. & Mapes, R.H. (Eds) *Cephalopods present and past: new insights and fresh perspectives*. Dordrecht: Springer, pp. 434-458.
- Smith, C.D. 2003. Diet of *Octopus vulgaris* in False Bay, South Africa. *Marine Biology*, 143: 1127-1133.

- Soares-Gomes, A.; Villaça, R.C. & Pezzella, C.A.C. 2001. Atol das Rocas ecossistema único no Atlântico Sul. *Ciência Hoje*, 29 (172): 32-39.
- Soares, M.O.; Lemos, V.B. & Kikuchi, R.K.P. 2009. Atol das Rocas, Atlântico Sul Equatorial: considerações sobre a classificação do recife biogênico. *Revista Brasileira de Geociências*, 39 (2): 238-243.
- Šifner, S.K. & Vrgoč, N. 2009. Diet and feeding of the musky octopus, *Eledone moschata*, in the northern Adriatic Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89 (2): 413-419.
- Solé, M & Rödder, D. 2010. Dietary assessments of adult amphibians. In: Dodd Jr., C.K. (Eds) *Amphibian ecology and conservation: a handbook of techniques*. Oxford: Oxford University Press, pp. 167-184.
- Storero, L.P.; Botto, F.; Narvarte, M.A. & Iribarne, O.O. 2016. Influence of maturity condition and habitat type on food resources utilization by *Octopus tehuelchus* in Atlantic Patagonian coastal ecosystems. *Marine Biology*, 163: 1-10.
- Wobbrock, J.O.; Findlater, L.; Gergle, D. & Higgins, J.J. 2011. The Aligned Rank Transform for nonparametric factorial analyses using only ANOVA procedures. *Proceedings of the ACM Conference on Human Factors in Computing Systems (CHI '11)*. Vancouver, British Columbia (May 7-12, 2011). New York: ACM Press, pp. 143-146.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. New Jersey: Prentice-Hall, 663p.

## CAPÍTULO II

### O papel ecológico de *Octopus insularis*: posicionamento da espécie na teia trófica marinha do Atol das Rocas

#### RESUMO

Polvos são componentes de grande relevância para o funcionamento dos ecossistemas marinhos, de modo que flutuações em sua densidade populacional podem provocar mudanças significativas na estrutura de comunidades do infralitoral. *Octopus insularis* é uma espécie dominante de áreas recifais rasas cuja dieta já foi estudada em algumas localidades, sendo sua estratégia alimentar caracterizada pela captura de presas de pequeno porte e em grande oferta no ambiente. Contudo, também há registro de atividades predatórias de maior demanda energética, como o consumo de aves, filhotes de tartarugas e outros cefalópodes, o que dificulta a compreensão do seu papel funcional no ecossistema. Portanto, este trabalho teve por objetivo identificar o posicionamento trófico de *O. insularis* a fim de descobrir sua importância como presa e predador na teia alimentar do Atol das Rocas. Um mapeamento da teia local foi realizado pela técnica de isótopos estáveis e as posições tróficas dos polvos e de diversos outros organismos foram calculadas. A teia local exibiu ao menos três níveis tróficos, com o polvo ocupando uma posição entre o segundo e terceiro níveis. Considerando apenas a porção bentônica da teia, *O. insularis* ficou no topo, apenas abaixo das moreias, provavelmente exercendo forte pressão predatória sobre crustáceos e gastrópodes abundantes no ambiente e, assim, controlando suas densidades. Além disso, a posição trófica exibiu relações significativas com o tamanho dos polvos, indicando mudanças ontogenéticas na alimentação. Como presa, a contribuição do polvo para a dieta dos predadores foi baixa, sugerindo que ele talvez não seja um recurso de fácil acesso no Atol das Rocas, visto que seu comportamento críptico e hábito de forrageio minimizador de tempo o tornam menos suscetível a encontros com predadores. Por fim, o controle exercido sobre suas presas, sua plasticidade trófica e a dominância nas áreas recifais rasas da área de estudo dão suporte a um papel potencial de espécie-chave do bentos para o polvo *Octopus insularis*, cuja retirada do ambiente seria precursora de alterações na estrutura da comunidade local.

**PALAVRAS-CHAVE:** teia alimentar, predador chave do bentos, papel ecológico.

## ABSTRACT

Octopuses are of great relevance for the functioning of marine ecosystems, hence large increases or decreases in their population density can cause significant changes in the structure of infralittoral communities. *Octopus insularis* is a dominant species of shallow reef areas and its diet has already been studied in some localities, being its food strategy characterized by the capture of small prey and in great availability in the environment. However, predatory activities of higher energy demand are also reported, such as the consumption of birds, newborn turtles and other cephalopods, making it difficult to understand their functional role in the ecosystem. Therefore, this work aimed to identify the trophic positioning of *O. insularis* in order to discover its importance as prey and predator in the food web of Rocas Atoll. A mapping of the local web was performed by the stable isotope technique and the trophic positions of the octopuses and various other organisms were calculated. The local web exhibited at least three trophic levels, with the octopus occupying a position between the second and third levels. Considering only the benthic portion of the web, *O. insularis* was at the top, just below the morays, probably exerting strong predatory pressure on abundant crustaceans and gastropods of the environment, thus controlling their densities. In addition, the trophic position exhibited significant relationships with the size of *O. insularis* individuals, indicating ontogenetic changes in their feeding habits. As a prey, the octopus contribution to the predators' diet was low, suggesting that it may not be an easily accessible resource in Rocas Atoll, since its cryptic behavior and time-minimizing foraging strategy makes it less susceptible to encounters with predators. Finally, the control exerted on their prey, their trophic plasticity and dominance in the shallow reef areas of the study area support a potential role of keystone species to the benthos for *Octopus insularis*, whose removal from the environment would be a precursor of serious changes in the structure of the local community.

**KEYWORDS:** food web, keystone benthic predator, ecological role.

## 1. INTRODUÇÃO

Cefalópodes são predadores vorazes, oportunistas e adaptáveis que se alimentam de uma grande variedade de organismos e atuam como importantes presas de diversas espécies alvo da pesca comercial (e.g. tubarões, dentões, garoupas, e raias) (Cherel & Hobson, 2005; Armendáriz Villegas *et al.*, 2014). No ambiente bentônico, os polvos são os cefalópodes de maior importância, tanto ecológica como econômica (Leite & Haimovici, 2006). Em algumas localidades, já foi observado que grandes aumentos (e.g. Ambrose, 1986) ou diminuições (e.g. Stevens *et al.*, 2000) em sua densidade populacional podem inclusive provocar mudanças significativas na estrutura de comunidades do infralitoral.

Atualmente, em meio ao cenário de diminuição dos estoques pesqueiros X mudanças climáticas, tem se observado um crescimento global nas populações de polvos e outros cefalópodes (Doubleday *et al.*, 2016). Uma vez livres das pressões de predação e competição (e.g. sobrepesca de predadores e competidores), os cefalópodes podem ser capazes de dominar ambientes e diminuir consideravelmente as populações de suas presas (Stevens *et al.*, 2000; Salas *et al.*, 2004; Vecchione *et al.*, 2009). Por esta razão, eles vem sendo mais visados pela indústria pesqueira, já havendo inclusive alguns sinais de sobrepesca em algumas regiões (Rodhouse *et al.*, 2014), o que torna cada vez mais necessário entender o seu papel ecológico a fim de manejar seus estoques no ambiente natural (Doubleday *et al.*, 2016).

Estudos que abordam o papel ecológico dos polvos na dinâmica trófica dos ecossistemas são escassos, e os poucos que o fizeram utilizando isótopos estáveis não avaliaram sua posição trófica (Cherel & Hobson, 2005; Pinheiro *et al.*, 2016; Storero *et al.*, 2016). Trabalhos de modelagem com base em dados de dieta e pesca, por sua vez, já geraram alguma informação nesse sentido. Em geral, eles posicionam polvos abaixo de pequenos peixes demersais e acima de crustáceos e equinodermos, ocupando entre o terceiro e o quarto nível trófico de cadeias com quatro a cinco níveis (Arreguín-Sánchez, 2000; Jaureguizar & Milessi, 2008; Harvey *et al.*, 2012). Entretanto, os ecossistemas estudados por eles (i.e. plataforma continental tropical e temperada e bacia sedimentar temperada) são todos alvos de pesca intensa, o que pode ter mascarado ou mudado o posicionamento trófico de várias espécies, inclusive dos polvos.

O polvo *Octopus insularis* já teve sua dieta investigada em algumas localidades através de metodologias diretas e indiretas (Leite *et al.*, 2009a; Bouth *et al.*, 2011; Leite

*et al.*, 2016; Batista & Leite, 2016) e sua estratégia alimentar foi definida como minimizadora de tempo (Leite *et al.*, 2009a). Por isso, sabe-se que é um predador oportunista que prefere capturar presas de pequeno porte e em grande oferta no ambiente. Contudo, observações *in situ* também indicam atividades predatórias de maior demanda energética, como a captura de aves (Sazima & Almeida, 2006; observação pessoal), filhotes de tartarugas e até mesmo outros indivíduos de sua mesma espécie (Leite *et al.*, 2009a). Assim, parece ainda difícil entender a função deste predador no ambiente, uma vez que seu papel funcional no ecossistema e o seu posicionamento na teia trófica não são totalmente compreendidos.

Predadores bentônicos como os polvos podem ser de grande importância para a estrutura da comunidade e alguns, inclusive, desempenham um papel essencial na manutenção de sua estabilidade e integridade, sendo chamados de espécies-chave (Mills *et al.*, 1993). Este termo foi primeiramente utilizado com o equinodermo *Pisaster* e o gastrópode *Charonia*, predadores generalistas, com preferência alimentar por presas dominantes no espaço, e cuja diminuição ou retirada de seus respectivos ambientes ocasionava alterações graves na composição de espécies, abundância e outros atributos da comunidade (Paine, 1966). Dentre os cefalópodes, isso já foi observado para a lula *Doryteuthis pleii*, que desempenha tal função para com as porções pelágica e demersal de uma teia na costa Sul do Brasil (Gasalla *et al.*, 2010).

Desta forma, numa área sem pesca como o Atol das Rocas, onde *O. insularis* domina as áreas recifais rasas, preda espécies bentônicas de maior disponibilidade no ambiente e serve de alimento para predadores como tubarões e moreias, é provável que o polvo seja importante para o equilíbrio da comunidade. Por isso, o segundo capítulo desta dissertação teve por objetivo testar a hipótese de que *Octopus insularis* ocupa uma posição de topo, se observada apenas a teia bentônica, ou de meio (mesopredador), se considerada a teia completa, podendo apresentar uma função ecológica potencial de espécie-chave para o bentos.

## 2. MATERIAIS E MÉTODOS

### 2.1. AMOSTRAGEM E PROCESSAMENTO DAS AMOSTRAS

As coletas e o processamento das amostras ocorreram do modo descrito no Capítulo I desta dissertação.

## 2.2. ANÁLISE DOS DADOS

A posição trófica (TP) de todos os grupos coletados foi calculada com base nos dados de isótopos estáveis e através de diferentes métodos. O método de Post (2002) utiliza a seguinte fórmula:

$$TP_{additive} = TP_{base} + \frac{\delta^{15}N_{consumer} - \delta^{15}N_{base}}{3,4} \quad (1),$$

onde  $TP_{base}$  é a posição trófica do grupo de organismos utilizados como base da teia ( $TP_{consumidores\ primários} = 2$ ),  $\delta^{15}N_{consumer}$  é o valor isotópico do consumidor e  $\delta^{15}N_{base}$  é o valor isotópico da base escolhida para a teia alimentar. Este método assume um valor padrão de discriminação de nitrogênio ( $\Delta^{15}N$ ) de 3,4‰ de um nível trófico para o seguinte. O método de Hussey *et al.* (2014) utiliza a seguinte fórmula:

$$TP_{scaled} = \frac{\log(\delta^{15}N_{lim} - \delta^{15}N_{base}) - \log(\delta^{15}N_{lim} - \delta^{15}N_{TP})}{k} + TP_{base} \quad (2),$$

onde  $\delta^{15}N_{lim}$  é o limite de saturação isotópica enquanto a TP cresce (=21,93),  $\delta^{15}N_{TP}$  é o valor isotópico do consumidor e k é a taxa na qual  $\delta^{15}N_{TP}$  se aproxima de  $\delta^{15}N_{lim}$  por TP (=0,14). Neste método, consumidores primários também formaram a base da teia ( $TP_{base} = 2$ ).

A posição trófica com base na dieta ( $TP_{diet}$ ) também foi calculada para todos os indivíduos de *O. insularis* segundo Cortés (1999), por meio da fórmula:

$$TP_k = 1 + (\sum_{j=1}^n P_j \times TL_j) \quad (3),$$

onde  $P_j$  é a proporção de cada categoria de presas (j) na dieta do consumidor (k) e  $TL_j$  é o nível trófico de cada categoria de presas (valores oriundos da revisão feita por Cortés, 1999: peixes teleósteos=3,24; moluscos não-cefalópodes=2,10; crustáceos decápodes=2,52; outros invertebrados=2,50). Neste caso, foi possível calcular a  $TP_{diet}$  para os três métodos de estudo da dieta empregados no Capítulo I: restos em tocas ( $TP_{dietMP}$ ), conteúdo digestivo ( $TP_{dietDC}$ ) e isótopos estáveis ( $TP_{dietSI}$ ). Dado que no Capítulo I foram gerados modelos de mistura por indivíduo de *O. insularis* para observação da variação na dieta entre os mesmos, as proporções das presas em suas

respectivas dietas foram utilizadas no cálculo da  $TP_{\text{dietSI}}$ . Para  $TP_{\text{dietMP}}$  e  $TP_{\text{dietDC}}$ , utilizou-se a frequência numérica das presas na dieta de cada espécime de *O. insularis*. A relação das posições tróficas calculadas pelos métodos de Post (2002), Hussey *et al.* (2014) e Cortés (1999) com o tamanho dos indivíduos de *O. insularis* foi testada por meio de regressões lineares.

