

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
UNIVERSIDADE ESTADUAL DO RIO GRANDE DO SUL  
CIÊNCIAS BIOLÓGICAS: ÊNFASE EM BIOLOGIA MARINHA E COSTEIRA

JÚLIA JACOBY DE SOUZA

PADRÕES BIOGEOGRÁFICOS DA DIETA DE *Sula leucogaster*  
(SULIFORMES: SULIDAE) NO BRASIL

IMBÉ  
2021

**JÚLIA JACOBY DE SOUZA**

**PADRÕES BIOGEOGRÁFICOS DA DIETA DE *Sula leucogaster*  
(SULIFORMES: SULIDAE) NO BRASIL**

Monografia apresentada como requisito parcial para a obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas com ênfase em Biologia Marinha e Costeira na Universidade Federal do Rio Grande do Sul, em convênio com a Universidade Estadual do Rio Grande do Sul.

Orientador: Dr. Guilherme Tavares Nunes

**IMBÉ**

**2021**

### CIP - Catalogação na Publicação

Souza, Júlia Jacoby de  
Padrões Biogeográficos da Dieta de *Sula leucogaster*  
(Suliformes: Sulidae) no Brasil / Júlia Jacoby de  
Souza. -- 2021.  
56 f.  
Orientador: Guilherme Tavares Nunes.

Trabalho de conclusão de curso (Graduação) --  
Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto  
de Biociências, Curso de Ciências Biológicas: Biologia  
Marinha e Costeira, Porto Alegre, BR-RS, 2021.

1. adaptação local. 2. aves marinhas. 3.  
biogeografia marinha. 4. isótopos estáveis. 5.  
plasticidade trófica. I. Nunes, Guilherme Tavares,  
orient. II. Título.

**JÚLIA JACOBY DE SOUZA**

**PADRÕES BIOGEOGRÁFICOS DA DIETA DE *Sula leucogaster*  
(SULIFORMES: SULIDAE) NO BRASIL**

Monografia apresentada como requisito parcial para a obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas com ênfase em Biologia Marinha e Costeira na Universidade Federal do Rio Grande do Sul, em convênio com a Universidade Estadual do Rio Grande do Sul.

Orientador: Dr. Guilherme Tavares Nunes

Aprovada em: \_\_\_/\_\_\_/\_\_\_

**BANCA EXAMINADORA**

---

Prof. Dr. Fábio Lameiro Rodrigues  
Universidade Federal do Rio Grande do Sul

---

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup> Patrícia Luciano Mancini  
Universidade Federal do Rio de Janeiro

---

Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Ester Wolff Loitzenbauer  
Coordenadora da atividade  
Trabalho de conclusão II - CBM

**IMBÉ**  
**2021**

## **AGRADECIMENTOS**

À minha família, minha base de tudo, por todo o apoio em todas as fases da vida, especialmente na empreitada de descer a Serra para estudar e viver perto do mar. Amo muito vocês.

Aos meus amigos, os que já caminham comigo há muito tempo e aqueles que encontrei pelos caminhos da Biomar e litoral, por todo o apoio e incentivo. Um agradecimento especial aos da turma 10, por toda a parceria, saídas de campo, grupos de estudo e por terem se tornado minha 2ª família aqui na praia.

Ao meu orientador, Guilherme, por ter me inspirado a seguir essa trajetória com as aves marinhas e costeiras, por todas as oportunidades que me proporcionou durante a graduação e pelo direcionamento, paciência e incentivo na construção desse trabalho.

Aos membros da banca examinadora, Fábio Lameiro e Patrícia Mancini pelos comentários e contribuições ao trabalho.

Ao professor Matias Ritter, por me mostrar que bioestatística e R não são um bicho-de-sete-cabeças (ou pelo menos nem sempre).

Ao Derek Blaese, por todo o aprendizado no dia-a-dia no CERAM, pela parceria nos monitoramentos e necropsias e por todo incentivo a trilhar novos caminhos sempre.

Ao Maurício Tavares, pelo meu primeiro estágio, por ter me apresentado à educação ambiental e ter me mostrado o quão essencial ela é para a conservação.

Aos professores da UFRGS e da UERGS, que foram fundamentais para a construção de todo o conhecimento adquirido durante essa caminhada para me tornar bióloga marinha.

À existência do curso de Biologia Marinha e toda a sua contribuição para geração de conhecimento e conservação dos ecossistemas marinhos e costeiros.

## RESUMO

A dieta de espécies com ampla distribuição geográfica está sujeita a variações na disponibilidade e diversidade de alimentos, promovidas pela heterogeneidade de ambientes. Assim, populações de uma mesma espécie podem apresentar diferentes padrões de dieta, os quais podem ser associados a padrões biogeográficos. O atobá-marrom (*Sula leucogaster*) é uma ave marinha piscívora que ocorre em regiões tropicais e subtropicais. No Brasil, suas colônias localizam-se das Ilhas Moleques do Sul (MS) até o Arquipélago de São Pedro e São Paulo (SPSP), abrangendo 27° de latitude. Nesse contexto, o estudo buscou avaliar a variação da dieta de *S. leucogaster* na costa brasileira e testar sua relação com zoneamentos biogeográficos marinhos pré estabelecidos. Espera-se que a dieta da espécie apresente variações espaciais e que sua composição esteja enquadrada com zoneamentos biogeográficos marinhos. Para isso, foram revisadas publicações que descreveram a dieta da espécie através de análises de material regurgitado e de isótopos estáveis de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) e nitrogênio ( $\delta^{15}\text{N}$ ). A partir das informações obtidas, foram estimadas diferenças entre as colônias em relação ao nicho isotópico das aves e às comunidades de presas ingeridas, através do cálculo de frequência de ocorrência (FO%), abundância relativa por colônia e diversidade alfa. Por fim, as similaridades de presas utilizadas pelos atobás-marrons entre as colônias foram confrontadas com os limites dos zoneamentos biogeográficos: *Large Marine Ecosystems* (LME), Províncias Biogeoquímicas de Longhurst (PBL) e Províncias e Ecorregiões de Spalding (PESP). Foram compilados dados de 12 estudos publicados entre 2003 e 2019 referentes a nove arquipélagos: MS; Currais (CU); Cagarras (CA); Cabo Frio (CF); Santana (ST); Abrolhos (AB); Atol das Rocas (RO); Fernando de Noronha (FN) e SPSP. Adicionalmente, dados não publicados de FN foram incluídos nas análises. No total, foram avaliados dados isotópicos de 372 amostras e 878 regurgitos, somando 4201 presas, 42 famílias e 105 espécies. A maior diversidade alfa nas colônias costeiras e maior abundância relativa e ocorrência de presas de famílias tipicamente demersais, sugerem a exploração de descartes provenientes da pesca de arrasto no entorno dessas ilhas, com exceção de CA. Adicionalmente, as análises isotópicas indicaram padrão similar de diferenças nos valores de  $\delta^{15}\text{N}$ , sugerindo que nas colônias costeiras são explorados recursos de posições tróficas maiores do que FN e RO. No entanto, esse padrão pode variar em AB, que apresenta nicho isotópico mais amplo, e em SPSP, cuja população difere geneticamente e fenotípicamente das demais colônias. Tanto as análises de regurgitos como de isótopos indicaram maior similaridade da dieta de ST com as colônias ao sul, dando maior suporte aos modelos biogeográficos LME e PBL em comparação com PESP, pois essa classificação agrupa ST com colônias ao norte. Os resultados sugerem uma ampla plasticidade trófica do atobá-marrom ao longo da costa brasileira, de modo que a dieta da espécie é potencialmente moldada pela oferta de recursos alimentares no entorno das colônias. Além disso, o presente estudo demonstra o potencial de uso da dieta para estudos biogeográficos, mesmo em organismos altamente móveis, como as aves marinhas.

**Palavras-chave:** adaptação local, aves marinhas, biogeografia marinha, isótopos estáveis, plasticidade trófica.

## ABSTRACT

Diet of widely distributed species is influenced by variations in food availability and diversity, promoted by environmental heterogeneity. Therefore, dietary patterns can be found at the population level, which can be associated with biogeographic patterns. The brown booby (*Sula leucogaster*), is a piscivorous seabird that occurs in tropical and subtropical regions. In Brazil, its colonies are located from Moleques do Sul Islands (MS) to São Pedro and São Paulo Archipelago (SPSP), covering 27° of latitude. In this context, the present study aimed to evaluate the variation in the diet of *S. leucogaster* along Brazilian coast and to test its relationship with pre-established marine biogeographical regions. It is expected that the brown booby presents spatial variations in the diet, and the prey composition fits previously published biogeographical zoning schemes. For this, publications describing the brown booby diet based on regurgitated material analysis and stable isotopes analysis of carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and nitrogen ( $\delta^{15}\text{N}$ ) were reviewed. Between-colony differences were estimated concerning the isotopic niche of the seabirds and the communities of ingested prey, by calculating the frequency of occurrence (FO%), relative abundance per colony, and alpha diversity. Moreover, similarities of prey explored by brown boobies between colonies were compared with the limits of biogeographical regions: Large Marine Ecosystems (LME), Longhurst's Biogeochemical Provinces (PBL) and Spalding's Provinces, and Ecoregions (PESP). Data from 12 studies published between 2003 and 2019 for nine archipelagos were collected: MS; Currais (CU); Cagarras (CA); Cabo Frio (CF); Santana (ST); Abrolhos (AB); Atol das Rocas (RO); Fernando de Noronha (FN) and SPSP. Unpublished data from FN were also included in the analyses. Isotopic data from 372 samples and 878 regurgitates were evaluated, adding up to 4201 prey, 42 families and 105 species. The highest alpha diversity, relative abundance and occurrence of prey of demersal families in coastal colonies, compared to offshore colonies, suggest the exploitation of trawl fishery discards from around these islands, except for CA. In addition, isotope analyses indicated a similar pattern of differences in  $\delta^{15}\text{N}$  values, suggesting that resources of trophic positions higher than FN and RO are explored in coastal colonies. However, this pattern can vary in AB, which had a wider isotopic niche, and in SPSP, where boobies differ genetically and phenotypically from the remaining colonies.. Both the analysis of regurgitates and isotopes indicated greater similarity between ST diet and the southern colonies, best supporting LME and PBL biogeographic models compared to PESP, as this classification clusters ST with the northern colonies. Results suggest wide trophic plasticity of the brown booby along the Brazilian coast, showing that the species' diet is potentially shaped by the food resources supplies around the colonies. Furthermore, the present study highlights the potential use of diet for biogeographical studies, even in highly mobile organisms such as seabirds.

**Keywords:** local adaptation, marine biogeography, seabirds, stable isotopes, trophic plasticity.

## SUMÁRIO

|          |                                   |           |
|----------|-----------------------------------|-----------|
| <b>1</b> | <b>INTRODUÇÃO</b> .....           | <b>8</b>  |
| 1.1      | OBJETIVOS .....                   | 12        |
| 1.1.1    | Objetivo Geral .....              | 12        |
| 1.1.2    | Objetivos Específicos .....       | 12        |
| <b>2</b> | <b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....   | <b>14</b> |
| 2.1      | ÁREA DE ESTUDO .....              | 14        |
| 2.2      | OBTENÇÃO E ANÁLISE DE DADOS ..... | 15        |
| 2.2.1    | Material regurgitado .....        | 15        |
| 2.2.2    | Isótopos estáveis.....            | 18        |
| <b>3</b> | <b>RESULTADOS</b> .....           | <b>20</b> |
| 3.1      | MATERIAL REGURGITADO.....         | 20        |
| 3.2      | ISÓTOPOS ESTÁVEIS .....           | 34        |
| <b>4</b> | <b>DISCUSSÃO</b> .....            | <b>38</b> |
| <b>5</b> | <b>CONCLUSÃO</b> .....            | <b>44</b> |
|          | <b>REFERÊNCIAS</b> .....          | <b>45</b> |
|          | <b>APÊNDICE</b> .....             | <b>54</b> |

## 1 INTRODUÇÃO

Hábitos alimentares e dieta de espécies distribuídas ao longo de gradientes ambientais podem não ser homogêneos, pois condições ambientais locais influenciam na disponibilidade, diversidade e composição de recursos alimentares (GARVEY; WHILES, 2017). Como consequência, é possível identificar diferentes padrões alimentares em uma mesma espécie com ampla distribuição geográfica, os quais podem servir como ferramentas para compreender a adaptação local (SANFORD, 2003; BARNAGAUD *et al.*, 2019) e contribuir para ilustrar e refinar limites biogeográficos tanto em escalas regionais (LOZANO; MOLEON; VIRGOS, 2006; PIATT *et al.*, 2018) como globais (DUFFY *et al.*, 2017; ROMANO; SÉCHAUD; ROULIN, 2020).

Plasticidade trófica pode ser definida como a capacidade de adaptação da dieta de um organismo perante a variabilidade de recursos alimentares disponíveis no tempo e no espaço (LARKIN, 1956; GERKING, 1994). Essa habilidade pode ser vantajosa para organismos que habitam locais sujeitos a alterações sazonais nas suas condições ambientais (GERKING, 1994; ABELHA; AGOSTINHO; GOULART, 2001) e para organismos que dependem de recursos com distribuições desiguais e efêmeras no espaço (HARDING *et al.*, 2007). Sazonalmente, por exemplo, podem ser observadas variações na dieta e no comportamento de forrageio de peixes de água doce de acordo com períodos chuvosos e secos (POOL *et al.*, 2017; NEVES *et al.*, 2021) e, especialmente, em espécies com alta mobilidade e ampla distribuição geográfica como tubarões (DRYMON; POWERS; CARMICHAEL, 2012), mamíferos marinhos (SPITZ *et al.*, 2006) e aves migratórias (PARRISH, 2000; BUGONI; VOOREN, 2004). À longo prazo, a plasticidade decorrente da adaptação às condições locais podem, inclusive, influenciar em processos evolutivos.