A fim de investigar a contribuição de *O. insularis* na dieta de seus potenciais predadores, modelos bayesianos de mistura foram feitos através do pacote SIMMR (Parnell & Inger, 2016) do R Software. Para tal, foram selecionados como predadores os seguintes grupos: MORAY (junção das moreias *Enchelychore nigricans*, *Gymnothorax miliaris* e *Muraena pavonina*), LIMAO (*Negaprion brevirostris*), MARBIRD (junção das aves *Onychoprion fuscatus* e *Sula dactylatra*), CAR (*Carangoides bartholomaei*), LUT (*Lutjanus jocu*) e SER (*Cephalopholis fulva*) (Anexo III). Adicionalmente, foram utilizados dados da literatura para o tubarão lixa *Ginglymostoma cirratum* (CIRR) e para a raia prego *Dasyatis americana* (DAM) oriundos do Atol de Glover, no Caribe (Tilley *et al.*, 2013). Tratam-se de dois predadores importantes do polvo (Leite *et al.*, 2009b) e que são comuns e abundantes no Atol das Rocas (Agra, 2009), mas cuja coleta não foi possível. Como fontes alimentares, foram selecionados *O. insularis* (OCT) e outras presas em potencial escolhidas para cada predador.

### 3. RESULTADOS

A teia trófica do Atol das Rocas exibiu valores de  $\delta^{13}\text{C}$  entre -29,39 e -1,17‰, e de  $\delta^{15}\text{N}$  entre 2,38 e 12,46‰. Os métodos de Post (2002) e Hussey *et al.* (2014) concordaram quanto à posição trófica de todos os grupos amostrados, de modo que a média±desvio-padrão da variação numérica entre os métodos foi de apenas 0,30±0,10 posições tróficas. Em geral, se considerado o valor de enriquecimento de  $\delta^{15}\text{N}$  3,4‰ classicamente utilizado para definir a diferença entre um nível trófico e o seguinte (Post, 2002), a teia em questão parece ser composta por ao menos 3 níveis (Fig. 1).

Nesse contexto, *Octopus insularis* exibiu valores médios de  $\delta^{13}\text{C} = -8,58 \pm 1,51\text{‰}$  e  $\delta^{15}\text{N} = 8,90 \pm 1,23\text{‰}$ , diferindo dos valores já registrados para indivíduos do Arquipélago de São Pedro e São Paulo e para outras espécies de polvos (Tabela 1). Além disso, ocupou as posições tróficas de 3,16 ( $TP_{\text{additive}}$ ) e 2,84 ( $TP_{\text{scaled}}$ ), ambas na



transição entre o 2º e 3º nível trófico da teia alimentar. Os valores isotópicos para os demais grupos amostrados, bem como suas TPs são mostrados na Tabela 2.

Tabela 1- Espécies de polvos com registros na literatura para valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  (média  $\pm$  desvio-padrão).

Polvo	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	Localidade	Referência
<i>Octopus berrima</i>	-17.4	9.0	Sudeste da Austrália	Davenport & Bax, 2002
<i>Octopus maorum</i>	-17.0 $\pm$ 0.9	12.6 $\pm$ 0.3	Sudeste da Austrália	Davenport & Bax, 2002
<i>Benthoctopus thielei</i>	-19.1 $\pm$ 0.4	5.2 $\pm$ 0.6	Ilhas Kerguelen, Antártica	Cherel & Hobson, 2005
<i>Graneledone gonzalezii</i>	-19.3 $\pm$ 0.4	5.9 $\pm$ 0.4	Ilhas Kerguelen, Antártica	Cherel & Hobson, 2005
Octopodidae sp.	-16.5 $\pm$ 0.4	9.7 $\pm$ 0.6	Amsterdã, Holanda	Cherel & Hobson, 2005
<i>Haliphron atlanticus</i>	-18.1 $\pm$ 0.2	7.8 $\pm$ 0.1	Baía da Biscaia, Espanha/França	Cherel <i>et al.</i> , 2009
<i>Octopus tehuelchus</i>	-16.0 $\pm$ 0.7	14.9 $\pm$ 0.8	Golfo de San Matias, Argentina	Storero <i>et al.</i> , 2016
<i>Octopus insularis</i>	-13.8 $\pm$ 2.4	10.3 $\pm$ 0.5	Arquipélago São Pedro São Paulo, Brasil	Pinheiro <i>et al.</i> , 2016
<i>Octopus insularis</i>	-8.5 $\pm$ 1.5	8.9 $\pm$ 1.2	Atol das Rocas, Brasil	Este trabalho

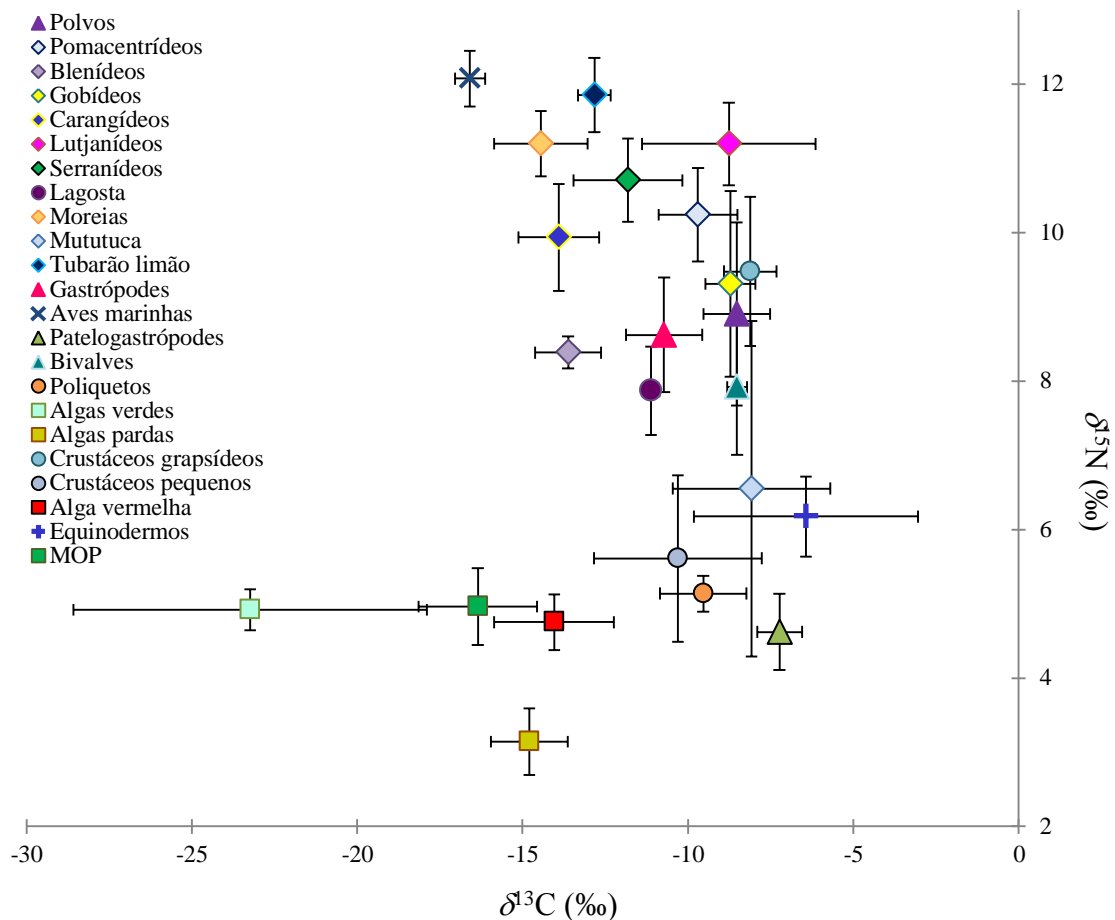


Fig. 1- Teia trófica do Atol das Rocas com valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  de todos os grupos incluídos no estudo. Aves marinhas ( $\times$ ), peixes ( $\blacklozenge$ ), crustáceos e poliquetos ( $\bullet$ ), moluscos ( $\blacktriangle$ ), equinodermos ( $+$ ) e produtores primários ( $\blacksquare$ ).

Tabela 2- Médias ( $\pm$ desvio padrão) dos valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  dos táxons coletados.

Taxa	$\delta^{13}\text{C}$ ( $\pm$ dp)	$\delta^{15}\text{N}$ ( $\pm$ dp)	TPadditive	TPscaled
<b>Aves</b>				
<i>Sula dactylatra</i>	-15.92	12.21	4.14	3.77
<i>Onychoprion fuscatus</i>	-16.82 (0.11)	12.03 (0.45)	4.08	3.72
<b>Pisces</b>				
<i>Negaprion brevirostris</i>	-12.83	11.85	4.03	3.66
<i>Lutjanus jocu</i>	-8.76 (2.62)	11.20 (0.56)	3.84	3.46
<i>Carangoides bartholomaei</i>	-13.90 (1.22)	9.94 (0.72)	3.47	3.11
<i>Cephalopholis fulva</i>	-11.81 (1.64)	10.71 (0.56)	3.70	3.32
<i>Enchelycore nigricans</i>	-13.70 (2.19)	11.39 (0.75)	3.90	3.52
<i>Muraena pavonina</i>	-14.37 (0.72)	11.15 (0.24)	3.82	3.44
<i>Gymnothorax miliaris</i>	-15.26 (0.65)	11.06 (0.09)	3.80	3.42
<i>Myrichtys ocellatus</i>	-8.08 (2.39)	6.55 (2.26)	2.47	2.32
<i>Abudefduf saxatilis</i>	-10.41 (0.86)	10.42 (0.39)	3.61	3.24
<i>Stegastes rocasensis</i>	-8.97 (0.82)	10.07 (0.82)	3.51	3.14
<i>Bathygobius mystacium</i>	-9.30 (0.38)	9.80 (0.91)	3.43	3.07
<i>Entomacrodus vomerinus</i>	-8.11 (0.50)	8.83 (1.46)	3.14	2.82
<i>Ophioblennius trinitatis</i>	-13.62 (3.53)	8.39 (0.22)	3.01	2.72
<b>Mollusca</b>				
<i>Octopus insularis</i>	-8.52 (1.51)	8.90 (1.23)	3.16	2.84
<i>Nerita ascensionais</i>	-10.96 (0.45)	9.50 (0.23)	3.34	2.99
<i>Leucozonia nassa</i>	-9.32 (0.35)	8.36 (0.20)	3.01	2.71
<i>Echilitorina miliaris</i>	-11.90 (0.24)	8.01 (0.68)	2.90	2.63
<i>Lottia noronhensis</i>	-7.23 (0.67)	4.62 (0.52)	2.00*	2.00*
<i>Acrosterigma magnum</i>	-8.67 (0.35)	8.64 (0.68)	3.09	2.78
<i>Pseudochama cristella</i>	-8.35 (0.11)	7.20 (0.35)	2.66	2.45
<b>Crustacea</b>				
<i>Panulirus echinatus</i>	-11.12 (0.25)	7.87 (0.60)	2.86	2.60
<i>Grapsus grapsus</i>	-7.65 (0.78)	9.81 (1.31)	3.43	3.07
<i>Pachygrapsus transversus</i>	-8.58 (0.54)	9.14 (0.53)	3.23	2.90
<i>Callapa ocellata</i>	-7.85 (0.68)	6.58 (0.54)	2.48	2.32
<i>Xanthodius denticulatus</i>	-11.11 (2.36)	5.63 (0.69)	2.00*	2.00*
<i>Microporys bicornutus</i>	-12.12 (1.98)	4.63 (1.04)	2.00*	2.00*
<b>Echinodermata</b>				
Ophiuroida G. sp.	-5.48 (3.84)	6.48 (0.47)	2.45	2.30
Holothuroida G. sp.	-7.39 (2.96)	5.87 (0.43)	2.27	2.18
<b>Polychaeta</b>				
<i>Hermodice carunculata</i>	-9.58 (1.46)	5.24 (0.17)	2.09	2.06
Polychaeta G. sp.	-9.48 (1.31)	5.03 (0.27)	2.00*	2.00*
<b>Chlorophyta</b>				
<i>Caulerpa verticillata</i>	-28.12 (0.95)	4.92 (0.15)	1.00**	1.00**
<i>Bryopsis penatta</i>	-18.35 (1.93)	4.91 (0.39)	1.00**	1.00**
<b>Rhodophyta</b>				
<i>Digenea simplex</i>	-14.04 (1.81)	4.75 (0.38)	1.00**	1.00**

<b>Ochrophyta</b>				
<i>Dictyota friabilis</i>	-13.90 (0.73)	3.40 (0.27)	1.00**	1.00**
<i>Sargassum</i> sp.	-15.69 (0.71)	2.88 (0.47)	1.00**	1.00**
<b>Organismos misturados</b>				
Matéria orgânica particulada	-16.35 (1.80)	4.96 (0.51)	1.00**	1.00**

\*Organismos usados para compor a base da teia (consumidores primários) ocupam a TP=2

\*\*Organismos produtores ocupam a TP=1

No que se refere aos indivíduos de *O. insularis*, observou-se uma variação na posição trófica com base em valores isotópicos entre 2,43 e 3,77 pelo método de TP<sub>additive</sub> e entre 2,29 e 3,39 pelo método TP<sub>scaled</sub> (Fig. 2). Foi observado que aproximadamente 37% da variação nas posições tróficas estimadas para os indivíduos de *O. insularis* foi explicada pela variação do tamanho corporal dos mesmos (i.e. comprimento do manto dorsal) para ambos os métodos (TP<sub>additive</sub>: R<sup>2</sup>= 0.3676 | p= 0,005; TP<sub>scaled</sub>: R<sup>2</sup>= 0,3761 | p= 0,004) (Fig. 2).

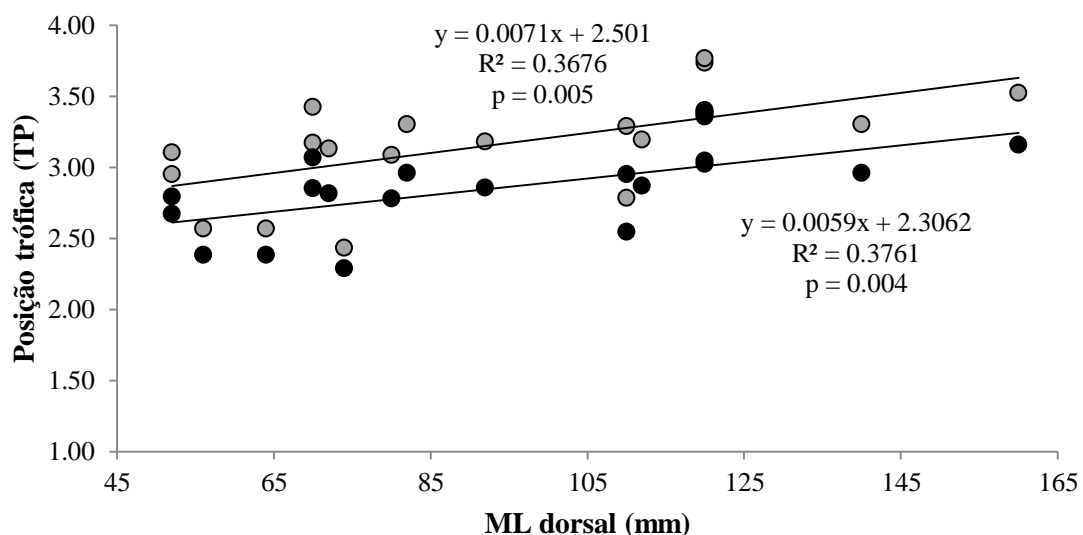


Fig. 2- Regressão linear das posições tróficas (TP<sub>additive</sub>: cinza; TP<sub>scaled</sub>: preto) pelo comprimento do manto (ML) dorsal dos polvos. As equações das retas (y), os valores de R-quadrado (R<sup>2</sup>) e de p são exibidos na área do gráfico.

A posição trófica com base na dieta (TP<sub>diet</sub>) mostrou o polvo ocupando o 3º nível trófico (TP<sub>diet</sub>= 3,5±0,2) e diferiu pouco entre os métodos de restos alimentares em tocas (TP<sub>dietMP</sub>= 3,50), conteúdo digestivo (TP<sub>dietDC</sub>= 3,70) e isótopos estáveis (TP<sub>dietSI</sub>= 3,30), exibindo uma variação de apenas 0,20 TPs. No entanto, individualmente, foi observada uma variação maior quando relacionada ao comprimento do manto (ML) dorsal. Regressões lineares mostraram que o tamanho dos indivíduos de *O. insularis* explica de 29 a 36% de suas respectivas posições tróficas com base na dieta pelos métodos de

conteúdo digestivo ( $TP_{\text{dietDC}}$ :  $R^2= 0,3685$  |  $p=0,035$ ) e isótopos estáveis ( $TP_{\text{dietSI}}$ :  $R^2= 0,2965$  |  $p= 0,013$ ) (Fig. 3A e B). Entretanto, o mesmo não foi observado para o método de restos em tocas ( $TP_{\text{dietMP}}$ :  $R^2= 0,0659$  |  $p= 0,376$ ) (Fig. 3C).

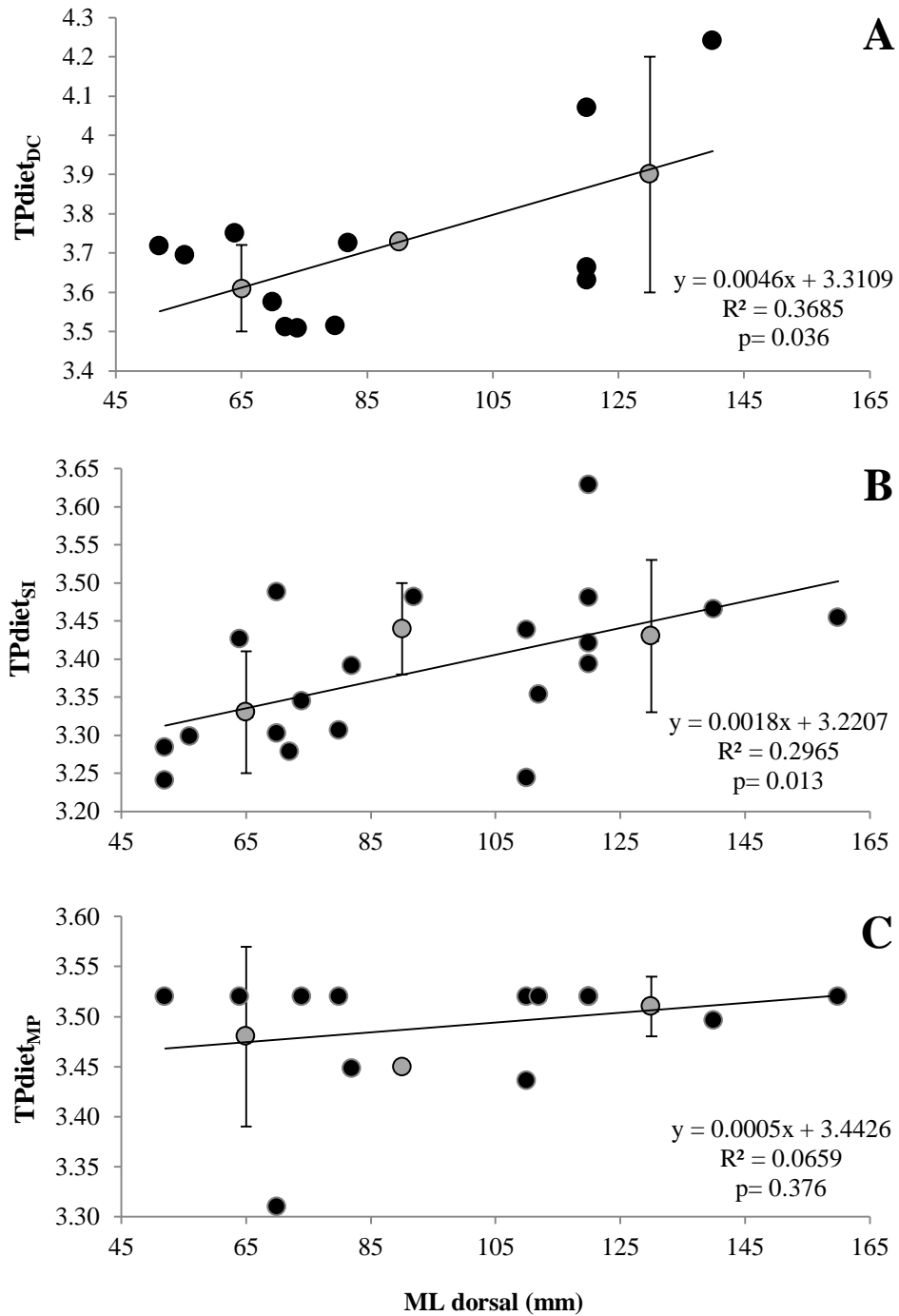


Fig. 3- Regressões lineares da posição trófica individual (em preto) com base nos dados de conteúdo digestivo (A), isótopos estáveis (B) e restos em tocas (C) pelo comprimento do manto (ML) dorsal dos polvos. A equação da reta ( $y$ ) e os valores de R-quadrado ( $R^2$ ) e de  $p$  são exibidos na área do gráfico. Os pontos em cinza representam as médias  $\pm$  desvio padrão das classes de tamanho P, M e G.

Em geral, os modelos de mistura mostraram uma baixa contribuição de *O. insularis* para a dieta dos predadores coletados (Tabela 3). As maiores contribuições foram para aves marinhas, peixes serranídeos e lutjanídeos e tubarão lixa, os quais apresentaram de 11,5 a 13,8% de suas dietas compostas por polvos. Contudo, os modelos feitos para aves marinhas, moreias e carangídeos não apresentaram resultados confiáveis, visto que a maioria dos pontos dos predadores nos gráficos de espaço isotópico ficou fora do polígono formado pelas fontes alimentares (Anexo VI) e os desvios das contribuições foram tão altos quanto as médias (Tabela 3).

Tabela 3- Média e desvio-padrão ( $\pm$ DP) da contribuição de *O. insularis* na dieta de aves marinhas (MARBIRD), peixes carangídeos (CAR), lutjanídeos (LUT) e serranídeos (SER), moreias (MORAY), tubarões limão (LIMAO) e lixa (CIRR), e raias (DAM).

Predador	Média $\pm$ DP (%)
MARBIRD	13,8 $\pm$ 11,2
CAR	10,9 $\pm$ 9,4
LUT	12,2 $\pm$ 10,7
SER	13,6 $\pm$ 10,1
MORAY	7,7 $\pm$ 5,8
LIMAO	8,9 $\pm$ 6,9
CIRR	11,5 $\pm$ 10,9
DAM	5,7 $\pm$ 5,0

#### 4. DISCUSSÃO

Este estudo representa um novo passo na compreensão do papel ecológico do polvo *Octopus insularis* na teia trófica de comunidades recifais de águas rasas. Com um hábito alimentar generalista, mas com preferência por presas de pequeno tamanho e fácil captura, o polvo ocupou uma das posições de topo da porção bentônica da teia. Os resultados indicam que o polvo exerce forte pressão predatória sobre crustáceos e gastrópodes abundantes no ambiente, provavelmente controlando as densidades de suas populações. Assim, *O. insularis* exibe potencial para espécie-chave do ambiente bentônico (Paine, 1966), como é o caso de *O. bimaculatus* na costa da Califórnia, que após um declínio natural de 80% ao longo de 5 anos, acarretou aumentos de até 500% nas populações de suas presas, alterando assim a estrutura da comunidade bentônica local (Ambrose, 1986).

*Octopus insularis* apresentou posições tróficas muito próximas tanto pelos métodos baseados apenas em isótopos estáveis (Post, 2002; Hussey *et al.*, 2014), quanto

pelo método baseado na dieta (Cortés, 1999). Houve considerável flutuação trófica entre indivíduos para um ambiente isolado como o Atol das Rocas, de modo que estes se posicionaram entre o segundo e o terceiro nível trófico da teia. Os dados de isótopos mostraram que, além dos polvos, crustáceos grapsídeos e gastrópodes neritídeos (ambos invertebrados detritívoros/saprófagos) também estariam no topo da cadeia bentônica. Além disso, como predadores, os polvos se posicionaram abaixo apenas das moreias, que consumiram presas em posições tróficas mais altas (e.g. carangídeos, blenídeos e lagostas) que aquelas consumidas pelo polvo (Capítulo I).

As presas apontadas como mais importantes para o polvo pelos métodos de análise da dieta foram o crustáceo *Xanthodius denticulatus* ( $TP_{\text{additive}}= 2,00$  |  $TP_{\text{scaled}}= 2,00$ ), o gastrópode *Lottia noronhensis* ( $TP_{\text{additive}}= 2,00$  |  $TP_{\text{scaled}}= 2,00$ ) e ao menos três espécies não identificadas de pequenos peixes ( $TP_{\text{additive}}= 3,19\pm 0,21$  |  $TP_{\text{scaled}}= 2,87\pm 0,18$ , se tomadas por base as TPs de peixes blenídeos e gobídeos). O maior consumo de presas em posições tróficas menores ou similares à sua corrobora a estratégia minimizadora de tempo proposta para *O. insularis* (Leite *et al.*, 2009a; Leite *et al.*, 2016).

O posicionamento dos crustáceos *Grapsus grapsus* e *Pachygrapsus transversus* acima de *O. insularis* é explicado pelo fato de que esses grapsídeos detritívoros são também saprófagos oportunistas cuja dieta pode incluir peixes e filhotes de tartarugas e aves marinhas (Abele *et al.*, 1986; Gianuca & Vooren, 2007; Christofolletti *et al.*, 2010; Freire *et al.*, 2011), o que eleva seus valores de  $\delta^{15}\text{N}$ . A posição do gastrópode *Nerita ascensionis* também acima do polvo é igualmente equivocada. Embora citada como espécie pastadora (Frey & Vermeij, 2008; Frey, 2010), esta é uma afirmação baseada na dieta e morfologia radular de outras espécies do mesmo gênero (e.g. *N. atramentosa* alimenta-se de esporos de microalgas e diatomáceas) (Underwood, 1984; Macey *et al.*, 1997). No Atol das Rocas, esse gastrópode é encontrado em uma formação rochosa na Ilha do Cemitério, que abriga um grande ninhal de aves marinhas. Desta forma, a explicação mais provável é a de que esses gastrópodes estão ingerindo detritos animais ricos em  $^{15}\text{N}$  provenientes das fezes e indivíduos mortos dessas aves, que são carregados do ninhal para a superfície da formação rochosa pela ação dos ventos, ondas e marés.

A posição trófica com base na dieta ( $TP_{\text{diet}}=3,5\pm 0,2$ ) teve valor um pouco mais alto que o anteriormente calculado como padrão para moluscos cefalópodes de áreas tropicais ( $TP_{\text{diet}}= 3.2\pm 0.14$ ) (Pauly & Christensen, 1995). Os polvos mostraram uma

variação individual de até 1,33 posições tróficas pelos métodos baseados em valores isotópicos ( $TP_{additive}$  e  $TP_{scaled}$ ) e de até 0,73 posições tróficas pelo método baseado nas proporções das presas na dieta ( $TP_{dietDC, MP}$  e  $SI$ ). Em ambos os casos, a posição trófica exibiu correlações significativas com o tamanho dos indivíduos, indicando mudanças na alimentação de acordo com as classes de tamanho e levando ao aumento progressivo da posição trófica.

Isso já foi observado para *O. insularis* na mesma área de estudo (Bouth *et al.*, 2011), bem como para outras espécies (e.g. Ibáñez & Chong, 2008). Entretanto, a estratégia alimentar do polvo impede que as mudanças ontogenéticas na alimentação sejam expressivas como as observadas, por exemplo, para *O. bimaculatus*, cuja dieta se mostrou muito mais diversa em indivíduos maiores (Ambrose, 1997). A preferência pelas presas em maior oferta no ambiente e de fácil captura são características do hábito alimentar de *O. insularis* que são essenciais para o balanço entre máxima obtenção de energia possível dada redução no tempo de forrageio e consequente diminuição do risco de predação (Leite *et al.*, 2009a).