A heterogeneidade na dieta pode contribuir para a adaptação local de organismos, intensificando processos que levam ao isolamento de populações. O Isolamento por Ecologia, ou por Ambiente (*Isolation by Environment / Ecology*, IBE) é um padrão através do qual a diferenciação populacional é aumentada de acordo com as diferenças ambientais (WANG; BRADBURD, 2014), sendo o modelo mais comum na estruturação populacional de vertebrados e invertebrados (SEXTON; HANGARTNER; HOFFMANN, 2014). No IBE, o fluxo gênico é maior entre locais

ambientalmente similares, enquanto em ambientes distintos a adaptação local intensifica a seleção contra imigrantes, levando ao isolamento (RICHARDSON *et al.*, 2014; SEXTON; HANGARTNER; HOFFMANN, 2014). Nesse contexto, a variabilidade na dieta de uma população amplamente distribuída pode atuar como fator complementar à estruturação populacional. Isso ocorre considerando que a alteração na disponibilidade e composição de alimentos pode contribuir para a geração de variações genéticas (SANFORD, 2003), morfológicas (GRANT; GRANT, 2002), fisiológicas (FOHRINGER *et al.*, 2021) e comportamentais (MOSELEY *et al.*, 2012) entre populações de uma mesma espécie.

Informações sobre a distribuição de organismos têm sido, historicamente, utilizadas para estabelecer zoneamentos biogeográficos (FORBES, 1859; BRIGGS, 1974) ou refinar e ilustrar padrões já estabelecidos nos oceanos (FLOETER *et al.*, 2007; MENNI *et al.*, 2010; PEREIRA *et al.*, 2014), embora parâmetros ambientais como dinâmica de correntes, batimetria e produtividade primária também sejam utilizados como base para propostas adicionais (SHERMAN, 1994; LONGHURST *et al.*, 1995). Os peixes compõem o grupo de vertebrados mais comumente utilizado para identificar limites biogeográficos no ambiente marinho, desde espécies sedentárias associadas a recifes de coral (PINHEIRO *et al.*, 2018) até espécies altamente móveis, como atuns e espadartes (REYGONDEAU *et al.*, 2012). No entanto, um desafio inerente ao uso desses grupos como indicadores de padrões de distribuição da vida marinha está associado à necessidade de amostragem em amplas áreas do oceano (DUFFY *et al.*, 2017).

Os diferentes padrões de alimentação de espécies piscívoras com amplas áreas de vida também podem contribuir para a compreensão de padrões biogeográficos, especialmente no ambiente marinho. Organismos amplamente distribuídos e com plasticidade trófica (*e.g.* aves marinhas) têm capacidade de explorar recursos variáveis no espaço, fazendo com que sejam potenciais amostradores de suas presas (MONTEVECCHI; MYERS, 1996; ROBINETTE *et al.*, 2007; DUFFY *et al.*, 2017). Dessa forma, a composição na dieta desses organismos pode ser utilizada para refinar e delinear padrões biogeográficos (PIATT *et al.*, 2018; YOUNG *et al.*, 2018), contribuindo para o acesso a organismos cuja amostragem é dificultada por fatores logísticos e metodológicos (DUFFY *et al.*, 2017; PIATT *et al.*, 2018).

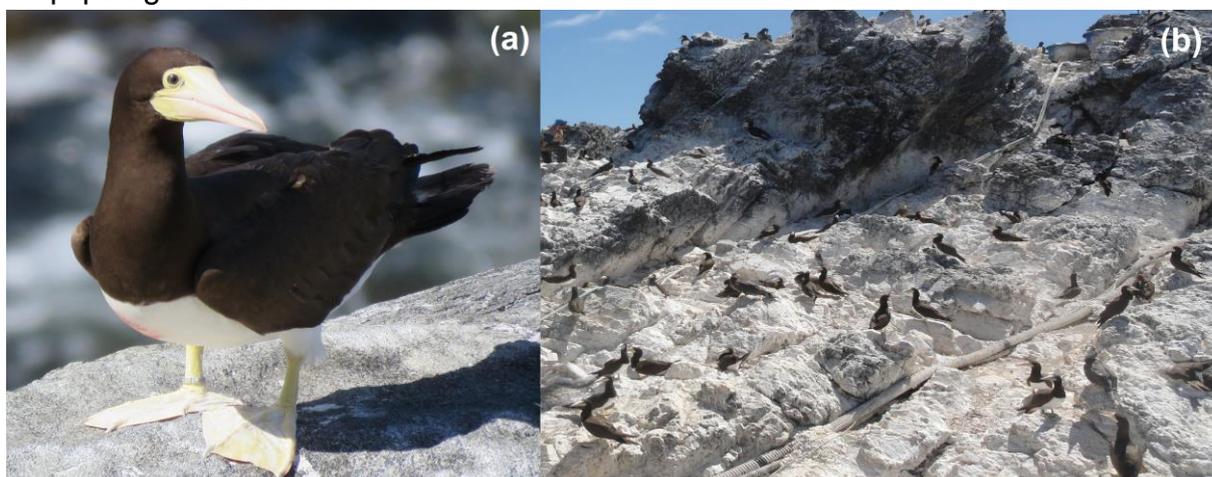
Aves marinhas são espécies que dependem do ambiente marinho em pelo menos parte de suas vidas (VOTIER; SHERLEY, 2017) e que, apesar da alta mobilidade, são altamente filopátricas à colônia natal e/ou reprodutiva (SCHREIBER; BURGER, 2001). Devido à adaptação e especialização às condições do entorno das colônias, as espécies podem apresentar diferenciação populacional mesmo entre colônias proximamente localizadas (NUNES; BUGONI, 2018; DANCKWERTS *et al.*, 2021). Dessa forma, a otimização da exploração dos recursos ao redor das áreas reprodutivas faz com que a adaptação local seja um dos potenciais mecanismos de isolamento populacional de aves marinhas (FRIESEN; BURG; MCCOY, 2007; FRIESEN, 2015), embora aspectos históricos também influenciem na estruturação populacional do grupo (LOMBAL *et al.*, 2020). Adicionalmente, tais processos tornam as aves marinhas indicadoras de variabilidade espacial dos recursos alimentares (ROBINETTE *et al.*, 2007), de modo que as informações da dieta e suas variações entre colônias podem contribuir para compreender o papel do ambiente como promotor de diversidade no grupo.

O atobá-marrom (*Sula leucogaster* - Boddaert, 1783) (Fig. 1a) é uma ave estritamente marinha da família Sulidae, amplamente distribuída em todas as bacias oceânicas em regiões tropicais e subtropicais (NELSON, 2005). Assim como outras aves marinhas, a espécie apresenta forte filopatria natal (SCHREIBER; BURGER, 2001) e forrageiam no entorno da colônia (*central-place foragers*) (NELSON, 2005). A espécie é piscívora e explora presas disponíveis no entorno da colônia de forma oportunista (CASTILLO-GUERRERO *et al.*, 2016; NUNES; BERTRAND; BUGONI, 2018), inclusive descartes provenientes de atividades pesqueiras (SCHREIBER; NORTON, 2020). Portanto, a dieta está possivelmente relacionada à disponibilidade e abundância de presas no entorno das colônias, fatores promovidos pela heterogeneidade do ambiente (MANCINI; HOBSON; BUGONI, 2014).

O atobá-marrom apresenta marcada estrutura filogeográfica em escala global e pode apresentar diferenciação populacional em escala regional. As populações basais do atobá-marrom habitam a região nordeste do Oceano Pacífico e historicamente se dispersaram para os Oceanos Índico e Atlântico, sucessivamente, onde se estabeleceram as populações mais recentes (MORRIS-POCOCK; ANDERSON; FRIESEN, 2011). No Brasil, as colônias da espécie estão expostas a condições ambientais variadas que geram diferentes pressões seletivas, alterando o

fluxo gênico mesmo entre colônias próximas. Nunes e Bugoni (2018) identificaram que as colônias situadas sobre a plataforma continental estão sob condições ambientais semelhantes e mantêm o fluxo gênico entre elas, enquanto colônias fora da plataforma continental apresentam um maior fluxo gênico entre si. Já no Arquipélago de São Pedro e São Paulo (SPSP) (Fig. 1b), a população encontra-se geneticamente isolada, apresentando indivíduos maiores e com maior massa corporal em comparação com as demais colônias (NUNES; MANCINI; BUGONI, 2017), fator associado à forte competição por espaço de nidificação no arquipélago (NUNES; BERTRAND; BUGONI, 2018).

Figura 1 - (a) Atobá-marrom (*Sula leucogaster*); (b) Colônia de *S. leucogaster* no Arquipélago de São Pedro e São Paulo.



Fotos: Guilherme Tavares Nunes

A realização de estudos que procuram comparar hábitos alimentares de uma espécie através de diferentes regiões geográficas contribui para identificar fatores associados a mudanças no comportamento alimentar e potenciais repercussões em sua história de vida (LOZANO; MOLEÓN; VIRGÓS, 2006). A obtenção de informações da dieta de aves marinhas é facilitada, pois regurgitam espontaneamente o alimento ingerido em situações de estresse (MALLET-RODRIGUES, 2010). Mesmo parcialmente digeridas, as presas podem ser identificadas em nível de espécie, mas a técnica é limitante por conta da curta janela temporal representada (*i.e.* última alimentação) (SCHREIBER; BURGER, 2001). O uso de isótopos estáveis é uma alternativa complementar à análise de material regurgitado (a partir daqui referido apenas como “regurgito”), pois podem atuar como marcadores naturais de posição trófica (*i.e.*  $\delta^{15}\text{N}$ ) e ambiente de alimentação (*i.e.*  $\delta^{13}\text{C}$ ) (FRY, 2006), como por exemplo, entre ambientes costeiros e oceânicos

(MAGOZZI *et al.*, 2017). Medidas isotópicas podem ser obtidas a partir de diferentes tecidos, os quais apresentam taxas de renovação distintas e, portanto, fornecem informações de janelas temporais mais amplas do que informações obtidas de regurgitos (DALERUM; ANGERBJÖRN, 2005; BOECKLEN *et al.*, 2011). Dessa forma, estudos de dieta considerando técnicas complementares, como as análises de regurgitos e de isótopos estáveis, podem fornecer informações mais acuradas sobre o uso de recursos alimentares (GARVEY; WHILES, 2017).

Nesse contexto, o presente estudo procurou avaliar a variação espacial da dieta do atobá-marrom no Oceano Atlântico sudoeste e testar o enquadramento das comunidades de presas em padrões biogeográficos pré-estabelecidos, ao utilizar a espécie como amostradora do ambiente marinho. Para isso, foram obtidos dados de regurgitos e de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio em trabalhos previamente publicados e em bancos de dados não publicados. Espera-se que a dieta da espécie apresente variações espaciais, considerando o gradiente ambiental na área de estudo analisada. Além disso, espera-se que os atobás-marrons sejam caracterizados como amostradores das comunidades de peixes ao longo do gradiente latitudinal analisado e, portanto, que a variabilidade de presas siga padrões biogeográficos.

## 1.1 OBJETIVOS

### 1.1.1 Objetivo Geral

Testar a associação da dieta do atobá-marrom (*Sula leucogaster*) no Brasil com modelos biogeográficos pré-estabelecidos.

### 1.1.2 Objetivos Específicos

- Compilar dados de regurgitos de *S. leucogaster* e testar diferenças de das presas entre colônias;
- Avaliar diferenças nas razões isotópicas de carbono e nitrogênio e estimar a sobreposição de nicho isotópico bidimensional entre populações de diferentes colônias;
- Analisar a associação da dieta de *S. leucogaster* com fatores geográficos, variáveis ambientais e agrupamentos genéticos;

- Relacionar as diferenças da dieta com modelos biogeográficos marinhos pré-estabelecidos.

## 2 MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 ÁREA DE ESTUDO

Os dados analisados no presente estudo provém de colônias de *S. leucogaster* localizadas desde as Ilhas Moleques do Sul (Moleques) (27° 51' S) até SPSP (0° 55' N), contemplando toda a distribuição de sítios reprodutivos da espécie no Brasil (SICK, 1997; BOTH; FREITAS, 2004) (Fig. 2). As colônias em ilhas costeiras como Moleques, Arquipélago dos Currais (Currais), Ilhas Cagarras (Cagarras), Ilha de Cabo Frio (Cabo Frio), Arquipélago de Santana (Santana) e Arquipélago dos Abrolhos (Abrolhos), localizam-se sobre a plataforma continental, distanciando-se de menos de 1km até 70 km do continente. Essas ilhas são influenciadas por águas de plataforma, como a Água Tropical e Água Subantártica de Plataforma (somente em Moleques), além de descarga de rios (PIOLA *et al.*, 2000) e processos de ressurgência (*i.e.* Cabo Frio) (VALENTIN, 2001). Fora da plataforma continental, o Arquipélago de Fernando de Noronha (Noronha), Atol das Rocas (Rocas) e SPSP distanciam-se de 200 a 1000 km da costa, com influência especialmente, da Corrente Sul Equatorial e da Corrente do Brasil, além da Subcorrente Sul-Equatorial em SPSP (RICHARDSON; WALSH, 1986; ARAUJO; CINTRA, 2009).

Figura 1 - Mapa de distribuição de *Sula leucogaster* no Brasil, e localização de colônias ao longo da costa. AB = Abrolhos; CA = Cagarras; CF = Cabo Frio; CU = Currais; FN= Noronha; MS = Moleques; RO = Rocas; SPSP = São Pedro e São Paulo; ST = Santana.



Fonte: modificado de BirdLife International (2021)

## 2.2 OBTENÇÃO E ANÁLISE DE DADOS

### 2.2.1 Material regurgitado

Os dados referentes aos regurgitos foram obtidos através de busca ativa e não sistemática de publicações (*i.e.* artigos, capítulos de livro e resumos de evento) e através da obtenção de dados brutos não publicados cedidos por pesquisadores. Em cada fonte de dados, foram extraídas informações quanto ao número de regurgitos amostrados, riqueza de espécies por colônia e abundância de presas em nível de espécie e família por colônia. Para fins de caracterização da dieta do atobá-marrom ao longo da área de estudo, foi elaborada uma lista de espécies consumidas e construída uma curva de acumulação de espécies a fim de organizar sistematicamente os dados obtidos.

Para as métricas descritivas de espécies e famílias de presas, foram calculadas a frequência de ocorrência (FO%) (Equação 1) e abundâncias relativas por colônia (ARC%) (Eq. 2) a partir da soma do número de presas de cada espécie ou família de todos os estudos por colônia. Para o cálculo de riqueza (R) e diversidade de espécies, utilizando o Índice de Shannon (diversidade alfa) (Eq. 3) (MAGURRAN, 2013), foram considerados os dados de ocorrência e abundância obtidas em cada estudo separadamente. Para todas as análises, em nível de espécie ou família, foram desconsideradas presas não identificadas até esses respectivos níveis, mesmo quando se constituíam nas únicas representantes de uma linhagem taxonômica. Além disso, não foram inclusas nas análises a presença de itens oriundos de canibalismo.

Equação 1 - Frequência de ocorrência (FO%)

$$FO\% = \frac{F_i}{C} \cdot 100$$

F = nº colônias em que a espécie/família (*i*) ocorreu  
C = total de colônias

Equação 2 - Abundância relativa por colônia (ARC%)

$$ARC\% = \frac{n_i}{N}$$

n = nº de presas da espécie/família *i*  
N = total de presas

Equação 3 - Índice de Shannon (H')

$$H' = - \sum_{i=1} (p_i)(\ln p_i)$$

ln = logaritmo natural  
 $p_i$  = abundância da espécie *i*

Para avaliar diferenças entre as comunidades de presas foram utilizadas abordagens estatísticas distintas e complementares. Devido ao problema relacionado às diferenças de esforços amostrais entre os estudos e bases de dados, a matriz de dados foi convertida em matriz binária (*i.e.* presença/ausência) para aplicação das análises. As distâncias pareadas entre as colônias foram estimadas com o índice beta-sim ( $\beta_{sim}$ ) (Eq. 4), o qual possui menor dependência da variação

de riqueza (KREFT; JETZ, 2010). O escalonamento multidimensional não-métrico (nMDS) foi utilizado para identificar, visualmente, padrões de similaridade através do índice Bray-Curtis entre as colônias e os critérios geográficos, genéticos e biogeográficos citados abaixo. Como teste de hipótese, foi realizada uma análise de variância permutacional (PERMANOVA) entre a matriz binária de espécies e os critérios de definição de grupos, assumindo a inexistência de diferença de dieta como hipótese nula (LEGENDRE; LEGENDRE, 2012).

Equação 4 - Índice  $\beta_{sim}$

$$\beta_{sim} = 1 - \frac{a}{\min(b, c) + a}$$

a = número de espécies compartilhadas

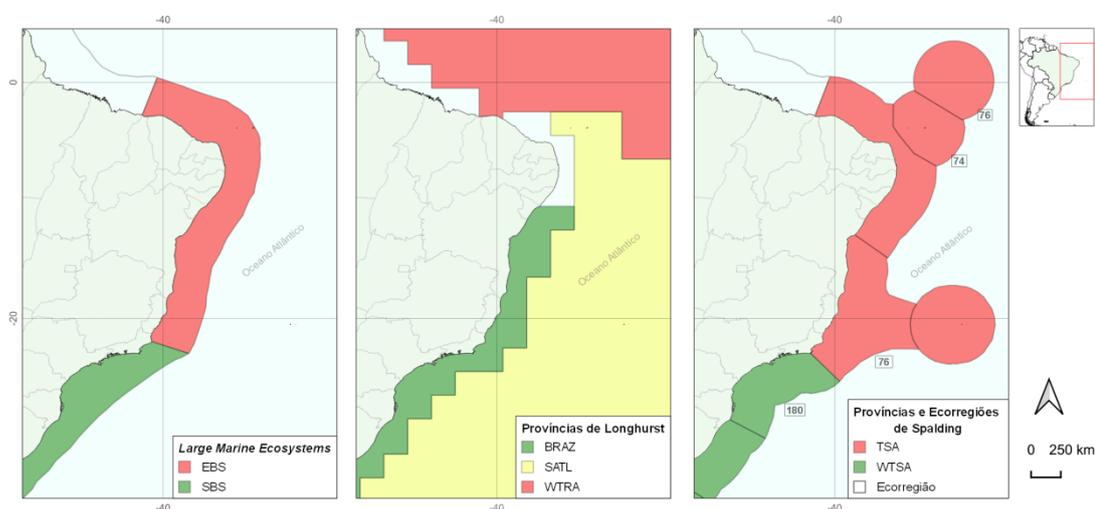
b, c = número de espécies exclusivas de cada colônia

Como critério geográfico, foi considerado a localização de cada colônia em relação à plataforma continental. Para critérios genéticos foram considerados arranjos de *clusters* identificados por Nunes e Bugoni (2018), de modo que o arranjo K=2 divide geneticamente as colônias em dois grupos (SPSP; e as demais) e o arranjo K=3, além do grupo SPSP, segrega as demais colônias nos grupos “Costeiro” (Moleques, Cagarras e Abrolhos) e “FN-Rocas” (Noronha e Rocas). Para fins de padronização, as demais colônias costeiras encontradas no estudo foram incluídas no grupo “Costeiro”.

Como critério biogeográfico, foram consideradas diferentes classificações do ambiente marinho: (i) as Províncias Biogeoquímicas de Longhurst *et al.*, (1995) (a partir daqui referidas como “Províncias de Longhurst”), (ii) *Large Marine Ecosystems* (referidas como “LME”) (SHERMAN, 1994); e (iii) as Províncias e Ecorregiões estabelecidas por Spalding *et al.* (2007) (a partir daqui referidas como “Províncias de Spalding” e “Ecorregiões de Spalding”, respectivamente). As Províncias de Longhurst foram delimitadas com base em perfis de clorofila- $\alpha$  (Chla), a qual é um *proxy* (estimador) de produtividade primária para regiões costeiras e oceânicas. As LME foram delimitadas a partir da caracterização de margens de bacias oceânicas baseadas em informações de batimetria, hidrografia, profundidade e populações troficamente ligadas, com ênfase em peixes, objetivando aplicação prática para manejo e conservação dos oceanos (SHERMAN, 1994). Já o zoneamento de

Spalding *et al.* (2007), foi desenvolvido a partir da revisão de classificações pré-existentes que combinam distribuição de *taxa* bentônicos e pelágicos ou múltiplos fatores oceanográficos e geomorfológicos (*i.e.* ilhas, dinâmica de correntes, ressurgências e salinidade) , realizando ajustes de acordo com limites geopolíticos. Essas diferentes classificações geraram limites distintos na costa brasileira (Fig. 3).

Figura 3 – Zoneamentos biogeográficos da costa brasileira de acordo com as *Large Marine Ecosystems* (LME), Províncias de Longhurst e Províncias e Ecorregiões de Spalding. **Zonas biogeográficas:** SBS15 = *South Brazilian Shelf*; EBS16 = *East Brazilian Shelf*; WTSA= *Warm Temperate Southwestern Atlantic*; TSA = *Tropical Southwestern Atlantic*; BRAZ = *Brazil Current Coastal Province*; SATL = *South Atlantic Gyral Province*; WTRA = *Western Tropical Atlantic Province*. Os números indicam a Ecorregião de Spalding.



Fonte: adaptado e modificado de Sherman (1994), Longhurst *et al.* (1995) e Spalding *et al.* (2007)

## 2.2.2 Isótopos estáveis

Foram utilizadas razões isotópicas de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) e nitrogênio ( $\delta^{15}\text{N}$ ) proveniente de amostras de sangue de *S. leucogaster* obtidas em publicações, relatórios técnicos e dados não publicados (Tab. 1). Diferenças univariadas entre as colônias foram testadas através do teste de Kruskal-Wallis, e Teste U de Mann-Witney como *post-hoc*. Adicionalmente, foi calculada a amplitude do nicho isotópico bidimensional para cada colônia amostrada, bem como a sobreposição dos nichos isotópicos através de elipses Bayesianas com o pacote SIBER (JACKSON *et al.*, 2011).

Os dados isotópicos também foram utilizados para geração de modelos lineares generalizados (GLM) para explicar métricas de nicho isotópico em relação às covariáveis ambientais de temperatura da superfície do mar (TSM) e clorofila- $\alpha$  (Chla) (*i.e. proxy* para produtividade primária). Os melhores modelos foram selecionados utilizando o Critério de Informação de Akaike (AIC) e  $\Delta$ AIC (BURNHAM; ANDERSON, 2002). Caso os valores de  $\Delta$ AIC não fossem maiores do que dois, o modelo escolhido era o mais parcimonioso (com menos covariáveis). Para TSM e Chla de Moleques, Cagarras, Abrolhos, Rocas, Noronha e SPSP, foram utilizados os valores obtidos por Nunes *et al.* (2017). Para os demais sítios reprodutivos, os dados de TSM foram mensurados a partir das leituras oriundas do Programa Nacional de Boias (PNBOIA; MARINHA DO BRASIL, 2021), a partir das quais foi calculada a média de acordo com o período de informações disponíveis, considerando que não haviam informações de períodos correspondentes aos de amostragem de todos os estudos.

Tabela 1 – Fontes de dados referentes aos isótopos estáveis de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) e nitrogênio ( $\delta^{15}\text{N}$ ) compilados. AB = Abrolhos; CA = Cagarras; FN = Noronha; MS = Moleques; RO = Rocas; SPSP = São Pedro e São Paulo; ST = Santana.

| <b>Publicação</b>                    | <b>Colônia</b>   |
|--------------------------------------|------------------|
| Mancini <i>et al.</i> (2014)         | AB, FN, RO, SPSP |
| Nunes e Bugoni (2018)                | MS, CA           |
| Nunes <i>et al.</i> (2018)           | SPSP             |
| Rede Rio Doce Mar (2019)             | AB               |
| Bighetti <i>et al.</i> (2021)        | ST               |
| Mancini, P.L. (dados não publicados) | ST               |

Fonte: autora (2021)

Todas as análises do presente trabalho foram realizadas no software R (R CORE TEAM, 2020), com utilização dos seguintes pacotes de manipulação, análise de dados: *vegan* (OKSANEN *et al.*, 2020), *FSA* (OGLE, WHEELER, DINNO, 2021), *viridis* (GARNIER, 2018) *tidyverse* (WICKHAM *et al.*, 2019), *stringr* (WICKHAM, 2019), *dplyr* (WICKHAM *et al.*, 2020), *plyr* (WICKHAM, 2011), *betapart* (BASELGA *et al.*, 2020), *dendextend* (GALILI, 2015) e *ellipse* (MURDOCH; CHOW, 2020). Para elaboração de gráficos, foram utilizados os pacotes *ggplot2* (WICKHAM, 2016), *gridExtra* (AUGUIE, 2017), *ggdendro* (VRIES; RIPLEY, 2020) e *hrbrthemes* (RUDIS, 2020).