Os modelos de mistura dos predadores mostraram contribuições baixas de *O. insularis* para suas respectivas dietas. Isso indica que, como presa, o polvo talvez não seja um recurso de fácil acesso no Atol das Rocas, visto que seu comportamento críptico e hábito de forrageio minimizador de tempo (Leite *et al.*, 2009a) o tornam menos suscetível a encontros com predadores. Além disso, é notável que muitos dos ataques não consistem no consumo do indivíduo inteiro, mas apenas de porções dos braços, como já observado em outras espécies (Hartwick *et al.*, 1988) e em indivíduos desse estudo que apresentavam membros mutilados ou em processo de regeneração. Portanto, é possível que, para organismos generalistas, *O. insularis* não seja uma presa de consumo frequente (eventos curtos de forrageio evitam predação), cuja captura dependa em grande parte do grau de oportunismo dos predadores (Mather & O'Dor, 1991; Mather *et al.*, 2014).

Em algumas localidades, polvos são encontrados em quantidades pequenas nos estômagos de várias espécies de peixes recifais, formando maiores proporções apenas nos estômagos de moreias (Mather & O'Dor, 1991), o que aponta para uma possível preferência pelo grupo. A moreia verde *Gymnothorax funebris* foi reportada como um dos principais predadores potenciais do polvo em Fernando de Noronha, sendo o mais observado nas áreas rasas de substrato duro, onde se encontram os indivíduos mais jovens de *O. insularis* (Leite *et al.*, 2009b). No Atol das Rocas, entretanto, esta espécie

não foi observada em campo, impossibilitando sua inclusão nesse estudo. Sua congênera *G. miliaris*, bem como *M. pavonina* e *E. nigricans*, foram incluídas, mas o modelo de mistura se mostrou falho (i.e. maioria dos pontos fora do polígono de fontes alimentares), o que aponta para o consumo de organismos que não foram coletados. Os predadores mais observados nas áreas de coleta dos polvos foram *N. brevirostris*, *C. bartholomaei* e *L. jocu*, mas nenhuma predação foi vista.

Embora não seja uma prática comum, valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  para *G. cirratum* e *D. americana* oriundos de outra localidade semelhante (Atol de Glover, Caribe) foram incluídos no estudo, uma vez que recentemente foi demonstrada a ocorrência de *O. insularis* em áreas do Caribe e em ilhas tropicais do oceano Atlântico (Amor *et al.*, 2015; Lima *et al.*, 2017), e que ambos elasmobrânquios são predadores conhecidos de polvos bentônicos em áreas rasas (Leite *et al.*, 2009b). Os modelos gerados foram bem sucedidos e *G. cirratum* mostrou um consumo considerável (11,5%) de *O. insularis*, o que concorda com o avistamento esporádico do mesmo nas áreas de maior abundância dos polvos. Para a raia, em contrapartida, a contribuição do polvo foi bem menor (5,7%).

Apesar da baixa contribuição como presas, é possível que esta espécie de polvo apresente potencial para dominar o ambiente quando liberada de seus predadores principais (i.e. tubarões e moreias) e competidores, como ocorreu na Ilha Elefante com *Pareledone charcoti* em função da sobrepesca de larga escala na área (Vechione *et al.*, 2000). Outro exemplo é quando o seu acesso às presas é facilitado por meio de armadilhas de pesca deixadas no ambiente, como reportado para *Eledone cirrhosa* e outras tantas espécies que forrageiam em covos, potes e outros aparatos de pesca (Rodhouse & Nigmatullin, 1996).

Destaca-se o fato de *O. insularis* do Arquipélago de São Pedro São Paulo ter apresentado uma média de  $\delta^{15}\text{N}$  mais alta que a do Atol das Rocas, conseqüentemente ocupando posição trófica acima de espécies carnívoras como peixes carangídeos (*Caranx crysos* e *C. lugubris*) e espécies onívoras como o sargentinho (*Abudefduf saxatilis*) (Pinheiro *et al.*, 2016). Esta área apresenta um declínio nas populações de tubarões em função da pesca que impactou a teia, liberando mesopredadores como as moreias *M. pavonina* e *E. nigricans* da pressão de predação (Pinheiro *et al.*, 2016).

Mesopredadores são um importante grupo funcional que, quando liberados do efeito dos predadores de topo, podem exercer fortes efeitos negativos sobre a persistência, comportamento e a seleção fenotípica das espécies nos níveis tróficos



abaixo (Palacios *et al.*, 2015). Por isso, no Atol das Rocas, fica claro que a proteção integral contra atividades de turismo e pesca é um fator que tem impossibilitado alterações semelhantes na sua estrutura trófica, onde *O. insularis* talvez exercesse efeitos mais intensos como mesopredador, dada a maior extensão do domínio bentônico de águas rasas dessa área e a sua dominância frente as outras espécies de polvos locais, *O. defilippi* e *O. hummenlincki* (Leite & Haimovici, 2006).

## 5. CONCLUSÕES

No contexto de um ambiente tropical insular protegido como o Atol das Rocas, o polvo *Octopus insularis* é notavelmente importante para a porção bentônica da teia. O controle exercido sobre suas presas, sua plasticidade trófica e a dominância nas áreas recifais rasas da área de estudo dão suporte a um papel potencial de espécie-chave do bentos para este polvo.

Com isso, especula-se que uma diminuição da população do Atol das Rocas pudesse ocasionar a redução da predação sobre pequenos crustáceos, moluscos e peixes bentônicos, o que talvez aumentasse a intensidade de competição entre esses organismos. Como presa, dado seu papel apenas complementar na alimentação de predadores generalistas observado nesse estudo, é provável que não tivesse grande impacto. Em contrapartida, para predadores com dieta especializada em polvos (e.g. moreia verde) os efeitos da sua diminuição seriam mais fortes, talvez obrigando o consumo de outros recursos alimentares.

Por fim, no caso da retirada de predadores topo do ambiente e assumindo como verdadeiro o potencial de mesopredador de *O. insularis*, poderia se esperar que o polvo passasse a dominar áreas além da porção rasa do platô recifal, como, por exemplo, as piscinas ao longo do Atol. Nelas, apesar de vulnerável a outros mesopredadores da região (e.g. moreias), ele poderia se alimentar de uma nova variedade de presas de pequeno porte e em grande oferta no ambiente.

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abele, L.G.; Campanella, P.J. & Salmon, M. 1986. Natural history and social organization of the semiterrestrial grapsid crab *Pachygrapsus tramversus* (Gibbes). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 104: 153-170.

- Agra, G. 2009. Organização social de elasmobrânquios na Reserva Biológica Atol das Rocas, Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE.
- Ambrose, R.F. 1986. Effects of octopus predation on motile invertebrates in a rocky subtidal community. *Marine Ecology Progress Series*, 30: 261-273.
- Ambrose, R.F. 1997. *Octopus bimaculatus*. In: Lang, M. & Hochberg, F.G. (Eds) Proceedings of the workshop on the fishery and market potential of octopus in California. Washington: Smithsonian Institution, pp. 11-22.
- Amor, M.D.; Norman, M.D.; Roura, A.; Leite, T.S.; Gleadall, I.G.; Reid, A.; Perales-Raya, C.; Lu, C.-C.; Silvey, C.J.; Vidal, E.A.G.; Hochberg, F.G.; Zheng, X. & Strugnell, J.M. 2016. Morphological assessment of the *Octopus vulgaris* species complex evaluated in light of molecular-based phylogenetic inferences. *Zoologica Scripta*, Early View: 1-14.
- Armendáriz Villegas, E.J.; Ceballos-Vázquez, B.P.; Markaida, U.; Abitia-Cárdenas, A.; Medina-Lopez, M.A. & Arellano-Martínez, M. 2014. Diet of *Octopus bimaculatus* Verrill, 1883 (Cephalopoda: Octopodidae) in Bahía de Los Ángeles, Gulf of California. *Journal of Shellfish Research*, 33 (1): 305-314.
- Arreguín-Sánchez, F. 2000. Octopus-red grouper interaction in the exploited ecosystem of the northern continental shelf of Yucatan, Mexico. *Ecological Modelling*, 129: 119-129.
- Batista, A.T. & Leite, T.S. 2016. *Octopus insularis* (Cephalopoda: Octopodidae) on the tropical coast of Brazil: where it lives and what it eats. *Brazilian Journal of Oceanography*, 64 (4): 353-364.
- Bouth, H.F.; Leite, T.S.; Lima, F.D. & Oliveira, J.E.L. 2011. Atol das Rocas: an oasis for *Octopus insularis* juveniles (Cephalopoda: Octopodidae). *Zoologia*, 28: 45-52.
- Cherel, Y. & Hobson, K.A. 2005. Stable isotopes, beaks and predators: a new tool to study ecology of cephalopods, including giant and colossal squids. *Proceedings of the Royal Society of London*, 272: 1601-1607.
- Cherel, Y.; Ridoux, V.; Spitz, J. & Richard, P. 2009. Stable isotopes document the trophic structure of a deep-sea cephalopod assemblage including giant octopod and giant squid. *Biology Letters*, 5 (3): 1-4.
- Christofoletti, R.A.; Murakami, V.A.; Oliveira, D.N.; Barreto, R.E. & Flores, A.A.V. 2010. Foraging by the omnivorous crab *Pachygrapsus transversus* affects the

- structure of assemblages on sub-tropical rocky shores. *Marine Ecology Progress Series*, 420: 125-134.
- Cortés, E. 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES Journal of Marine Sciences*, 56: 707-717.
- Davenport, S.R. & Bax, N.J. 2002. A trophic study of a marine ecosystem off southeastern Australia using stable isotopes of carbon and nitrogen. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59: 514-530.
- Doubleday, Z.A.; Prowse, T.A.A.; Arkhipkin, A.; Pierce, G.J.; Semmens, J.; Steer, M.; Leporati, S.C.; Lourenço, S.; Quetglas, A.; Sauer, W. & Gillanders, B.M. 2016. Global proliferation of cephalopods. *Current Biology*, 26: R387-R407.
- Freire, A.S.; Pinheiro, M.A.A.; Karam-Silva, H & Teschima, M.M. 2011. Biology of *Grapsus grapsus* (Linnaeus, 1758) (Brachyura, Grapsidae) in the Saint Peter and Saint Paul Archipelago, Equatorial Atlantic Ocean. *Helgoland Marine Research*, 65: 263-273.
- Frey, M.A. 2010. A revised classification of the gastropod genus *Nerita*. *The Veliger*, 51 (1): 1-7.
- Frey, M.A. & Vermeij, G.J. 2008. Molecular phylogenies and historical biogeography of a circumtropical group of gastropods (Genus: *Nerita*): implications for regional diversity patterns in the marine tropics. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48: 1067-1086.
- Gasalla, M.A.; Rodrigues, A.R. & Postuma, F.A. 2010. The trophic role of the squid *Loligo plei* as a keystone species in the South Brazil Bight ecosystem. *ICES Journal of Marine Science*, 67: 1413–1424.
- Gianuca, D. & Vooren, C.M. 2007. Abundance and behavior of the sally lightfoot crab (*Grapsus grapsus*) in the colony of the brown booby (*Sula leucogaster*) in the São Pedro and São Paulo Archipelago. *Investigaciones Marinas Valparaíso*, 35 (2): 121-125.
- Hartwick, E.; Robinson, S.; Ambrose, R.; Trotter, D. & Walsh, M. 1988. Inshore-offshore comparison of *Octopus dofleini* with special reference to abundance, growth and physical condition during winter. *Malacologia*, 29: 57-68.
- Harvey, C.J.; Williams, G.D. & Levin, P.S. 2012. Food web structure and trophic control in Central Puget Sound. *Estuaries and Coasts*, 35: 821-838.

- Hussey, N.E.; Macneil, M.A.; McMeans, B.C.; Olin, J.A.; Dudley, S.F.J.; Cliff, G.; Wintner, S.P.; Fennessy, S.T. & Fisk, A.T. 2014. Rescaling the trophic structure of marine food webs. *Ecology Letters*, 17: 239-250.
- Ibáñez, C.M. & Chong, J.V. 2008. Feeding ecology of *Enteroctopus megalocyathus* (Cephalopoda: Octopodidae) in southern Chile. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 88 (4): 793-798.
- Jaureguizar, A.J. & Milessi, A.C. 2008. Assessing the sources of the fishing down marine food web process in the Argentinean-Uruguayan Common Fishing Zone. *Scientia Marina*, 72 (1): 25-36.
- Leite, T.S. & Haimovici, M. 2006. Biodiversidade e habitat dos polvos de águas rasas das ilhas oceânicas do Nordeste Brasileiro. In: Alves, R.J.V. & Castro, J.W.A. (Eds.) *Ilhas Oceânicas Brasileiras: da pesquisa ao manejo*. Brasília: MMA, pp. 200-214.
- Leite, T.S.; Haimovici, M. & Mather, J. 2009a. *Octopus insularis* (Octopodidae), evidences of a specialized predator and a time-minimizing forager. *Marine Biology*, 156: 2355–2367.
- Leite, T.S.; Haimovici, M; Mather, J & Lins-Oliveira, J.E. 2009b. Habitat, distribution, and abundance of the commercial octopus (*Octopus insularis*) in a tropical oceanic island, Brazil: information for management of an artisanal fishery inside a marine protected area. *Fisheries Research*, 98: 85-91.
- Leite, T.S.; Batista, A.T.; Lima, F.D.; Barbosa, J.C. & Mather, J. 2016. Geographic variability of *Octopus insularis*' diet: from oceanic island to continental populations. *Aquatic Biology*, 25: 17-27.
- Lima, F.D.; Berbel-Filho, W.M.; Leite, T.S.; Rosas, C. & Lima, S.M.Q. 2017. Occurrence of *Octopus insularis* Leite and Haimovici, 2008 in the Tropical Northwestern Atlantic and implications of species misidentification to octopus fisheries management. *Marine Biodiversity*, Early view: 1-12.
- Macey, D.J.; Brooker, L.R. & Cameron, V. 1997. Mineralisation in the teeth of the gastropod mollusc *Nerita atramentosa*. *Molluscan Research*, 18: 33-41.
- Mather, J.A.; Leite, T.S.; Anderson, R.C. & Wood, J.B. 2014. Foraging and cognitive competence in octopuses. In: Darmaillacq, A.-S.; Dickel, L. & Mather, J.A. (Eds) *Cambridge: Cambridge University Press*, pp. 125-149.