### 3 RESULTADOS

#### 3.1 MATERIAL REGURGITADO

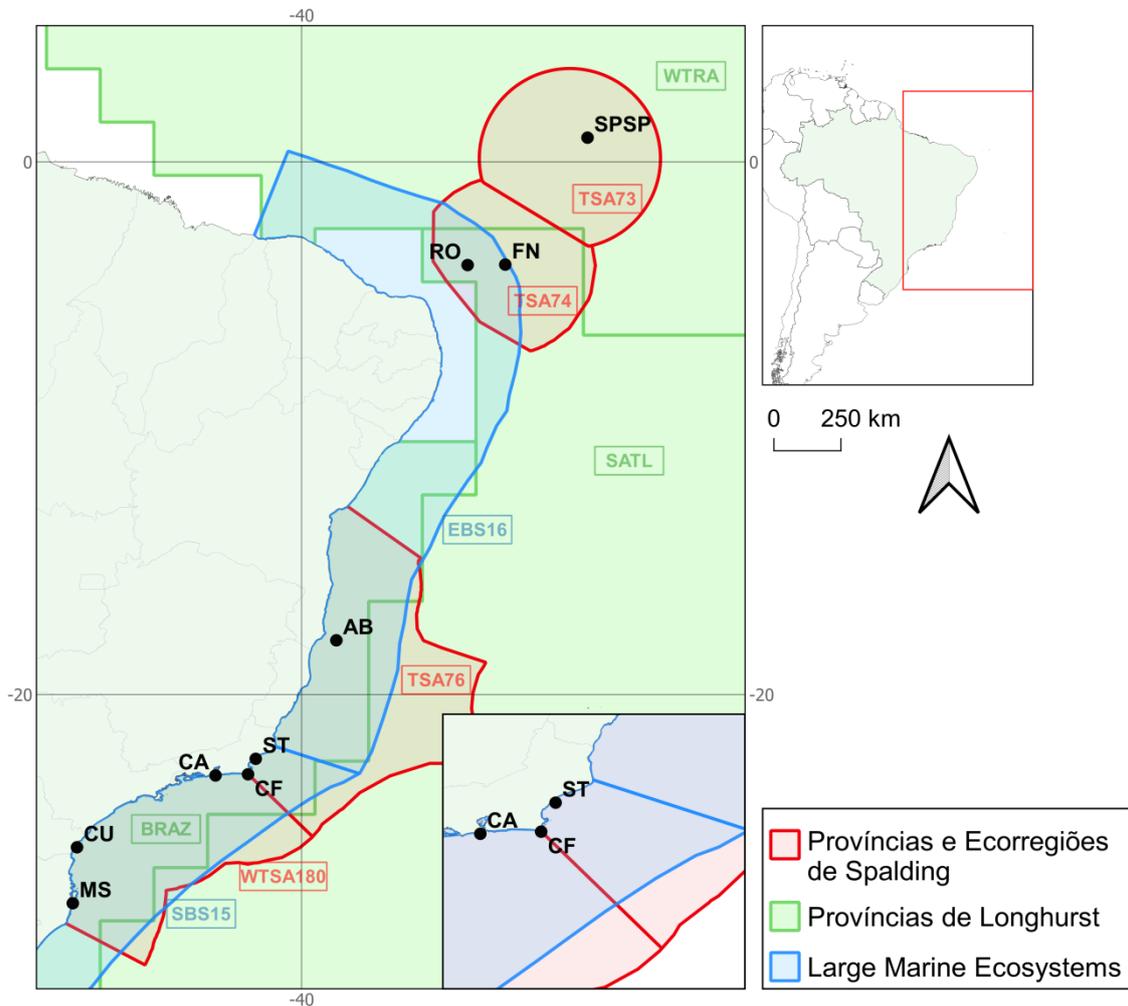
A partir da revisão bibliográfica, foram obtidas 12 fontes de dados, as quais correspondem a 11 trabalhos publicados entre 2003 a 2020, e um banco de dados não publicado (Tab. 2). As fontes de dados forneceram informações de material regurgitado proveniente de nove colônias localizadas entre Moleques e SPSP (Fig. 2), compreendendo toda a amplitude latitudinal da ocorrência de colônias no país (*i.e.* 27° 51'S a 0° 55' N). As colônias foram enquadradas em pelo menos dois zoneamentos biogeográficos distintos (Fig. 4). Considerando todos os estudos, foram compiladas as informações de 878 regurgitos, contabilizando 4272 presas pertencentes a 106 espécies, 43 famílias e 18 ordens (Apêndice - Tab. A1). Foram obtidos diferentes tamanhos amostrais entre os estudos, sendo que as colônias de Rocas e Moleques apresentaram os maiores números de presas, e Abrolhos e Noronha os menores (Fig. 5). Em relação aos estudos identificou-se crescimento no número de espécies de presas na curva de acumulação (Fig. 6).

Tabela 2 – Fontes de dados obtidas a partir da revisão por busca ativa e não sistemática em ordem cronológica. AB = Abrolhos; CA = Cagarras; CF = Cabo Frio; CU = Currais; FN= Noronha; MS = Moleques; RO = Rocas; SPSP = São Pedro e São Paulo; ST = Santana.

| <b>Publicação</b>           | <b>Tipo</b>                  | <b>Colônia</b> |
|-----------------------------|------------------------------|----------------|
| Kohlrausch,(2003)           | tese de doutorado            | MS, RO, SPSP   |
| Krul (2004)                 | capítulo de livro            | CU             |
| Coelho <i>et al.</i> (2004) | capítulo de livro            | CF             |
| Alves <i>et al.</i> (2004)  | capítulo de livro            | AB             |
| Branco <i>et al.</i> (2005) | artigo científico            | MS             |
| Torres <i>et al.</i> (2012) | resumo publicado em evento   | CA             |
| Mancini (2013)              | tese de doutorado            | AB, FN, RO     |
| Mancini e Bugoni (2014)     | artigo científico            | SPSP           |
| Valim <i>et al.</i> (2018)  | resumo publicado em evento   | ST             |
| Nunes <i>et al.</i> (2018)  | artigo científico            | SPSP           |
| Rede Rio Doce Mar (2019)    | relatório técnico            | AB             |
| Bertrand, S.                | banco de dados não publicado | FN             |

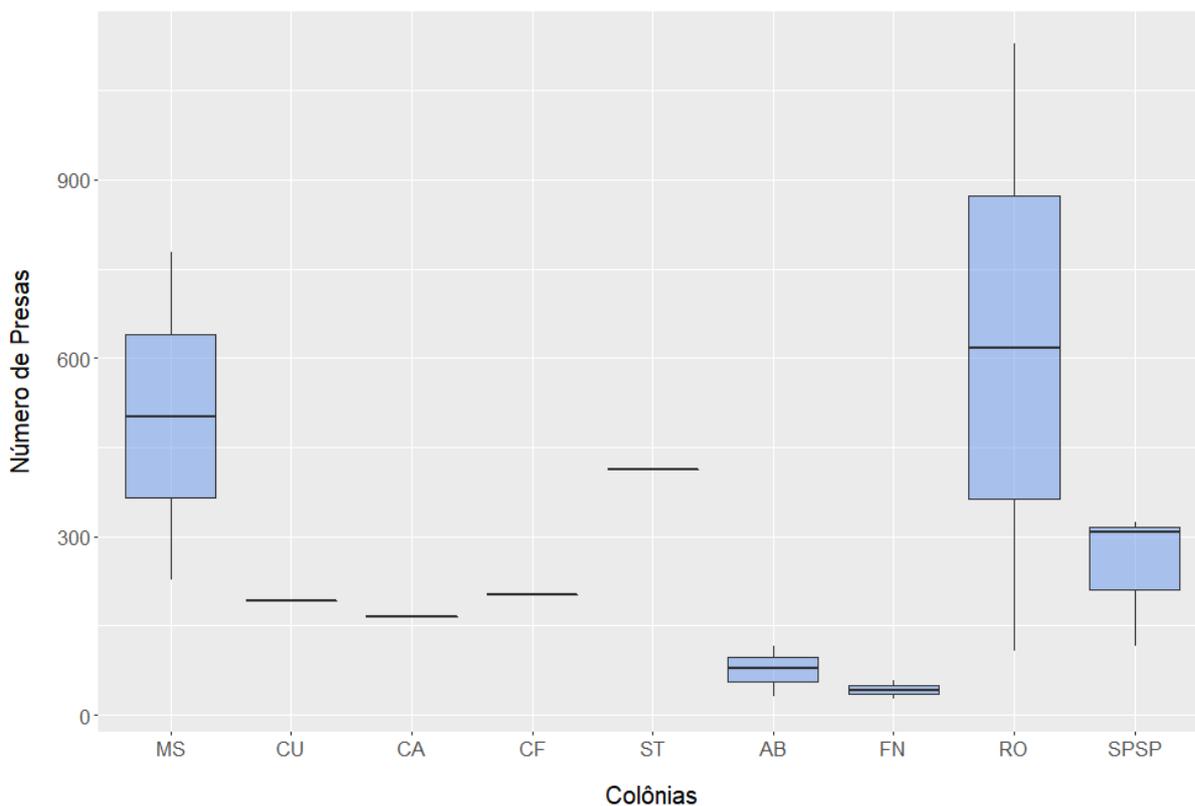
Fonte: autora (2021)

Figura 4 – Enquadramento das colônias em zoneamentos biogeográficos marinhos conforme as Províncias Biogeográficas de Longhurst *et al.* (1995), *Large Marine Ecosystems* (LME) (SHERMAN, 1994) e Províncias e Ecorregiões de Spalding *et al.* (2007). **Colônias de *Sula leucogaster***: MS = Moleques; CU = Currais; CA = Cagarras; CF = Cabo Frio; ST = Santana; AB = Abrolhos; FN= Noronha; RO = Rocas; SPSP = São Pedro e São Paulo. **Zonas biogeográficas**: SBS15 = *South Brazilian Shelf*; EBS16 = *East Brazilian Shelf*; WTSA= *Warm Temperate Southwestern Atlantic*; TSA = *Tropical Southwestern Atlantic*; BRAZ = *Brazil Current Coastal Province*; SATL = *South Atlantic Gyral Province*; WTRA = *Western Tropical Atlantic Province*.



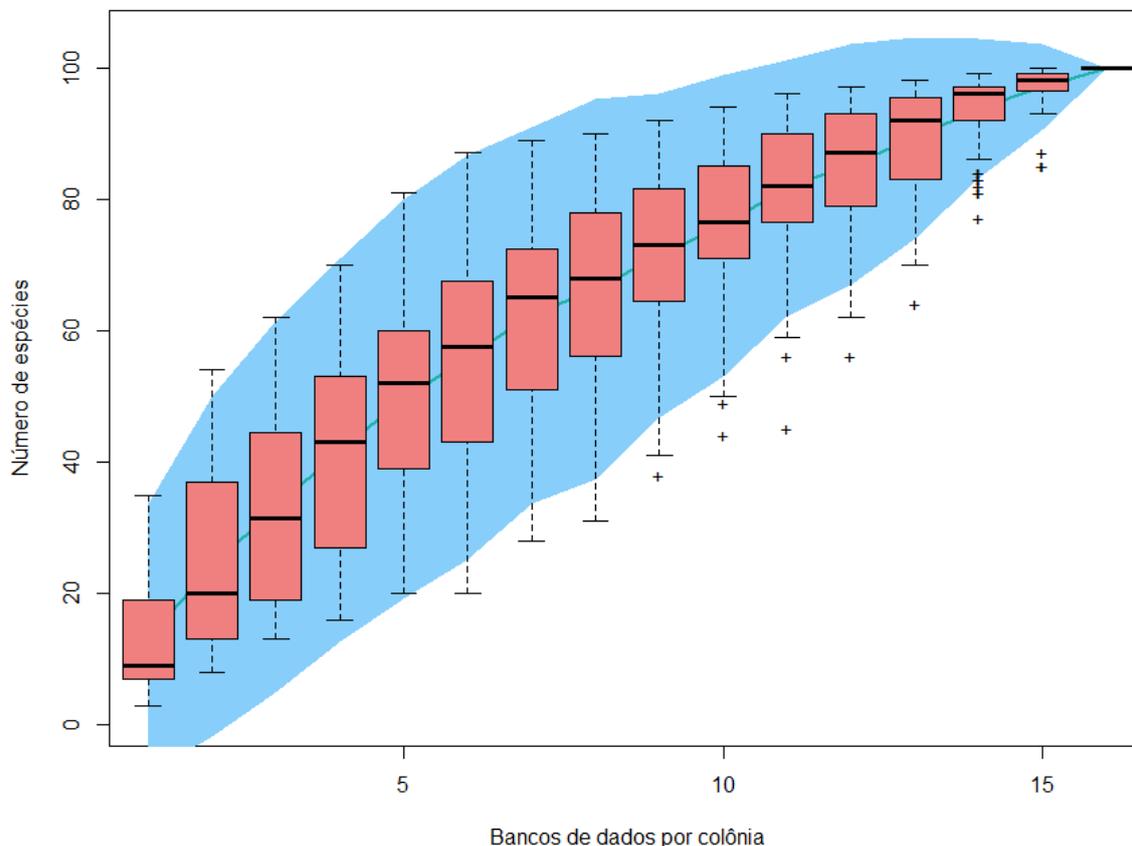
Fonte: autora (2021)

Figura 5 – Número de presas de *Sula leucogaster* obtidas para cada colônia considerando todas as fontes de dados consultadas. As colônias estão dispostas em ordem latitudinal decrescente. MS = Moleques; CU = Currais; CA = Cagarras; CF = Cabo Frio; ST = Santana; AB = Abrolhos; FN= Noronha; RO = Rocas; SPSP = São Pedro e São Paulo.



Fonte: autora (2021)

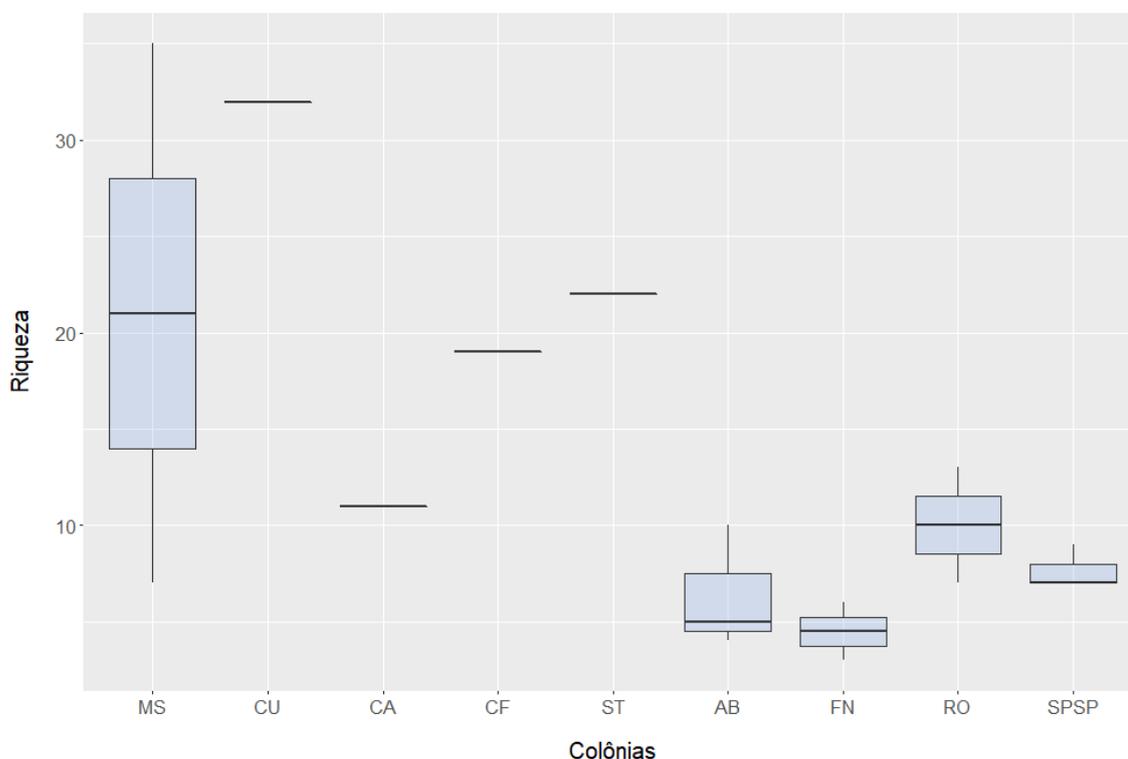
Figura 6 - Curva de acumulação de espécies de presas consumidas por *Sula leucogaster* no Brasil, considerando todas as fontes de dados obtidas para cada colônia.



Fonte: autora (2021)

Para análises em nível de espécie foram consideradas 3728 presas pertencentes a 100 espécies. Em relação à riqueza (R), Moleques apresentou o maior número de espécies (n=39), e Noronha o menor (n=8) (Fig. 7). As espécies mais frequentes, considerando todas as colônias, foram *Sardinella brasiliensis* e *Harengula clupeola* (FO = 55,55%), seguidas por *Micropogonias furnieri*, *Ctenosciaena gracilicirrhus*, *Pellona harroweri*, *Hirundichthys affinis*, *Cetengraulis edentulus* e *Opisthonema oglinum* (FO= 44,44%). Os resultados demonstraram ainda que, entre as espécies com maior ARC, existem poucas semelhanças no arranjo de espécies das colônias ao sul de Abrolhos (Tab. 3).

Figura 7 - Riqueza de espécies de presas consumidas por *Sula leucogaster* nas colônias ao longo da costa brasileira. As colônias estão ordenadas em um gradiente latitudinal decrescente. MS = Moleques; CU = Currais; CA = Cagarras; CF = Cabo Frio; ST = Santana; AB = Abrolhos; FN= Noronha; RO = Rocas; SPSP = São Pedro e São Paulo.



Fonte: autora (2021)

Tabela 3 – Espécies de presas de *Sula leucogaster* com maior abundância absoluta (AC) e maior abundância relativa por colônia (ARC%). As colônias estão ordenadas em um gradiente latitudinal decrescente.

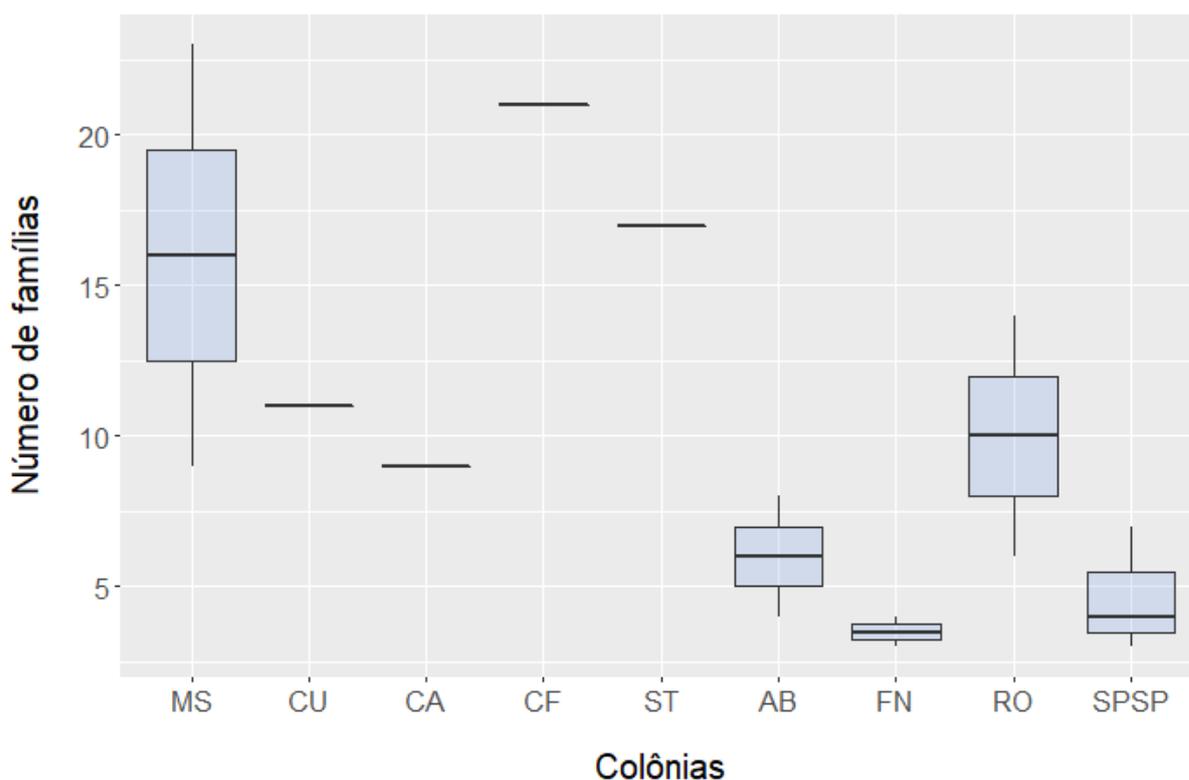
| Colônia         | Família        | Espécie                           | AC  | ARC%  |
|-----------------|----------------|-----------------------------------|-----|-------|
| <b>Moleques</b> | Engraulidae    | <i>Cetengraulis edentulus</i>     | 199 | 24,94 |
|                 | Sciaenidae     | <i>Paralonchurus brasiliensis</i> | 179 | 22,43 |
|                 | Sciaenidae     | <i>Isopisthus parvipinis</i>      | 65  | 8,15  |
|                 | Sciaenidae     | <i>Cynoscion striatus</i>         | 64  | 8,02  |
|                 | Batrachoididae | <i>Porichthys porosissimus</i>    | 55  | 6,89  |
| <b>Currais</b>  | Clupeidae      | <i>Sardinella brasiliensis</i>    | 30  | 15,71 |
|                 | Sciaenidae     | <i>Paralonchurus brasiliensis</i> | 26  | 13,61 |
|                 | Synodontidae   | <i>Synodus foetens</i>            | 25  | 13,09 |
|                 | Carangidae     | <i>Trachurus lathami</i>          | 24  | 12,57 |
|                 | Sciaenidae     | <i>Stellifer rastifer</i>         | 17  | 8,9   |
| <b>Cagarras</b> | Engraulidae    | <i>Cetengraulis edentulus</i>     | 63  | 39,62 |
|                 | Clupeidae      | <i>Harengula clupeola</i>         | 43  | 27,04 |

|                  |                  |                                    |     |       |
|------------------|------------------|------------------------------------|-----|-------|
|                  | Clupeidae        | <i>Brevoortia pectinata</i>        | 20  | 12,58 |
|                  | Clupeidae        | <i>Sardinella brasiliensis</i>     | 17  | 10,69 |
|                  | Carangidae       | <i>Decapterus punctatus</i>        | 6   | 3,77  |
| <b>Cabo Frio</b> | Batrachoididae   | <i>Porichthys porosissimus</i>     | 53  | 29,28 |
|                  | Carangidae       | <i>Trachurus lathami</i>           | 51  | 28,18 |
|                  | Sparidae         | <i>Pagrus pagrus</i>               | 15  | 8,29  |
|                  | Clupeidae        | <i>Harengula clupeola</i>          | 14  | 7,73  |
|                  | Engraulidae      | <i>Cetengraulis edentulus</i>      | 9   | 4,97  |
| <b>Santana</b>   | Pristigasteridae | <i>Chirocentrodon bleekermanus</i> | 93  | 28,7  |
|                  | Pristigasteridae | <i>Pellona harroweri</i>           | 50  | 15,43 |
|                  | Sciaenidae       | <i>Cynoscion guatacupa</i>         | 37  | 11,42 |
|                  | Batrachoididae   | <i>Porichthys porosissimus</i>     | 31  | 9,57  |
|                  | Sciaenidae       | <i>Paralonchurus brasiliensis</i>  | 29  | 8,95  |
| <b>Abrolhos</b>  | Hemiramphidae    | <i>Hemiramphus brasiliensis</i>    | 48  | 37,5  |
|                  | Carangidae       | <i>Caranx hippos</i>               | 15  | 11,72 |
|                  | Clupeidae        | <i>Opisthonema oglinum</i>         | 13  | 10,57 |
|                  | Exocoetidae      | <i>Paraexocoetus brachypterus</i>  | 13  | 10,57 |
|                  | Hemiramphidae    | <i>Hemiramphus balao</i>           | 11  | 8,59  |
| <b>Noronha</b>   | Clupeidae        | <i>Harengula clupeola</i>          | 57  | 83,82 |
|                  | Hemiramphidae    | <i>Euleptorhamphus velox</i>       | 3   | 4,41  |
|                  | Hemiramphidae    | <i>Oxyporhamphus micropterus</i>   | 2   | 2,94  |
|                  | Exocoetidae      | <i>Prognichthys gibbifrons</i>     | 2   | 2,94  |
|                  | Exocoetidae      | <i>Hirundichthys affinis</i>       | 1   | 1,47  |
| <b>Rocas</b>     | Malacanthidae    | <i>Malacanthus plumieri</i>        | 354 | 30,49 |
|                  | Clupeidae        | <i>Harengula clupeola</i>          | 210 | 18,09 |
|                  | Hemiramphidae    | <i>Oxyporhamphus micropterus</i>   | 198 | 17,05 |
|                  | Exocoetidae      | <i>Exocoetus volitans</i>          | 123 | 10,59 |
|                  | Exocoetidae      | <i>Cheilopogon cyanopterus</i>     | 75  | 6,46  |
| <b>SPSP</b>      | Exocoetidae      | <i>Exocoetus volitans</i>          | 353 | 49,16 |
|                  | Hemiramphidae    | <i>Oxyporhamphus micropterus</i>   | 186 | 25,91 |
|                  | Exocoetidae      | <i>Cheilopogon cyanopterus</i>     | 115 | 16,02 |
|                  | Ommastrephidae   | <i>Ommastrephes bartramii</i>      | 24  | 3,34  |
|                  | Exocoetidae      | <i>Prognichthys gibbifrons</i>     | 10  | 1,25  |

Fonte: autora (2021)

Para as análises em nível de família, foram consideradas 42 famílias e 4201 presas. O menor número de famílias foi registrado em Noronha (n=4) e o maior em Moleques (n=24) (Fig. 8).