- Mather, J.A. & O'Dor, R.K. 1991. Foraging strategies and predation risk shape the natural history of juvenile *Octopus vulgaris*. *Bulletin of Marine Science*, 49 (1-2): 256-269.
- Mills, L.S.; Soulé, M.E. & Doak, D.F. 1993. The keystone-species concept in ecology and conservation: management and policy must explicitly consider the complexity of interactions in natural systems. *Bioscience*, 43 (4): 219-224.
- Paine, R.T. 1966. A note on trophic complexity and community stability. *The American naturalist*, 103 (929): 91-93.
- Palacios, M.M.; Warren, D.T. & McCormick, M.I. 2015. Sensory cues of a top-predator indirectly control a reef fish mesopredator. *Oikos* 000: 1-9.
- Parnell, A. & Inger, R. 2016. Stable isotope mixing models in R with SIMMR. Disponível em <http://cran.r-project.org/web/packages/simmr/vignettes/simmr.html> (16/03/2017).
- Pauly, D. & Christensen, V. 1995. Primary production required to sustain global fisheries. *Nature*, 374: 255-257.
- Pinheiro, E.; Layman, C.A.; Castello, J.P. & Leite, T.S. 2016. Trophic role of demersal mesopredators on rocky reefs in an equatorial Atlantic Ocean island. *Journal of Applied Ichthyology*, Early view: 1-7.
- Post, D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83 (3): 703-718.
- Rodhouse, P.G. & Nigmatullin, Ch.M. 1996. Role as consumers. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (Biological Sciences)*, 351: 1003-1022.
- Rodhouse, P.G.K.; Pierce, G.J.; Nichols, O.C.; Sauer, W.H.H.; Arkhipkin, A.I.; Laptikhovskiy, V.V.; Lipinski, M.R.; Ramos, J.E.; Gras, M.; Kidokoro, H.; Sadayasu, K.; Pereira, J.; Lefkaditou, E.; Pita, C.; Gasalla, M.; Haimovici, M.; Sakai, M. & Downey, N. 2014. Environmental effects on cephalopod population dynamics: implications for management of fisheries. *Advances in Marine Biology*, 67: 99-233.
- Salas, S.; Sumaila, U.R. & Pitcher, T. 2004. Short-term decisions of small-scale fishers selecting alternative target species: a choice model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61: 374-383.
- Sazima, I. & Almeida, L.B. 2006. The bird kraken: octopus preys on a seabird at an oceanic island in the tropical West Atlantic. *Marine Biodiversity Records*, 1: 1-3.

- Stevens, J.D.; Bonfil, R.; Dulvy, N.K. & Walker, P.A. 2000. The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 476-494.
- Storero, L.P.; Botto, F.; Narvarte, M.A. & Iribarne, O.O. 2016. Influence of maturity condition and habitat type on food resources utilization by *Octopus tehuelchus* in Atlantic Patagonian coastal ecosystems. *Marine Biology*, 163: 1-10.
- Tilley, A.; López-Angarita, J. & Turner, J.R. 2013. Diet reconstruction and resource partitioning of a caribbean marine mesopredator using Stable Isotope Bayesian Modelling. *PLoS ONE*, 8 (11): e79560.
- Underwood, A.J. 1984. Microalgal food and the growth of the intertidal gastropods *Nerita atramentosa* Reeve and *Bembicium nanum* (Lamarck) at four heights on a shore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 79: 277-291.
- Vecchione, M.; Allcock, L; Piatkowski, U; Jorgensen, E. & Barratt, I. Persisten elevated abundance of octopods in an overfished Antarctic area. In: Krupnik, I; Lang, M.A. & Miller, S.E. (Eds.) *Smithsonian at the Poles: contributions to International Polar Year Science*. Washington: Smithsonian Institution Scholarly Press, pp. 197-203.

### III. CONSIDERAÇÕES FINAIS

#### III.I. CAPÍTULO I

O uso de métodos distintos no estudo da dieta de polvos leva a resultados diferentes. Desta forma, o emprego de apenas uma técnica, de fato, pode não ser suficiente para alcançar a totalidade de presas consumidas por esses cefalópodes, bem como suas respectivas contribuições para a dieta. A complementação de métodos proposta ao final do Capítulo I deve ser considerada em estudos futuros, sempre levando em consideração o tipo de ambiente estudado, a espécie a ser analisada e a logística da pesquisa.

#### III.II. CAPÍTULO II

O polvo *Octopus insularis* se posicionou exatamente no meio da teia trófica do Atol das Rocas e no topo de sua porção bentônica, abaixo apenas das moreias, suas predadoras naturais. Como predador, se mostrou de grande importância para o bentos, exibindo papel ecológico potencial de espécie-chave para este domínio do habitat. Como presa, aparentou ser apenas um item complementar na dieta de predadores generalistas, visto que seu comportamento críptico e sua estratégia alimentar minimizam sua exposição ao risco de predação. Por isso, conclui-se que sua retirada do ambiente poderia gerar alterações graves na estrutura da comunidade bentônica, com possibilidade de consequências para o controle “bottom-up” deste ambiente.

#### IV. ANEXOS

##### Anexo I- Revisão bibliográfica dos estudos sobre a ecologia trófica de polvos no mundo.

Espécie	Referência	Métodos	Resumo dos resultados	Localidade
<i>Eledone gaucha</i> e <i>Eledone massyae</i>	Perez & Haimovici 1995	Conteúdo digestivo	<i>E. gaucha</i> : Crustáceos (98,5%), indeterminados (38,5%), poliqueto (18,5%) / <i>E. massyae</i> : Crustáceos (71,6%), poliquetos (18,3%) e moluscos (9,2%) - %FO	Sul do Brasil
<i>Eledone moschata</i>	Šifner & Vrgoč 2009	Conteúdo digestivo	Crustáceos (57,1%), peixes (28%), cefalópodes (10,8%), gastrópodes (2,1%), poliquetos (1,3%) e bivalves (0,6%)	Norte do Mar Adriático
<i>Enteroctopus dofleini</i>	Hartwick et al 1981	Restos em tocas	Bivalves (>60%), crustáceos (27%) e outros	Costa oeste do Canadá
<i>Enteroctopus dofleini</i>	Vincent et al 1998	Restos em tocas	Crustáceos (77%), bivalves (19%) e outros (<5% de quitons, gastrópodes, ouriços, cracas, etc)	Alasca
<i>Enteroctopus dofleini</i>	Scheel et al 2007	Restos em tocas	Crustáceos (83%) e o resto de bivalves	Alasca
<i>Enteroctopus megalocyathus</i>	Ibáñez & Chong 2008	Conteúdo digestivo	Ovos de <i>E. megalocyathus</i> (83%), teleósteos (4,5%), resto de crustáceos e gastrópodes	Sul da costa chilena
<i>Octopus bimaculatus</i>	Armendáriz Villegas et al 2014	Restos em tocas, conteúdo digestivo e eventos de forrageio	Tocas: bivalves (95%), gastrópodes (32,5%), crustáceos (3,8%); conteúdo digestivo: crustáceos (51,5%), echiura (26,8%), gastrópodes (19,2%); observação direta: echiura (11,1%), peixes (11,1%) - %FO	Costa oeste do México
<i>Octopus briareus</i> e <i>Octopus vulgaris</i>	Gilchrist 2003	Restos em tocas e eventos de forrageio	Crustáceos e gastrópodes dominaram a dieta	Caribe (Honduras)
<i>Octopus cyanea</i>	Norman 1991	Restos em tocas	Apenas crustáceos	Costa da Austrália
<i>Octopus insularis</i>	Leite et al 2009b	Restos em tocas e eventos de forrageio	Crustáceos (70%), bivalves (17,53%) e gastrópodes (12,47%)	Fernando de Noronha
<i>Octopus insularis</i>	Bouth et al 2011	Restos em tocas	Crustáceos (70,5%), gastrópodes (22,5%), bivalves (6,3%) e cefalópodes (0,7%)	Atol das Rocas
<i>Octopus insularis</i> e <i>Octopus vulgaris</i>	Matthews-Cascon et al 2009	Restos em tocas	Bivalves (54,5%) e gastrópodes (35,6%) (só avalia moluscos, não difere entre polvos, não quantifica de forma explícita e não dá nome aos índices)	Nordeste do Brasil
<i>Octopus magnificus</i>	Villanueva 1993	Conteúdo digestivo	Crustáceos e peixes ósseos dominaram a dieta	África do Sul e Namíbia
<i>Octopus maorum</i>	Grubert et al 1999	Conteúdo digestivo	Crustáceos (32,34% peso/78,19% número), peixes (17,29% peso/18,12% número), <i>O. maorum</i> (36,05% peso/2,68% número)	Sudeste da Tasmânia



<i>Octopus membranaceus</i>	Lam & Chiu 1983	Observação em cativeiro	Crustáceos principalmente, com uma maior amplitude de presas relacionada a um aumento do tamanho corporal	Hong Kong
<i>Octopus mimus</i>	Cardoso et al 2004	Conteúdo digestivo	Crustáceos (82,5%), moluscos (5,6%), teleósteos (4,2%), ofiúros (0,01%), polvos (4%) e NI (7,6%)	Costa do Peru
<i>Octopus rubescens</i>	Anderson et al 1999	Restos em tocas	Cracas (93,75%), gastrópodes (< ou = 81,25%) - frequência de ocorrência	Costa oeste dos EUA
<i>Octopus salutii</i>	Quetglas et al 2005	Conteúdo digestivo	Crustáceos (87%), peixes (25%) e cefalópodes (10%) - frequência de ocorrência	Mar Mediterrâneo
<i>Octopus tehuelchus</i>	Ré & Simes 1992	Conteúdo digestivo, eventos de forrageio e observações em cativeiro	Maioria de crustáceos, seguidos de bivalves, poliquetos e indeterminados	Golfo de San Matias, Argentina
<i>Octopus tehuelchus</i>	Storero et al 2016	Isótopos estáveis	Bivalves (35%), seguido de quítons, crustáceos e gastrópodes	Golfo de San Matias, Argentina
<i>Octopus vulgaris</i>	Guerra 1978	Conteúdo digestivo	Crustáceos (80%), peixes (12%) e cefalópodes (8%)	Mar Mediterrâneo
<i>Octopus vulgaris</i>	Ambrose & Nelson 1983	Restos em tocas, eventos de forrageio e restos com perfurações de polvos	Moluscos (80%, principalmente bivalves, seguidos de gastrópodes), restante de crustáceos	Costa mediterrânea da França
<i>Octopus vulgaris</i>	Sanchez & Obarti 1993	Restos em tocas e conteúdo digestivo	Crustáceos (73,08%), cefalópodes (8,97%), bivalves (6,41%), peixes (6,41%), poliquetos (3,85%) e ofiúros (1,28%)	Costa mediterrânea da Espanha
<i>Octopus vulgaris</i>	Gonçalves & Martins 1994	Restos em tocas	Crustáceos e bivalves dominando, seguidos de gastrópodes	Açores (Portugal)
<i>Octopus vulgaris</i>	Smith 2003	Restos em tocas, conteúdo digestivo e eventos de forrageio	Observação direta: abalones (63%), outros gastrópodes (14,8%), grandes crustáceos (11,1%), outros (11,1%); tocas: abalones (29,5%), outros gastrópodes (42%), bivalves (12,8%), grandes crustáceos (12,1%), outros (3,6%); estômago: crustáceos (52%), abalone (13,4%), outros gastrópodes (15%), poliquetos (8,2%), teleósteos (8,5%), outros (3,0%)	África do Sul
<i>Octopus vulgaris</i>	Anderson et al 2008	Restos em tocas	Bivalves (51%), crustáceos (30%) e gastrópodes (19%)	Caribe (Bonaire)
<i>Haliphron atlanticus</i>	Cherel et al. 2009	Isótopos estáveis	Predador pelágico de presas de baixo nível trófico	Baía da Biscaia (Espanha e França)
<i>Benthoctopus thielei</i> e <i>Graneledone gonzalezi</i>	Cherel & Hobson 2005	Isótopos estáveis	Segunda posição correspondente a predadores piscívoros em uma comunidade de cefalópodes com três níveis tróficos distintos	Ilhas Kerguelen (extremo sul do oceano Índico)

Anexo II- Dados dos polvos coletados no Atol das Rocas (ID: número de identificação; ML: comprimento do manto; G: grande; Me: médio; P: pequeno; F: fêmea; M: macho; X: indefinido).

ID	ML dorsal (mm)	ML ventral (mm)	Classe de tamanho	Peso (g)	Sexo
1	160	115	G	1300	F
2	72	52	P	190	F
3	80	60	P	200	F
4	52	40	P	50	X
5	110	80	G	410	M
6	92	72	Me	400	F
7	64	44	P	110	M
8	74	50	P	150	M
9	120	84	G	700	F
10	70	50	P	130	M
11	110	80	G	450	F
12	120	84	G	430	F
13	82	60	Me	200	F
14	70	52	P	150	F
15	52	32	P	60	F
16	56	40	P	70	F
17	120	80	G	640	M
18	120	82	G	590	M
19	112	80	G	680	F
20	140	100	G	920	F

Anexo III- Grupos amostrados para análise de isótopos estáveis e respectivas siglas. As fontes utilizadas no Capítulo I para modelagem da dieta do polvo estão sinalizadas, bem como a composição de cada agrupamento realizado *a priori* ou *a posteriori*. Predadores e seus respectivos agrupamentos utilizados na modelagem do Capítulo II também são mostrados.