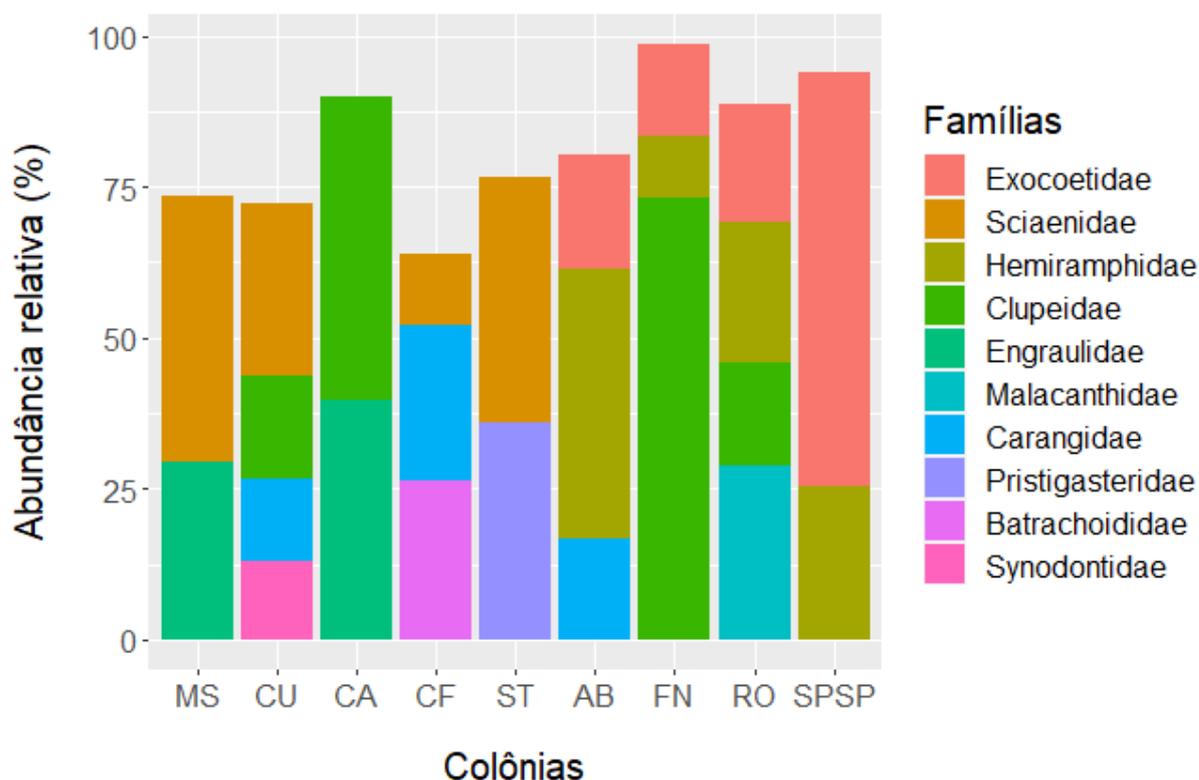
Figura 8 - Número de famílias de presas consumidas por *Sula leucogaster* em colônias brasileiras. As colônias estão ordenadas em um gradiente latitudinal decrescente. MS = Moleques; CU = Currais; CA = Cagarras; CF = Cabo Frio; ST = Santana; AB = Abrolhos; FN= Noronha; RO = Rocas; SPSP = São Pedro e São Paulo.



Fonte: autora (2021)

A família com maior frequência de ocorrência foi Clupeidae (FO= 88,88%) seguida por Scombridae, Sciaenidae, Hemirhamphidae, Engraulidae e Carangidae (FO = 66,66%). Em relação à ARC, houve ocorrências e abundâncias distintas em cada colônia (Fig. 9 e Tab.4).

Figura 9 – Famílias de presas consumidas por *Sula leucogaster* com abundância relativa (ARC) acima de 10% em cada colônia. As colônias estão ordenadas em um gradiente latitudinal decrescente. MS = Moleques; CU = Currais; CA = Cagarras; CF = Cabo Frio; ST = Santana; AB = Abrolhos; FN= Noronha; RO = Rocas; SPSP = São Pedro e São Paulo.



Fonte: autora (2021)

Tabela 4 - Abundância relativa por colônia (ARC) das famílias de presas consumidas por *Sula leucogaster*. MS = Moleques; CU = Currais; CA = Cagarras; CF = Cabo Frio; ST = Santana; AB = Abrolhos; FN= Noronha; RO = Rocas; SPSP = São Pedro e São Paulo. As colônias estão ordenadas em um gradiente latitudinal decrescente.

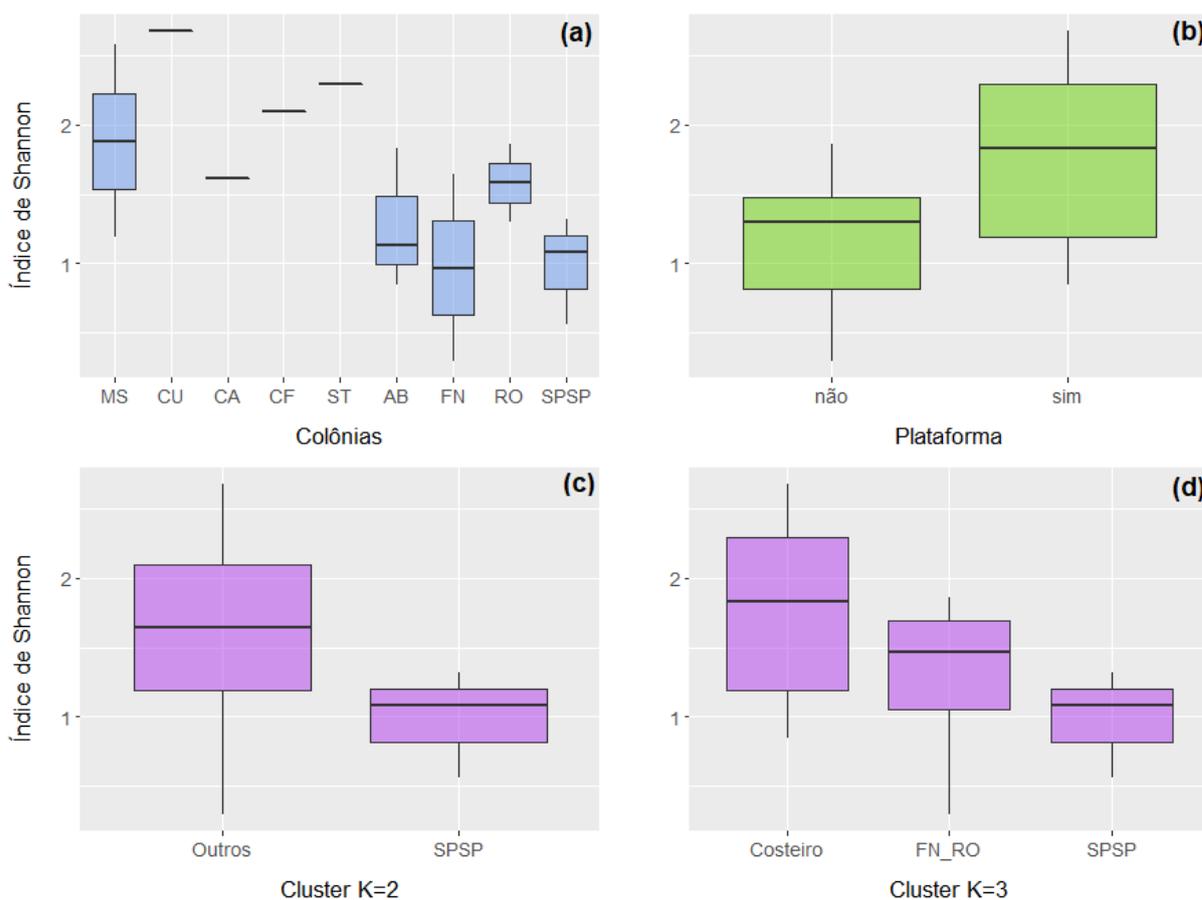
| ORDEM                    | FAMÍLIAS       | ARC%  |       |       |       |      |       |       |       |       |
|--------------------------|----------------|-------|-------|-------|-------|------|-------|-------|-------|-------|
|                          |                | MS    | CU    | CA    | CF    | ST   | AB    | FN    | RO    | SPSP  |
| <b>Decapoda</b>          | Solenoceridae  | 0,40  | 0     | 0     | 0,50  | 0    | 0     | 0     | 0     | 0     |
| <b>Myopsida</b>          | Loliginidae    | 5,19  | 0,52  | 0     | 2,48  | 0,50 | 0     | 0     | 0,08  | 0     |
| <b>Oegopsida</b>         | Ommastrephidae | 0     | 0     | 0     | 0     | 0    | 0     | 0     | 0,41  | 3,49  |
| <b>Atheriniformes</b>    | Atherinidae    | 0     | 0     | 0     | 0,50  | 0    | 0     | 0     | 0     | 0     |
| <b>Aulopiformes</b>      | Synodontidae   | 0,10  | 13,02 | 0     | 0     | 0,50 | 0     | 0     | 0     | 0     |
| <b>Batrachoidiformes</b> | Batrachoididae | 5,49  | 0     | 0     | 26,24 | 7,77 | 0     | 0     | 0     | 0     |
| <b>Beloniformes</b>      | Belonidae      | 0     | 0     | 0     | 0     | 0    | 2,03  | 0     | 0,08  | 0,13  |
|                          | Exocoetidae    | 0     | 0     | 0     | 0     | 0    | 18,78 | 15,38 | 19,80 | 68,50 |
|                          | Hemiramphidae  | 0,10  | 0     | 3,14  | 0     | 0    | 44,67 | 10,26 | 23,06 | 25,47 |
| <b>Bercyiformes</b>      | Holocentridae  | 0,10  | 0     | 0     | 0     | 0    | 0,51  | 0     | 1,87  | 0     |
| <b>Clupeiformes</b>      | Clupeidae      | 1,40  | 17,19 | 50,31 | 9,90  | 0,50 | 8,12  | 73,08 | 17,11 | 0     |
|                          | Engraulidae    | 29,27 | 9,38  | 39,62 | 4,46  | 2,01 | 5,58  | 0     | 0     | 0     |

|                          |                  |       |       |      |       |       |       |      |       |      |
|--------------------------|------------------|-------|-------|------|-------|-------|-------|------|-------|------|
|                          | Pristigasteridae | 1,30  | 2,08  | 0    | 0     | 35,84 | 2,54  | 0    | 0     | 0    |
| <b>Gadiformes</b>        | Phycidae         | 0,10  | 0     | 0    | 0     | 0     | 0     | 0    | 0     | 0    |
| <b>Mugiliformes</b>      | Mugilidae        | 1,70  | 0     | 0    | 0,50  | 0     | 0     | 0    | 0     | 0    |
| <b>Ophidiiformes</b>     | Ophidiidae       | 0     | 0     | 0    | 0,99  | 4,51  | 0     | 0    | 0     | 0    |
| <b>Perciformes</b>       | Bramidae         | 0     | 0     | 0    | 0     | 0     | 0     | 0    | 0,08  | 0    |
|                          | Carangidae       | 4,90  | 13,54 | 3,77 | 25,74 | 0     | 16,75 | 1,28 | 0     | 0    |
|                          | Coryphaenidae    | 0     | 0     | 0    | 0     | 0     | 0     | 0    | 0,24  | 0,80 |
|                          | Gempylidae       | 0     | 0     | 0    | 0,50  | 0     | 0     | 0    | 2,53  | 0,27 |
|                          | Gerreidae        | 0,10  | 9,90  | 0,63 | 0,50  | 0,50  | 0     | 0    | 0     | 0    |
|                          | Haemulidae       | 0,70  | 2,60  | 0    | 0     | 0     | 0     | 0    | 0,08  | 0    |
|                          | Malacanthidae    | 0     | 0     | 0    | 0     | 0     | 0     | 0    | 28,85 | 0    |
|                          | Mullidae         | 0,20  | 0     | 0    | 0,50  | 0     | 0     | 0    | 0     | 0    |
|                          | Nomeidae         | 0     | 0     | 0    | 0     | 0     | 0     | 0    | 0,73  | 0,40 |
|                          | Percophidae      | 0     | 0     | 0,63 | 1,98  | 0,25  | 0     | 0    | 0     | 0    |
|                          | Priacanthidae    | 0     | 0     | 0,63 | 0,99  | 0     | 0     | 0    | 0     | 0    |
|                          | Sciaenidae       | 44,16 | 28,65 | 0,63 | 11,88 | 40,60 | 0,51  | 0    | 0     | 0    |
|                          | Scombridae       | 1,10  | 2,60  | 0    | 0     | 0,25  | 0,51  | 0    | 0,57  | 0,94 |
|                          | Serranidae       | 0,20  | 0     | 0    | 0     | 0     | 0     | 0    | 0     | 0    |
|                          | Sparidae         | 0     | 0     | 0    | 7,43  | 1,00  | 0     | 0    | 0     | 0    |
|                          | Stromateidae     | 0     | 0     | 0    | 0     | 0,25  | 0     | 0    | 0     | 0    |
|                          | Trichiuridae     | 2,00  | 0     | 0    | 0,50  | 2,51  | 0     | 0    | 0     | 0    |
| <b>Pleuronectiformes</b> | Bothidae         | 0     | 0     | 0    | 1,98  | 0     | 0     | 0    | 0     | 0    |
|                          | Cynoglossidae    | 1,00  | 0,52  | 0    | 0,50  | 1,25  | 0     | 0    | 0     | 0    |
|                          | Paralichthyidae  | 0     | 0     | 0    | 0     | 1,25  | 0     | 0    | 0     | 0    |
| <b>Scorpaeniformes</b>   | Dactylopteridae  | 0     | 0     | 0,63 | 1,49  | 0     | 0     | 0    | 0,49  | 0    |
|                          | Triglidae        | 0,20  | 0     | 0    | 0,50  | 0,50  | 0     | 0    | 0     | 0    |
| <b>Sygnathiformes</b>    | Fistulariidae    | 0,10  | 0     | 0    | 0     | 0     | 0     | 0    | 0     | 0    |
| <b>Tetraodontiformes</b> | Balistidae       | 0,10  | 0     | 0    | 0     | 0     | 0     | 0    | 0     | 0    |
|                          | Diodontidae      | 0,10  | 0     | 0    | 0     | 0     | 0     | 0    | 0     | 0    |
|                          | Molidae          | 0     | 0     | 0    | 0     | 0     | 0     | 0    | 3,99  | 0    |

Fonte: autora (2021)

Nas análises referentes à diversidade alfa de espécies, o Índice de Shannon indicou valores maiores em Currais e Santana e menores em Abrolhos e SPSP (Fig. 10a). Ao relacionar a diversidade obtida em cada estudo com os critérios geográficos, genéticos e biogeográficos, foi possível observar que colônias fora da plataforma apresentaram diversidade menor em comparação às colônias sobre a plataforma continental (Fig. 10b). Já para os critérios genéticos, considerando o agrupamento de *cluster* K=2, SPSP apresentou diversidade menor em comparação ao restante das colônias (Fig. 10c) e para K=3, o agrupamento Costeiro apresentou os maiores valores, seguido pelo agrupamento FN-Rocas (Fig. 10d).

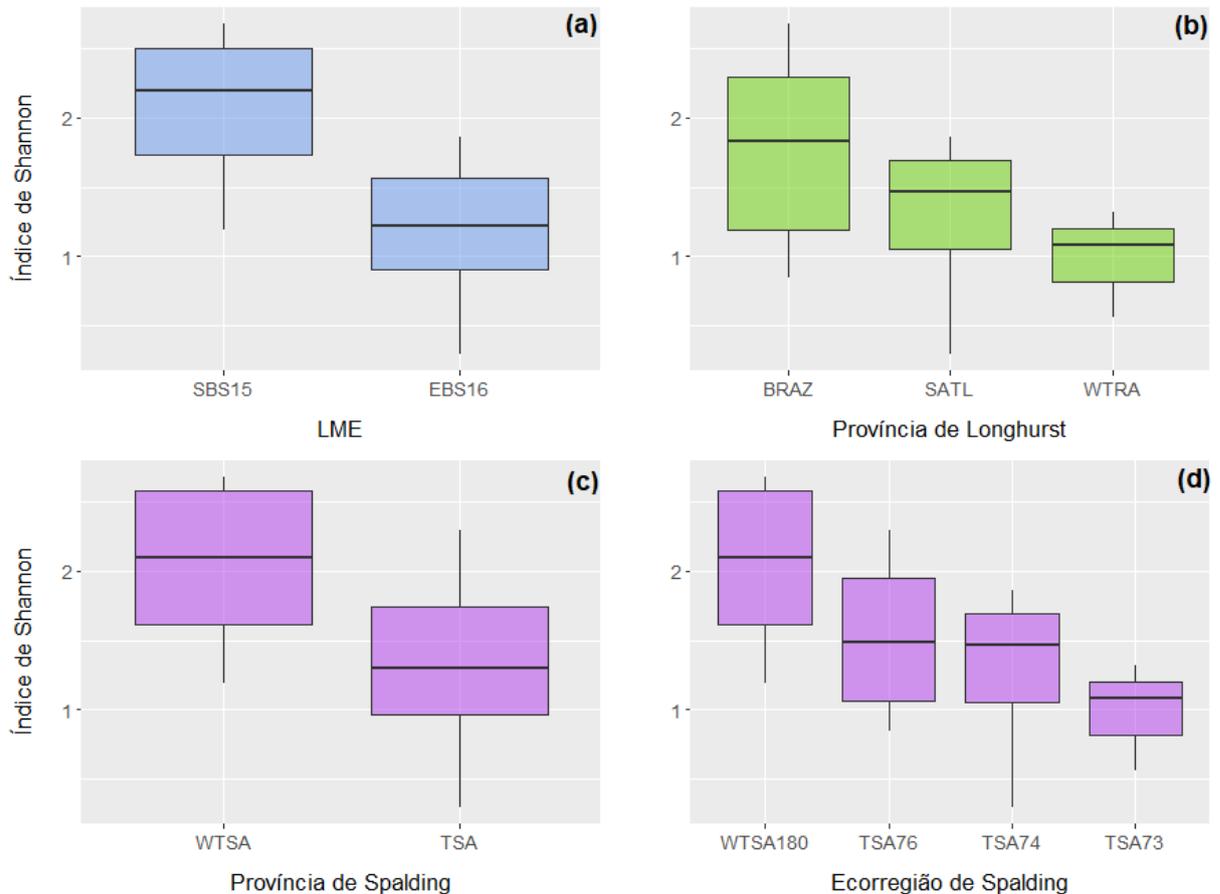
Figura 10 – (a) Índice de diversidade de Shannon das espécies de presas consumidas por *Sula leucogaster* entre as colônias; (b) Índice de Shannon de acordo com localização da colônia na plataforma continental (sim - sobre a plataforma) (não - fora da plataforma); (c) Índice de Shannon de acordo com o arranjo de *cluster* K=2; (d) Índice de Shannon de acordo com o arranjo de *cluster* K=3. MS = Moleques; CU = Currais; CA = Cagarras; CF = Cabo Frio; ST = Santana; AB = Abrolhos; FN= Noronha; RO = Rocas; SPSP = Arquipélago de São Pedro e São Paulo.



Fonte: autora (2021)

Em relação ao critério biogeográfico, para as LMEs o Índice de Shannon indicou maior diversidade na região SBS, que corresponde à porção sul dos limites estabelecidos para essa classificação (Fig. 11a). De forma semelhante, a província de Spalding ao sul do país (WTSA) também apresentou maior diversidade (Fig. 11c). Já para as províncias de Longhurst foram observados valores decrescentes de diversidade da província BRAZ para a província WTRA (Fig. 11b). Além dessas relações, as ecorregiões de Spalding TSA76 e TSA73, que correspondem às colônias Santana-Abrolhos e SPSP, respectivamente, apresentaram menor diversidade (Fig. 11d).

Figura 11 - Índice de diversidade de Shannon das espécies de presas consumidas por *Sula leucogaster* considerando a localização da colônia em relação à: (a) *Large Marine Ecosystems* (LME), (b) Províncias de Longhurst; (c) Províncias de Spalding e (d) Ecorregiões de Spalding. As zonas biogeográficas estão dispostas em um gradiente latitudinal decrescente. SBS15 = *South Brazilian Shelf*; EBS16 = *East Brazilian Shelf*; BRAZ = *Brazil Current Coastal Province*; SATL = *South America Atlantic Gyral Province*; WTRA = *Western Tropical Atlantic Province*; WTSA = *Warm Temperate Southwestern Atlantic*; TSA = *Tropical Southwestern Atlantic*.



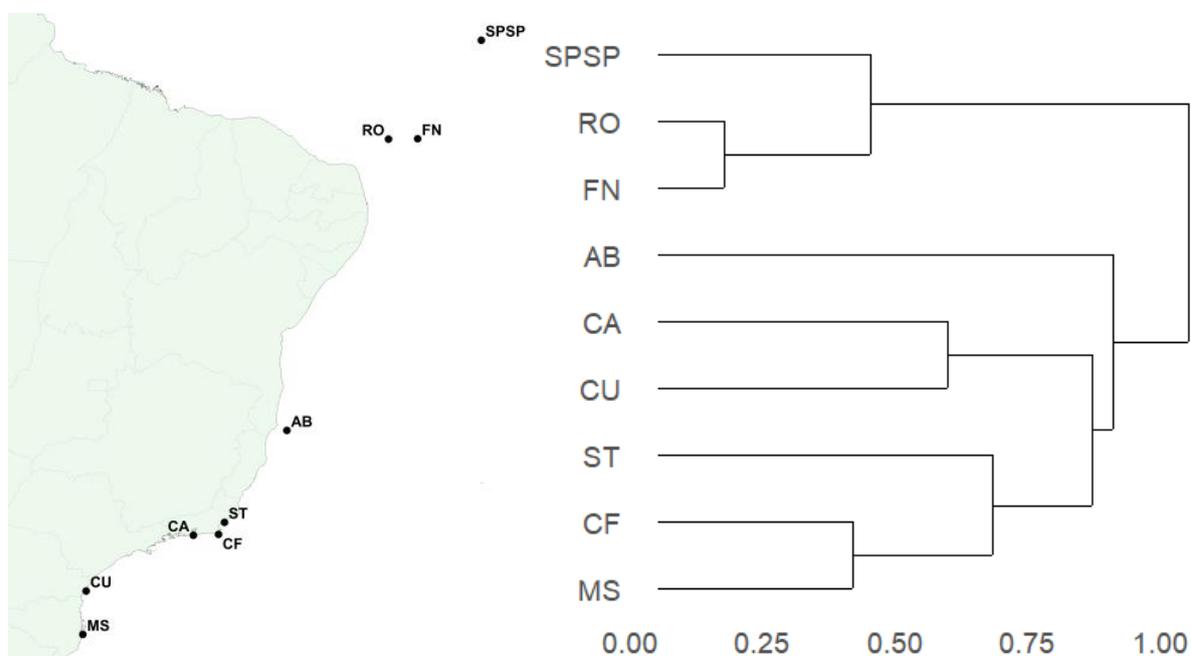
Fonte: autora (2021)

A dissimilaridade entre as colônias foi identificada através da matriz de distâncias calculada a partir do índice  $\beta_{sim}$  (Tab. 5), com posterior geração de um dendrograma o qual agrupou as colônias em dois grandes grupos: as colônias fora da plataforma (Noronha, Rocas e SPSP) e as colônias sobre a plataforma (Fig. 12).

Tabela 5 - Matriz de distâncias (abaixo da diagonal) baseada no índice beta-sim ( $\beta_{sim}$ ) da comunidade de presas consumidas por *Sula leucogaster*, a partir de dados de material regurgitado. Os valores variam de 0 (baixa dissimilaridade, comunidade idêntica) a 1 (alta dissimilaridade, nenhuma espécie em comum). Matriz de sobreposições pareadas de elipses Bayesianas (acima da diagonal) baseada em dados de isótopos estáveis de *Sula leucogaster* de colônias brasileiras calculadas através do pacote SIBER. Áreas calculadas consideram 95% dos dados.

|                 |                |                 |                  |                |                 |                |              |             |
|-----------------|----------------|-----------------|------------------|----------------|-----------------|----------------|--------------|-------------|
| <b>Moleques</b> | -              | 0,10            | -                | 0,98           | 0,00            | 0,00           | 0,00         | 0,14        |
| 0,59            | <b>Currais</b> | -               | -                | -              | -               | -              | -            | -           |
| 0,82            | 0,55           | <b>Cagarras</b> | -                | 0,20           | 0,87            | 0,00           | 0,00         | 0,97        |
| 0,37            | 0,74           | 0,55            | <b>Cabo Frio</b> | -              | -               | -              | -            | -           |
| 0,45            | 0,73           | 0,82            | 0,63             | <b>Santana</b> | 0,00            | 0,00           | 0,00         | 0,15        |
| 0,71            | 0,79           | 0,82            | 0,86             | 0,79           | <b>Abrolhos</b> | 0,89           | 1,50         | 2,23        |
| 1,00            | 0,88           | 0,88            | 0,88             | 1,00           | 0,88            | <b>Noronha</b> | 0,68         | 0,14        |
| 1,00            | 0,93           | 0,73            | 0,87             | 1,00           | 0,86            | 0,13           | <b>Rocas</b> | 0,36        |
| 1,00            | 1,00           | 1,00            | 1,00             | 1,00           | 0,86            | 0,25           | 0,40         | <b>SPSP</b> |

Figura 12 - Dendrograma gerado a partir da matriz de dissimilaridade do índice beta-sim ( $\beta_{sim}$ ) da comunidade de presas de *Sula leucogaster*, baseada em dados de material regurgitado. Os valores do eixo x variam de 0 (baixa dissimilaridade, comunidade idêntica) a 1 (alta dissimilaridade, nenhuma espécie em comum).