Táxons	Sigla	Capítulo I			Capítulo II	
		Fontes alimentares	Combinação <i>a priori</i>	Combinação <i>a posteriori</i>	Predadores	Predadores agrupados
<b>Aves</b>						
<i>Sula dactylatra</i>	SULA				x	MARBIRD
<i>Onychoprion fuscatus</i>	ONY				x	
<b>Pisces</b>						
<i>Negaprion brevirostris</i>	LIMAO				x	
<i>Lutjanus jocu</i>	LUT				x	
<i>Carangoides bartholomaei</i>	CAR				x	
<i>Cephalopholis fulva</i>	SER				x	
<i>Enchelycore nigricans</i>	NIG				x	MORAY
<i>Muraena pavonina</i>	PAV				x	
<i>Gymnothorax miliaris</i>	MIL				x	
<i>Myrichthys ocellatus</i>	OCEL					
<i>Abudefduf saxatilis</i>	ABU	x	POGOB	PGB		
<i>Stegastes rocasensis</i>	DONZ	x				
<i>Entomacrodus vomerinus</i>	VOME	x				
<i>Bathygobius mystacium</i>	MYST	x				
<i>Ophioblennius trinitatis</i>	TRINI	x				
<b>Mollusca</b>						
<i>Octopus insularis</i>	OCT					
<i>Nerita ascensionais</i>	NERIT	x		GASTRO		
<i>Leucozonia nassa</i>	LEUCO	x				
<i>Echilitorina miliaris</i>	LITO	x				
<i>Lottia noronhensis</i>	ARCH	x				

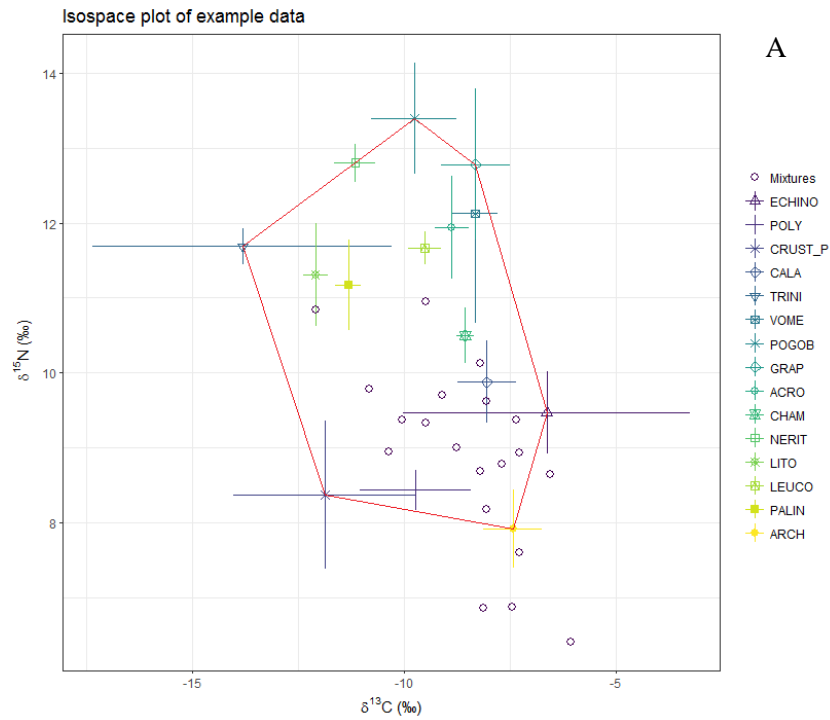
<i>Acrosterigma Magnum</i>	ACRO	x		BIVAL		
<i>Pseudochama cristella</i>	CHAM	x				
<b>Crustacea</b>						
<i>Panulirus echinatus</i>	PALIN	x				
<i>Grapsus grapsus</i>	GRAPS	x	GRAP			
<i>Pachygrapsus transversus</i>	PACHY	x				
<i>Callapa ocellata</i>	CALA	x	CRUST_P	CRUSTA		
<i>Xanthodius denticulatus</i>	XANT	x				
<i>Microphrys bicornutus</i>	MAJI	x				
<b>Echinodermata</b>						
Ophiuroida G. sp.	OFI	x	ECHINO			
Holothuroida G. sp.	HOLO	x				
<b>Polychaeta</b>						
<i>Hermodice carunculata</i>	FOGO	x	POLY			
Polychaeta G. sp.	POLYC	x				
<b>Chlorophyta</b>						
<i>Caulerpa verticillata</i>	VERD					
<i>Bryopsis penatta</i>	BRY					
<b>Rhodophyta</b>						
<i>Digenea simplex</i>	VERM					
<b>Ochrophyta</b>						
<i>Dictyota friabilis</i>	PARD					
<i>Sargassum</i> sp.	SARG					
<b>Organismos misturados</b>						
Matéria orgânica particulada	MOP					

Anexo IV- Dieta de *Octopus insularis* no Atol das Rocas e em Rio do Fogo pelos métodos de restos em tocas e conteúdo digestivo (N=abundância absoluta; FN= frequência numérica; FO=frequência de ocorrência).

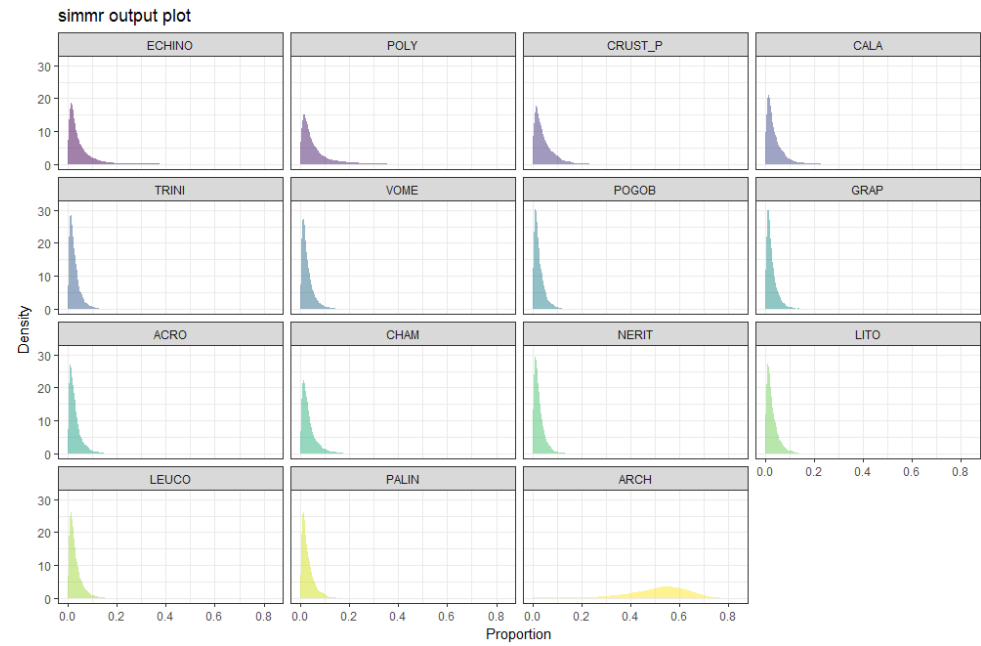
Presas	Atol das Rocas						Rio do Fogo					
	Restos em tocas			Conteúdo digestivo			Restos em tocas			Conteúdo digestivo		
	N	%FN	%FO	N	%FN	%FO	N	%FN	%FO	N	%FN	%FO
<b>CRUSTACEA</b>												
Amphipoda G. sp.										1	0,21	5,00
<i>Alpheus</i> sp.				1	1,35	8,33						
<i>Banareia palmeri</i>				1	1,35	8,33						
Brachyura sp.				3	4,05	58,33				78	16,16	75,00
<i>Callapa ocellata</i>	1	1,59	7,14									
<i>Callapa</i> sp.	1	1,59	7,14									
<i>Carpilius corallinus</i>	1	1,59	7,14									
<i>Damithrax tortugae</i>							4	1,67	10,00			
<i>Microphrys bicornutus</i>	7	11,11	21,43									
<i>Microphrys</i> sp.							1	0,42	5,00			
<i>Mithraculus forceps</i>	3	4,76	14,29				1	0,42	5,00			
Ostracoda G. sp.										1	0,21	5,00
Ovos de Crustacea										194	40,17	10,00
<i>Pachygrapsus transversus</i>	1	1,59	7,14									
<i>Pseudosquilla</i> sp.				1	1,35	8,33						
Stomatopoda G. sp.										4	0,83	20,00
<i>Xanthodius denticulatus</i>	43	68,25	92,86	38	51,35	83,33						
<i>Xanthodius parvulus</i>				1	1,35	8,33						
<b>MOLLUSCA</b>	N	%FN	%FO	N	%FN	%FO	N	%FN	%FO	N	%FN	%FO
<i>Anadara notabilis</i>							90	37,66	80,00			
Bivalvia G. sp.										7	1,45	35,00
<i>Chlamys</i> sp.							1	0,42	5,00			

<i>Laevicardium brasilianum</i>							38	15,90	60,00			
<i>Mactra fragilis</i>							42	17,57	80,00			
<i>Modiolus americanus</i>							12	5,02	45,00			
<i>Papyridea soleniformis</i>							3	1,26	15,00			
<i>Papyridea</i> sp.							3	1,26	10,00			
<i>Semele casali</i>							2	0,84	5,00			
<i>Semele purpurascens</i>							13	5,44	25,00			
<i>Spondylus ictiricus</i>							2	0,84	5,00			
<i>Trachycardium magnum</i>							12	5,02	40,00			
<i>Trigoniocardia media</i>							3	1,26	10,00			
<i>Ventricolaria rigida</i>							11	4,60	20,00			
<i>Calliostoma</i> sp.							1	0,42	5,00			
Gastropoda G. sp.	1	1,59	7,14							2	0,41	10,00
<i>Hipponix antiquatus</i>	4	6,35	28,57									
Polyplacophora G. sp.										8	1,66	30,00
<i>Octopus</i> sp.				3	4,05	25,00						
<b>PISCES</b>	<b>N</b>	<b>%FN</b>	<b>%FO</b>	<b>N</b>	<b>%FN</b>	<b>%FO</b>	<b>N</b>	<b>%FN</b>	<b>%FO</b>	<b>N</b>	<b>%FN</b>	<b>%FO</b>
<i>Holocentrus adscensionis</i>	1	1,59	7,14									
Pisces G. sp. 1				14	18,92	66,67						
Pisces G. sp. 2				1	1,35	8,33						
Pisces G. sp. 3				1	1,35	8,33						
Pisces não identificável										1	0,21	5,00
<b>OUTROS</b>	<b>N</b>	<b>%FN</b>	<b>%FO</b>	<b>N</b>	<b>%FN</b>	<b>%FO</b>	<b>N</b>	<b>%FN</b>	<b>%FO</b>	<b>N</b>	<b>%FN</b>	<b>%FO</b>
Glycerydae				6	8,11	50,00						
<i>Phragmatopomma</i> sp.												
Foraminifera				2	2,70	8,33				3	0,62	5,00
Não identificável				3	4,05	16,66				177	36,65	70,00

Anexo V- A) Gráfico de espaço isotópico com combinações *a priori*. A linha vermelha delimita o polígono formado pelo conjunto de fontes alimentares consideradas para a modelagem. A nuvem de pontos representa a mistura da dieta, onde cada círculo aberto é um indivíduo de *O. insularis*. CALA: *Callapa ocellata*; TRINI: *Ophioblennius trinitatis*; VOME: *Entomacrodus vomerinus*; ACRO: *Acrosterigma Magnum*; CHAM: *Pseudochama cristella*; NERIT: *Nerita ascensionis*; LITO: *Echinolittorina miliaris*; LEUCO: *Leucozonia nassa*; PALIN: *Panulirus echinatus*; ARCH: *Lottia noronhensis*. B) Gráfico de densidade de proporções das fontes alimentares de *O. insularis* após combinações *a priori*.

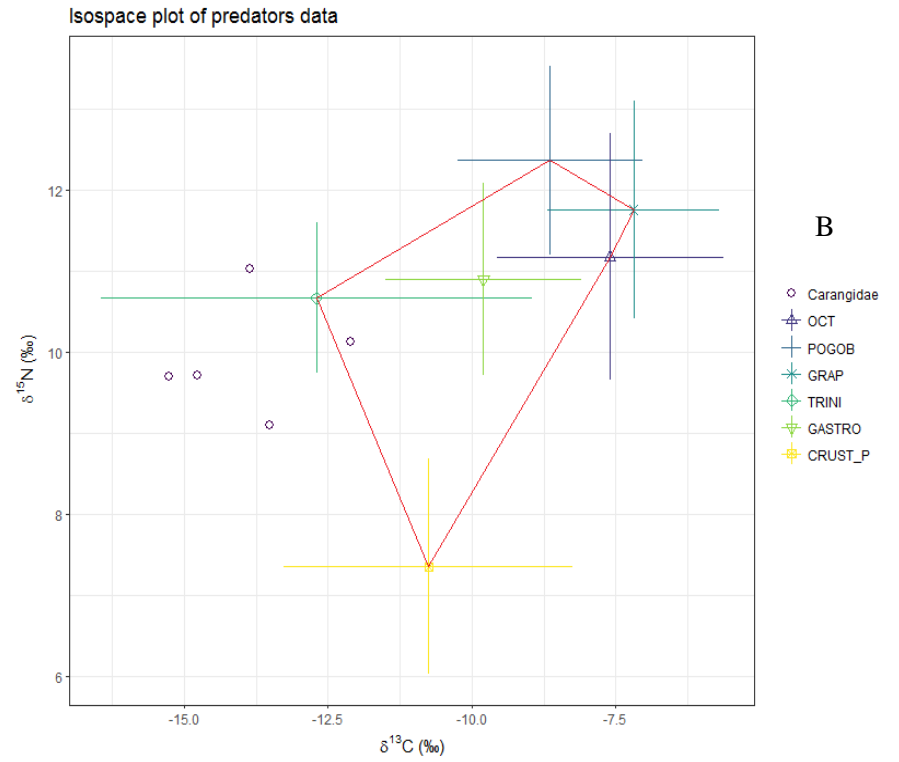
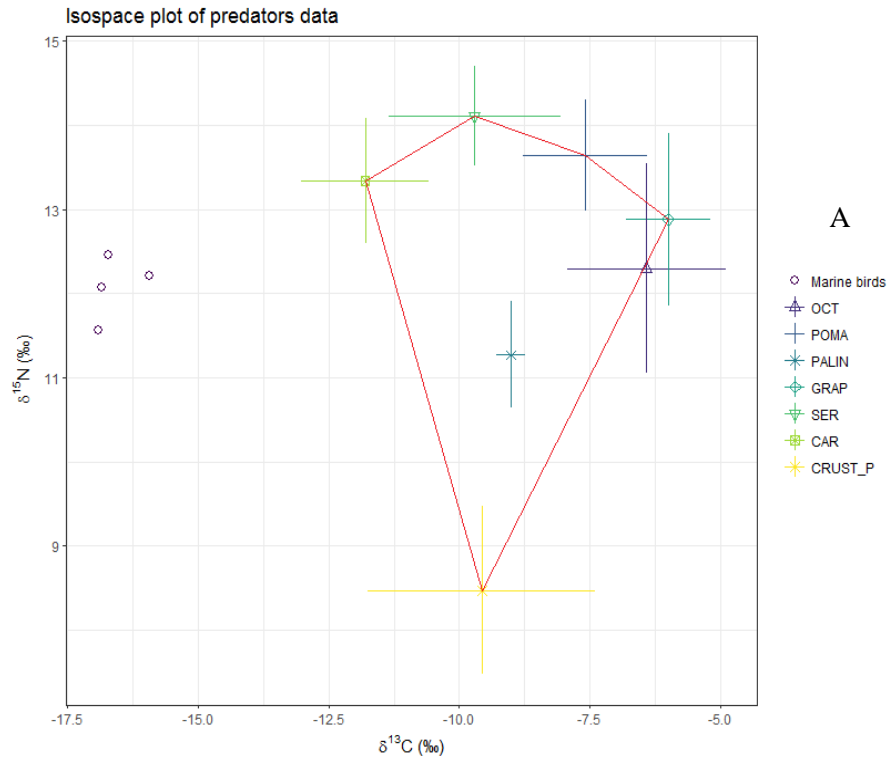


A



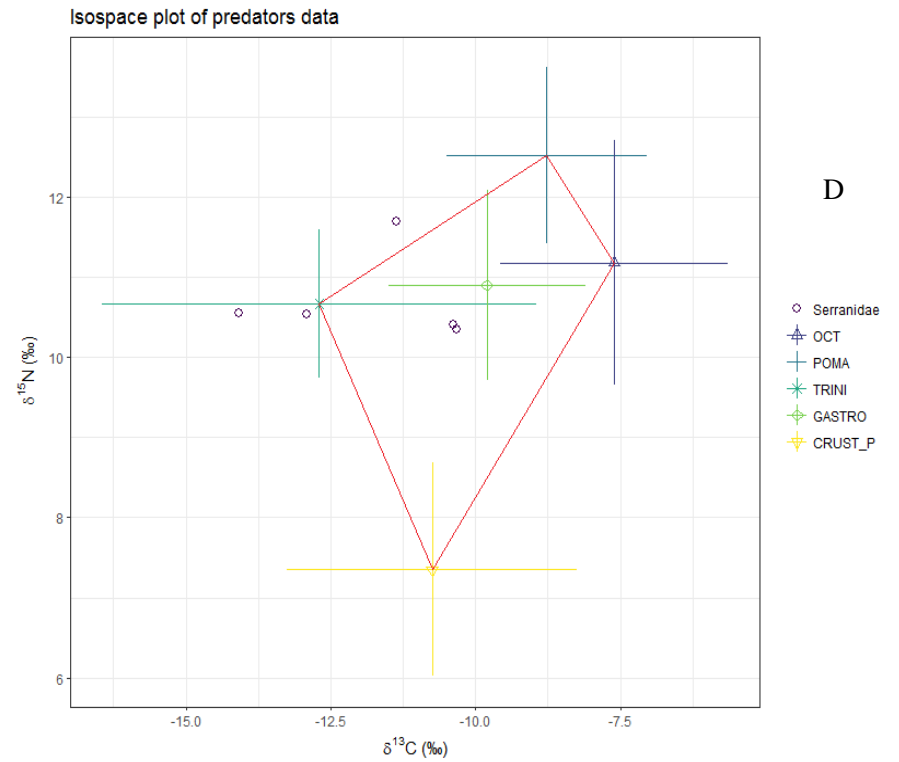
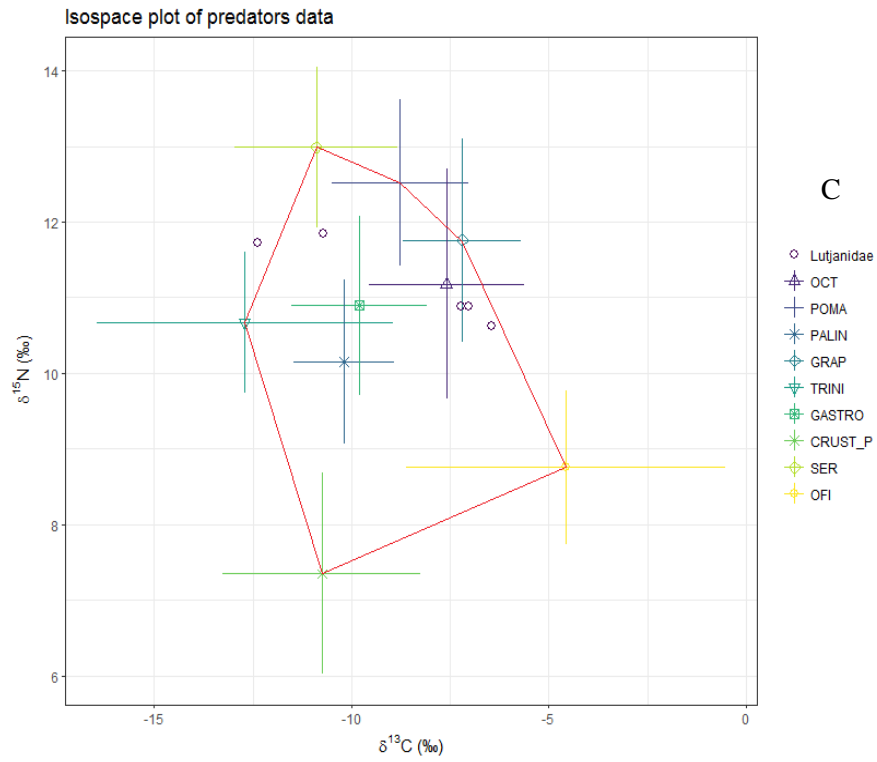
B

Anexo VI- Gráficos de espaço isotópico para a dieta de: A) aves marinhas (MARBIRD), B) peixes carangídeos (CAR), C) lutjanídeos (LUT) e D) serranídeos (SER), E) moreias (MORAY), F) tubarões limão (LIMAO) e G) lixa (CIRR), e H) raias (DAM).

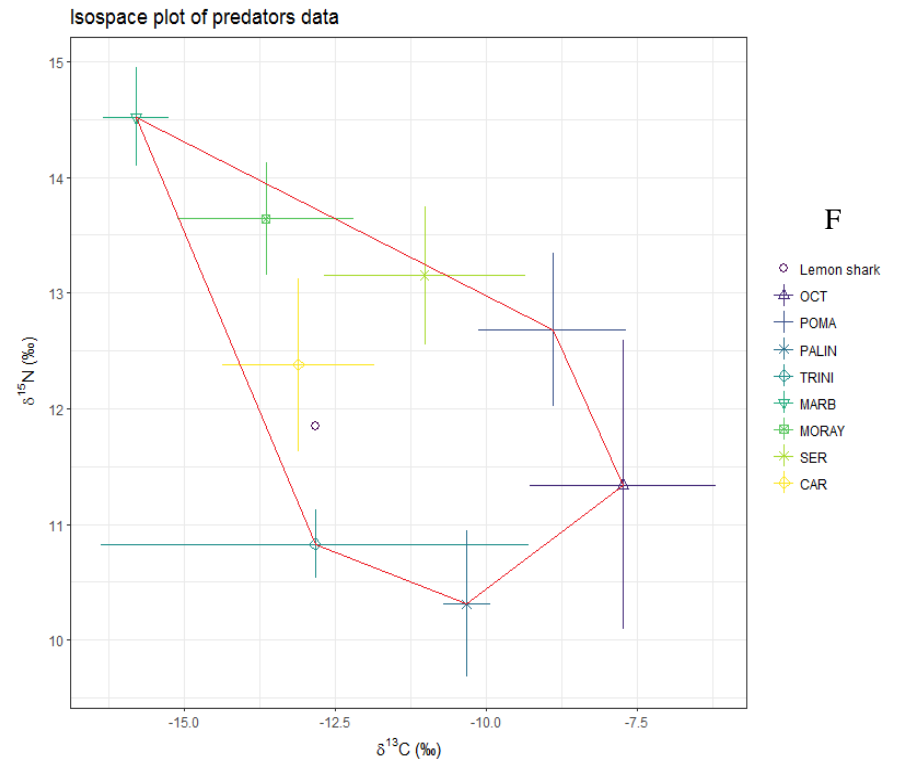
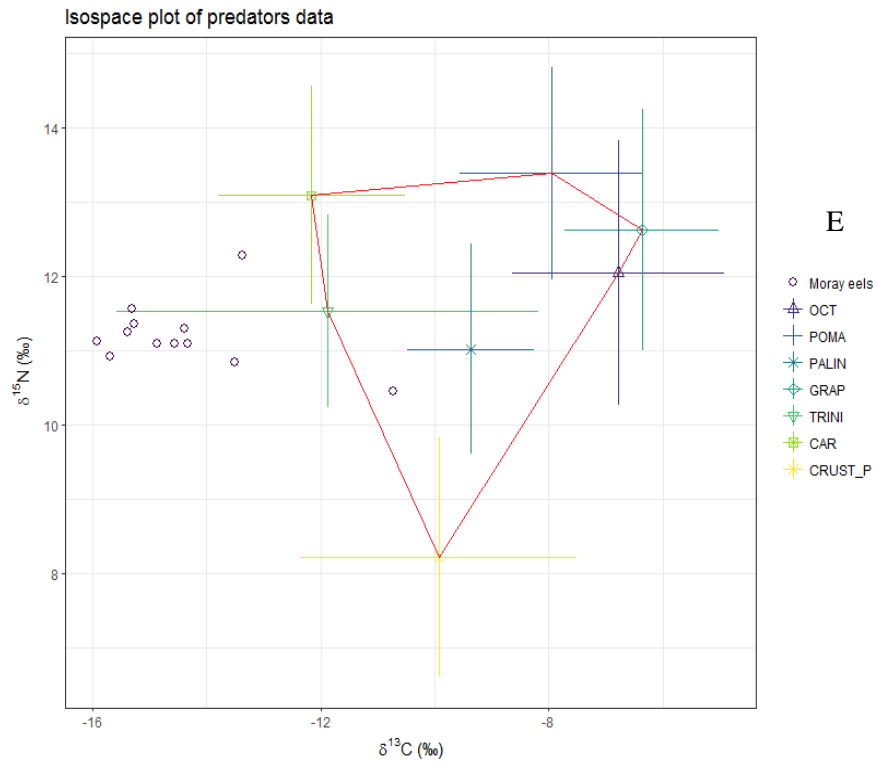




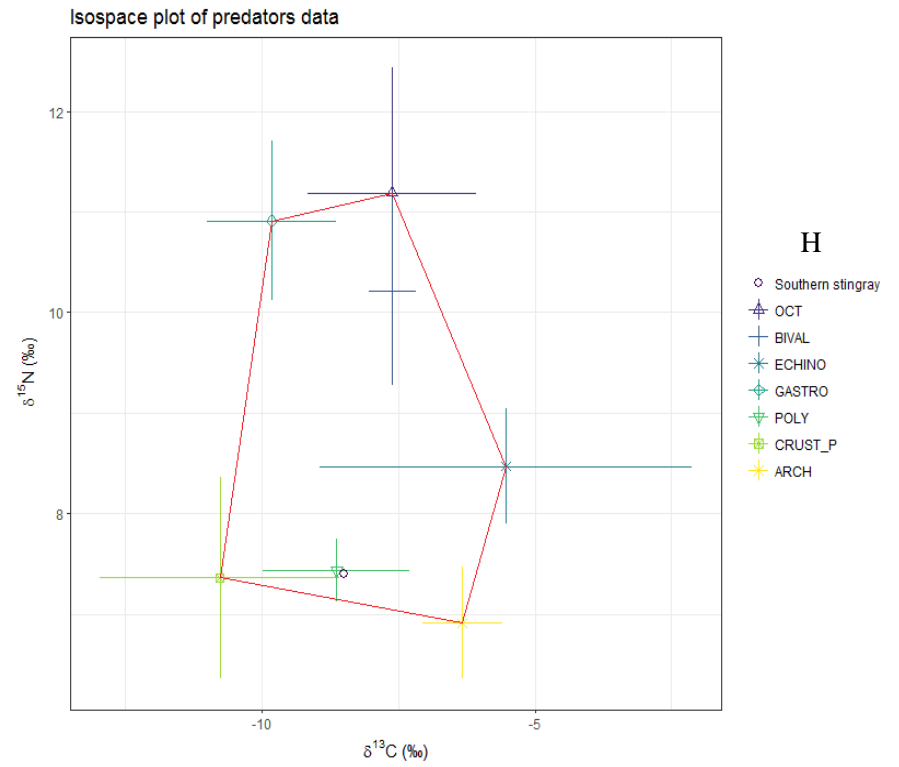
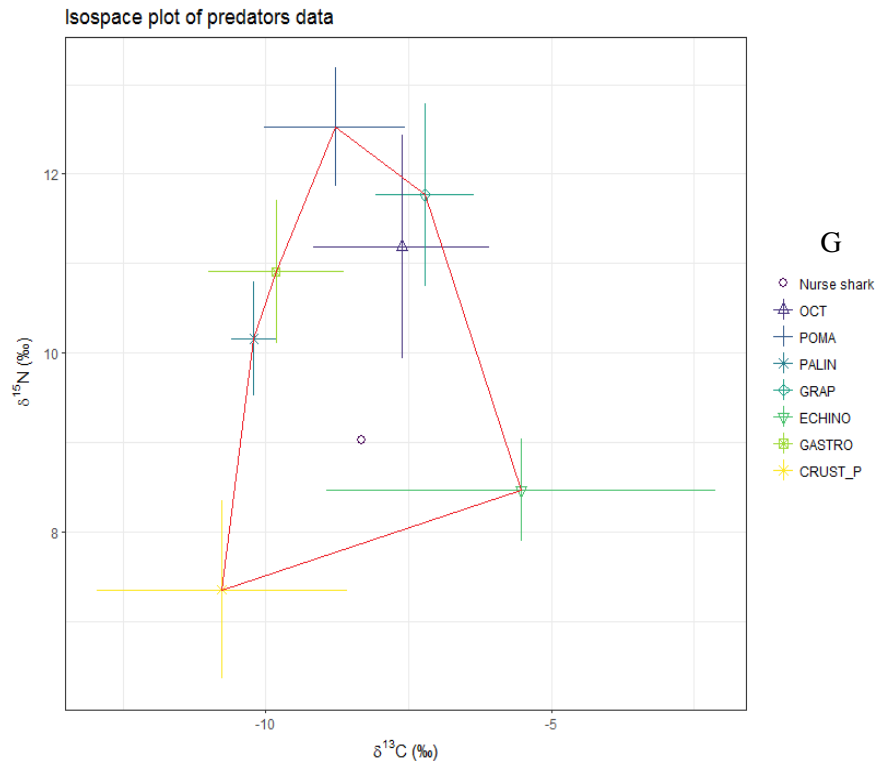
Anexo VI- Continuação.



Anexo VI- Continuação.



Anexo VI- Continuação.



## V. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS GERAIS

- Amado, E.M.; Souza-Bastos, L.R.; Vidal, E.A.G.; Leite, T.S. & Freire, C.A. 2015. Different abilities to regulate tissue hydration upon osmotic challenge in vitro, in the cephalopods *Octopus vulgaris* and *O. insularis*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 48 (3): 205-211.
- Ambrose, R.F. & Nelson, B. 1983. Predation by *Octopus vulgaris* in the Mediterranean. *Marine Ecology (Berlin)*, 4: 251-261.
- Anderson, R.C.; Hughes, P.D.; Mather, J.A. & Steele, C.W. 1999. Determination of the diet of *Octopus rubescens* Berry, 1953 (Cephalopoda: Octopodidae), through examination of its beer bottle dens in Puget Sound. *Malacologia*, 41 (2): 455-460.
- Anderson, R.C.; Wood, J.B. & Mather, J.A. 2008. *Octopus vulgaris* in the Caribbean is a specializing generalist. *Marine Ecology Progress Series*, 371: 199-202.
- Armendáriz Villegas, E.J.; Ceballos-Vázquez, B.P.; Markaida, U.; Abitia-Cárdenas, A.; Medina-Lopez, M.A. & Arellano-Martínez, M. 2014. Diet of *Octopus bimaculatus* Verrill, 1883 (Cephalopoda: Octopodidae) in Bahía de Los Ángeles, Gulf of California. *Journal of Shellfish Research*, 33 (1): 305-314.
- Bouth, H.F.; Leite, T.S.; Lima, F.D. & Oliveira, J.E.L. 2011. Atol das Rocas: an oasis for *Octopus insularis* juveniles (Cephalopoda: Octopodidae). *Zoologia*, 28: 45-52.
- Boyle, P. & Rodhouse, P. 2005. *Cephalopods: ecology and fisheries*. Oxford: Blackwell Science, 452p.
- Cardoso, F.; Villegas, P. & Estrella, C. 2004. Observaciones sobre la biología de *Octopus mimus* (Cephalopoda: Octopoda) em la costa peruviána. *Revista Peruana de Biología*, 11 (1): 45-50.
- Cherel, Y. & Hobson, K.A. 2005. Stable isotopes, beaks and predators: a new tool to study ecology of cephalopods, including giant and colossal squids. *Proceedings of the Royal Society of London*, 272: 1601-1607.
- Cherel, Y.; Ridoux, V.; Spitz, J. & Richard, P. 2009. Stable isotopes document the trophic structure of a deep-sea cephalopod assemblage including giant octopod and giant squid. *Biology Letters*, 5 (3): 1-4.
- Field, I.C.; Bradshaw, C.J.A.; Van den Hoff, J.; Burton, H.R. & Hindell, M.A. 2007. Age-related shifts in the diet composition of southern elephant seals expand overall foraging niche. *Marine Biology*, 150: 1441-1452.

- Gilchrist, S.L. 2003. Hermit crab population ecology on a shallow coral reef (Bayley's Cay, Roatan, Honduras): octopus predation and hermit crab shell use. *Memoirs of Museum Victoria*, 60 (1): 35-44.
- Gonçalves, J.M. & Martins, H.R. 1994. Despojos alimentares encontrados em abrigos de polvo comum (*Octopus vulgaris*) (Mollusca: Cephalopoda) do Faial (Açores): dados preliminares. *Relatórios e Comunicações do Departamento de Biologia*, 22: 29-33.
- Guerra, A. 1978. Sobre la alimentación y el comportamiento alimentario de *Octopus vulgaris*. *Investigación Pesquera*, 42: 351-364.
- Matthews- Cascon, H.; Rocha-Barreira, C.; Marinho, R.A.; Almeida, L.G. & Meirelles, C.A.O. 2009. Mollusks found inside *Octopus* (Mollusca, Cephalopoda) pots in the state of Ceará, Northeast Brazil. *The Open Marine Biology Journal*, 3: 1-5.
- Grubert, M.A.; Wadley, V.A. & White, R.W.G. 1999. Diet and feeding strategy of *Octopus maorum* in Southeast Tasmania. *Bulletin of Marine Science*, 65 (2): 441-451.
- Haimovici, M.; Leite, T.S.; Marinho, R.A.; Batista, B.; Madrid, R.M.; Lins Oliveira, J.E.; Lima, F.D. & Candice, L. 2014. As pescarias de polvos do nordeste do Brasil. In: Haimovici, M.; Andriquetto Filho, J.M. & Sunye, P.S. (Eds.) *A pesca marinha e estuarina no Brasil: estudos de caso multidisciplinares*. Rio Grande: FURG, pp. 147-159.
- Hartwick, B.; Tulloch, L. & Macdonald, S. 1981. Feeding and growth of *Octopus dofleini* (Wülker). *The Veliger*, 24 (2): 129-138.
- Ibáñez, C.M. & Chong, J.V. 2008. Feeding ecology of *Enteroctopus megalocyathus* (Cephalopoda: Octopodidae) in southern Chile. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 88 (4): 793-798.
- Lam, V.W.W. & Chiu, S.T. 1983. Prey selection and feeding behaviour of *Octopus membranaceus* (Quoy and Gaimard, 1832). In: Morton, B. & Dudgeon, D. (Eds.) *Proceedings of the Second International Workshop of the Malacofauna of Hong Kong and Southern China*. Hong Kong: Hong Kong University Press, pp. 661-681.
- Leite, T.S.; Haimovici, M.; Molina, W. & Warnke, K. 2008. Morphological and genetic description of *Octopus insularis* new species (Cephalopoda: Octopodidae), a cryptic species in the *Octopus vulgaris* complex from the tropical Southwestern Atlantic. *Journal of Molluscan Studies*, 74: 63-74.

- Leite, T.S.; Andrade, L.C.A.; Haimovici, M.; Aguiar, R.S. & Lins Oliveira, J.E. 2009a. Lulas e polvos. In: Viana, D.L.; Hazin, F.H.V. & Carvalho, M.A.S. (Eds.) O Arquipélago de São Pedro e São Paulo: 10 anos de estação científica. Brasília: SECIRM, pp. 186-193.
- Leite, T.S.; Haimovici, M. & Mather, J. 2009b. *Octopus insularis* (Octopodidae), evidences of a specialized predator and a time-minimizing forager. *Marine Biology*, 156: 2355–2367.
- Leite, T.S.; Barbosa, J.C.; Almeida, L.B.; Lima, F.D. & Haimovici, M. 2012. Occurrence of *Octopus insularis* and observations on its feeding and mating in Trindade and Martim Vaz Archipelago off Southeastern Brazil. *Cephalopod International Advisory Council Symposium*, Florianópolis, SC, Brasil.
- Leite, T.S.; Batista, A.T.; Lima, F.D.; Barbosa, J.C. & Mather, J. 2016. Geographic variability of *Octopus insularis*' diet: from oceanic island to continental populations. *Aquatic Biology*, 25: 17-27.
- Lucifora, L.O.; García, V.B.; Menni, R.C.; Escalante, A.H. & Hozbor, N.M. 2009. Effects of body size, age and maturity stage on diet in a large shark: ecological and applied implications. *Ecological Research*, 24: 109-118.
- Mather, J.A. 2011. Why is *Octopus cyanea* Gray in Hawaii specializing in crabs as prey? *Vie et Milieu*, 61: 181-184.
- Mather, J.A.; Leite, T.S. & Batista, A.T. 2012. Individual prey choices of octopuses: are they generalist or specialist? *Current Zoology*, 58 (4): 597-603.
- Matthews- Cascon, H.; Rocha-Barreira, C.; Marinho, R.A.; Almeida, L.G. & Meirelles, C.A.O. 2009. Mollusks found inside *Octopus* (Mollusca, Cephalopoda) pots in the state of Ceará, Northeast Brazil. *The Open Marine Biology Journal*, 3: 1-5.
- Norman, M.D. 1991. *Octopus cyanea* Gray, 1849 (Mollusca: Cephalopoda) in Australian waters: description, distribution and taxonomy. *Bulletin of Marine Science*, 49 (1-2): 20-38.
- Norman, M.D. 2003. *Cephalopods: a world guide*. Hakenheim: ConchBooks, 318p.
- Perez, J.A.A. & Haimovici, M. 1995. Descriptive ecology of two South american eledonids (Cephalopoda: Octopodidae). *Bulletin of Marine Science*, 56 (3): 752-766.
- Quetglas, A.; González, M. & Franco, I. 2005. Biology of the upper-slope cephalopod *Octopus salutii* from the western Mediterranean Sea. *Marine Biology*, 146: 1131-1138.

- Ré, M.E. & Simes, E.G. 1992. Hábitos alimentarios del pulpo (*Octopus tehuelchus*). I. Análisis cuali-cuantitativos de la dieta en el intermareal del Puerto Lobos, Golfo de San Matías (Argentina). *Frente Marítimo*, 11 (A): 119-128.
- Ruiz-Cooley, R.I.; Markaida, U.; Gendron, D. & Aguñiga, S. 2006. Stable isotopes in jumbo squid (*Dosidicus gigas*) beaks to estimate its trophic position: comparison between stomach contents and stable isotopes. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 86: 437-445.
- Salas, S.; Sumaila, U.R. & Pitcher, T. 2004. Short-term decisions of small-scale fishers selecting alternative target species: a choice model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61: 374-383.
- Sánchez, P. & Obarti, R. 1993. The biology and fishery of *Octopus vulgaris* caught with clay pots on the Spanish Mediterranean coast. In: Okatani, T; O'Dor, R.K. & Kubodera, T. (Eds.) *Recent Advances in Fisheries Biology*. Tokyo: Tokai University Press, pp. 477-487.
- Scheel, D.; Lauster, A. & Vincent, T.L.S. 2007. Habitat ecology of *Enteroctopus dofleini* from middens and live prey surveys in Prince William Sound, Alaska. In: Landman, N.H.; Davis, R.A. & Mapes, R.H. (Eds) *Cephalopods Present and Past: new insights and fresh perspectives*. Berlin: Springer, pp. 434-455.
- Scheel, D. & Anderson, R. 2012. Variability in the diet specialization of *Enteroctopus dofleini* (Cephalopoda: Octopodidae) in the Eastern Pacific examined from midden contents. *American Malacological Bulletin*, 30: 267-279.
- Šifner, S.K. & Vrgoč, N. 2009. Diet and feeding of the musky octopus, *Eledone moschata*, in the northern Adriatic Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89 (2): 413-419.
- Smith, C.D. 2003. Diet of *Octopus vulgaris* in False Bay, South Africa. *Marine Biology*, 143: 1127-1133.
- Stevens, J.D.; Bonfil, R.; Dulvy, N.K. & Walker, P.A. 2000. The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 476-494.
- Storero, L.P.; Botto, F.; Narvarte, M.A. & Iribarne, O.O. 2016. Influence of maturity condition and habitat type on food resources utilization by *Octopus tehuelchus* in Atlantic Patagonian coastal ecosystems. *Marine Biology*, 163: 1-10.
- Vecchione, M.; Allcock, L.; Piatkowski, U.; Jorgensen, E. & Barratt, I. Persisten elevated abundance of octopods in an overfished Antarctic area. In: Krupnik, I; Lang, M.A.

- & Miller, S.E. (Eds.) *Smithsonian at the Poles: contributions to International Polar Year Science*. Washington: Smithsonian Institution Scholarly Press, pp. 197-203.
- Villanueva, R. 1993. Diet and mandibular growth of *Octopus magnificus* (Cephalopoda). *South African Journal of Marine Science*, 13: 121-126.
- Vincent, T.L.S.; Scheel, D. & Hough, K.R. 1998. Some aspects of diet and foraging behavior of *Octopus dofleini* (Wülker, 1910) in its northernmost range. *Marine Ecology*, 19: 13-29.