Fonte: autora (2021)

O teste de PERMANOVA agrupando a comunidade de presas com os critérios pré-definidos gerou resultados significativos para todas as comparações

(geográficos, genéticos e biogeográficos), considerando valor de significância  $p \leq 0,01$  (Tab. 6), exceto para o arranjo de *clusters* K=2. Além disso, foi observado maior  $p$ -valor para as Províncias de Spalding em relação aos demais zoneamentos biogeográficos

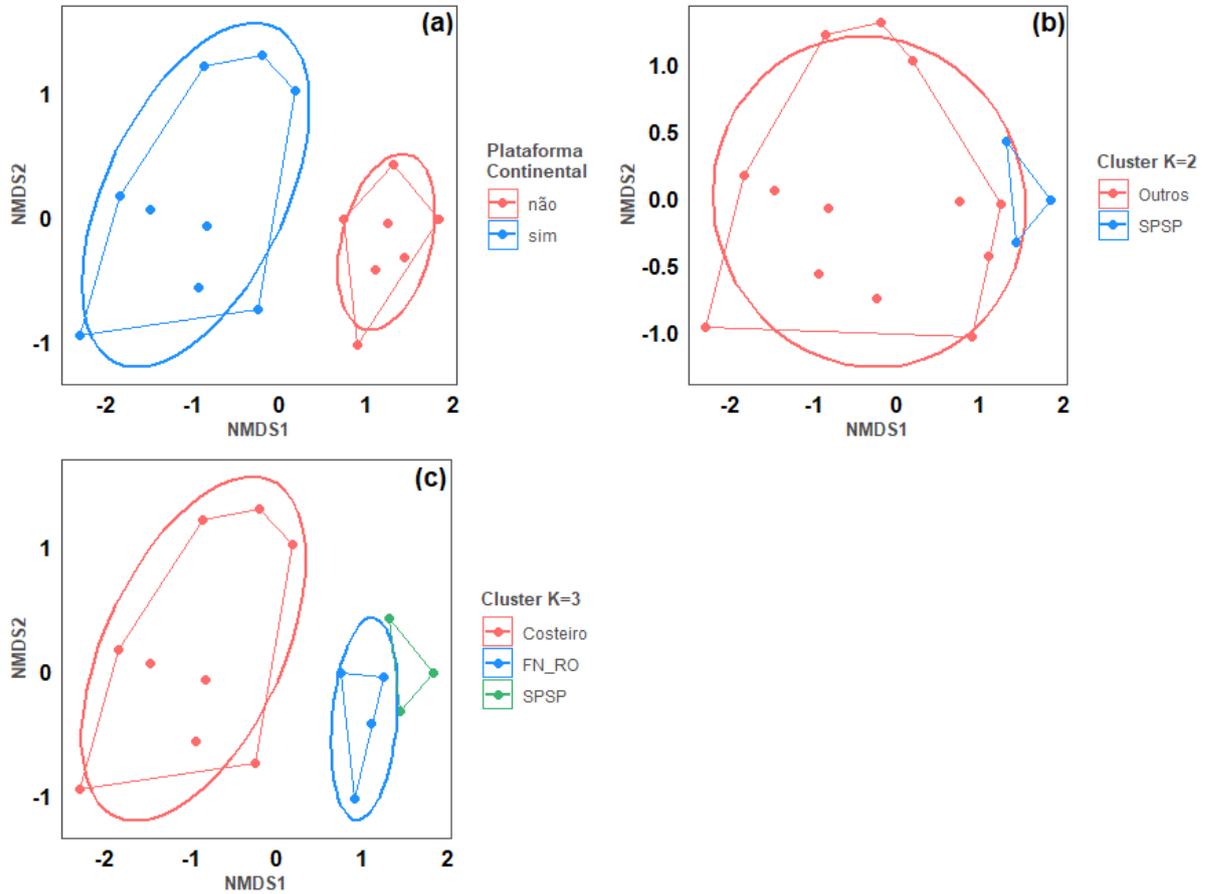
Tabela 6 – Resultado do teste de PERMANOVA da comunidade de espécies de presas de *Sula leucogaster* identificadas por estudo em relação aos critérios de definição de grupos (CDG) por 999 permutações. Valores significantes quando  $p \leq 0,01$ . LME = *Large Marine Ecosystems*.

| CDG                     | F    | p     |
|-------------------------|------|-------|
| LME                     | 4,79 | 0,002 |
| Ecorregiões de Spalding | 3,64 | 0,001 |
| Províncias de Spalding  | 3,29 | 0,007 |
| Províncias de Longhurst | 3,74 | 0,001 |
| Plataforma continental  | 6,56 | 0,001 |
| <i>Cluster</i> K=2      | 2,36 | 0,014 |
| <i>Cluster</i> K=3      | 3,74 | 0,001 |

Fonte: autora (2021)

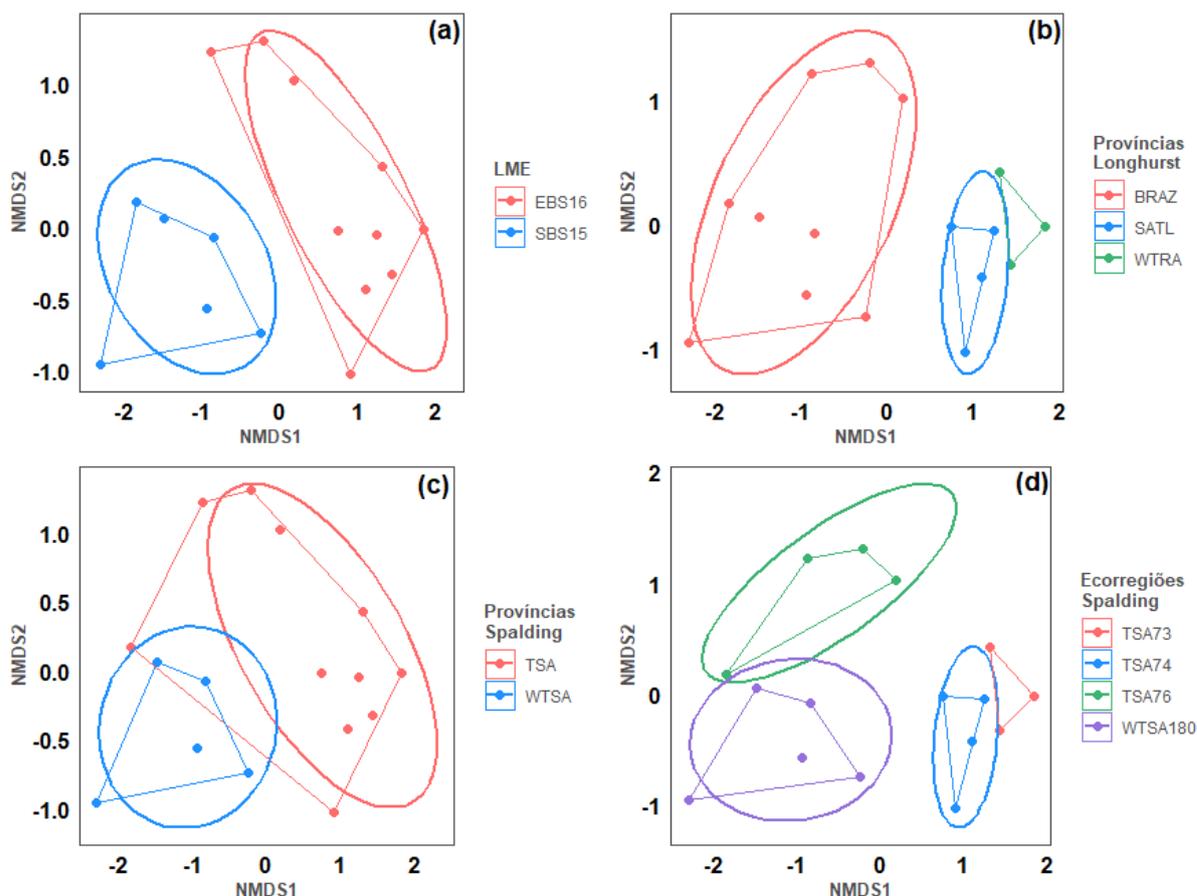
As diferenças na comunidade de presas entre os grupos também foram demonstradas de forma gráfica pelo espaço bidimensional fornecido pelo nMDS. O agrupamento das espécies foi bem definido para todos os critérios (Fig. 13 e 14), à exceção da delimitação das Províncias de Spalding, a qual apresentou sobreposição nas áreas do polígono convexo e elipses dos agrupamentos (Fig. 14c). O stress máximo resultante da análise foi 0,070, indicando que as distâncias no espaço bidimensional foram bem representadas.

Figura 13 - Gráfico de nMDS bidimensional considerando uma matriz binária da comunidade de presas consumidas por *Sula leucogaster* em relação a: (a) posicionamento das colônias sobre (sim) ou fora (não) da plataforma continental; agrupamentos genéticos K=2 (b) e K=3 (c). Os agrupamentos genéticos foram obtidos a partir de Nunes e Bugoni (2018).



Fonte: autora (2021)

Figura 14 - Gráfico de nMDS bidimensional considerando uma matriz binária da comunidade de presas consumidas por *Sula leucogaster* em relação ao enquadramento de cada colônia nos seguintes zoneamentos biogeográficos: (a) *Large Marine Ecosystems* (LME); (b) Províncias de Longhurst; (c) Províncias de Spalding; (d) Ecorregiões de Spalding. SBS15 = *South Brazilian Shelf*; EBS16 = *East Brazilian Shelf*; BRAZ = *Brazil Current Coastal Province*; SATL = *South America Atlantic Gyral Province*; WTRA = *Western Tropical Atlantic Province*; WTSA = *Warm Temperate Southwestern Atlantic*; TSA = *Tropical Southwestern Atlantic*.



Fonte: autora (2021)

### 3.2 ISÓTOPOS ESTÁVEIS

As médias das razões isotópicas de carbono e nitrogênio obtidos das fontes de dados variaram de -17,67‰ em Cagarras a -16,49‰ em Noronha para  $\delta^{13}\text{C}$ , e de 9,91‰ em Noronha a 14,32‰ em Santana para  $\delta^{15}\text{N}$  (Tab. 7).

Tabela 7 – Métricas de valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  de *Sula leucogaster* para cada colônia, ordenadas em um gradiente latitudinal decrescente. n = número de amostras obtidas em cada local; dp = desvio padrão.

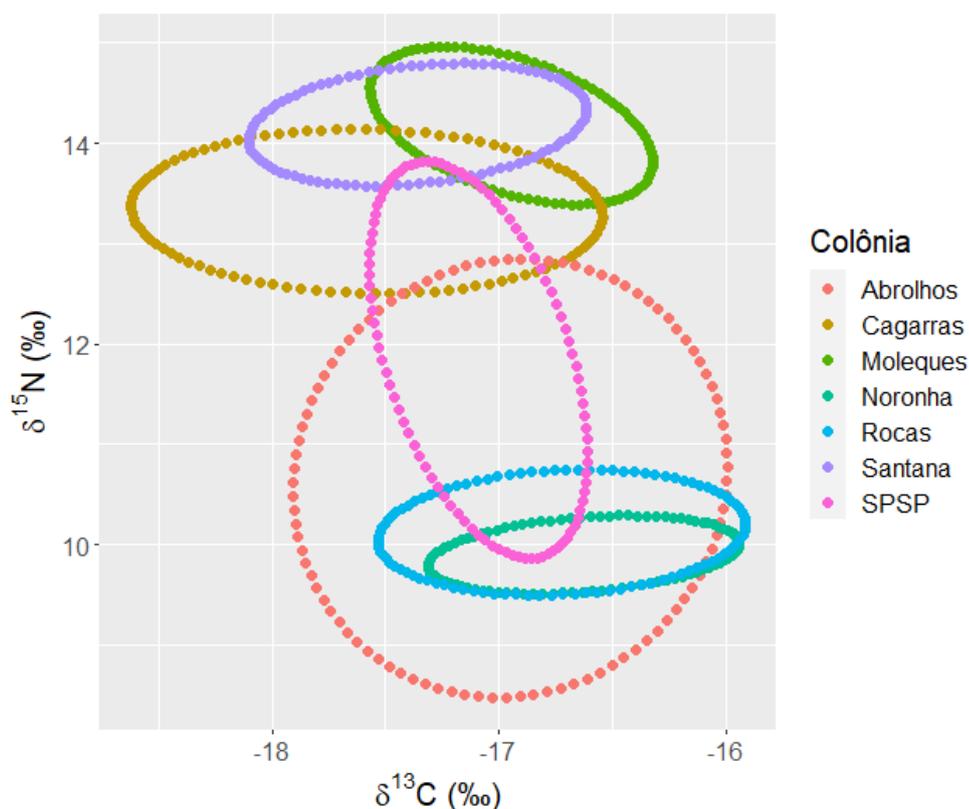
| Colônias        | n   | $\delta^{13}\text{C}$ |        |        | $\delta^{15}\text{N}$ |       |       |
|-----------------|-----|-----------------------|--------|--------|-----------------------|-------|-------|
|                 |     | média $\pm$ dp        | min    | máx    | média $\pm$ dp        | min   | máx   |
| <b>Moleques</b> | 18  | -16,99 $\pm$ 0,22     | -17,38 | -16,55 | 14,12 $\pm$ 0,29      | 13,23 | 14,67 |
| <b>Cagarras</b> | 27  | -17,67 $\pm$ 0,41     | -18,21 | -16,72 | 13,03 $\pm$ 0,34      | 12,25 | 13,71 |
| <b>Santana</b>  | 102 | -17,25 $\pm$ 0,34     | -17,96 | -16,68 | 14,32 $\pm$ 0,31      | 13,41 | 14,97 |
| <b>Abrolhos</b> | 43  | -16,89 $\pm$ 0,52     | -18,56 | -15,93 | 10,80 $\pm$ 0,95      | 8,63  | 12,21 |
| <b>Noronha</b>  | 27  | -16,49 $\pm$ 0,24     | -17,00 | -15,79 | 9,91 $\pm$ 0,19       | 9,59  | 10,41 |
| <b>Rocas</b>    | 28  | -16,81 $\pm$ 0,30     | -17,41 | -16,17 | 9,98 $\pm$ 0,29       | 9,59  | 10,67 |
| <b>SPSP</b>     | 127 | -17,11 $\pm$ 0,19     | -17,52 | -16,62 | 11,88 $\pm$ 0,88      | 10,01 | 13,33 |

Fonte: autora (2021)

As diferenças univariadas entre os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  das colônias foram significativas ( $p \leq 0,01$ ). As diferenças pareadas entre as colônias, resultaram apenas em diferenças não-significativas de  $\delta^{15}\text{N}$  entre Noronha e Rocas ( $p=0,42$ ). Para  $\delta^{13}\text{C}$  foram identificados diferenças não-significativas entre Moleques e Abrolhos ( $p=0,27$ ), Moleques e Rocas ( $p=0,03$ ), Moleques e SPSP ( $p=0,03$ ) e entre Abrolhos e Rocas ( $p=0,40$ ). Os valores também foram significativos entre  $\delta^{15}\text{N}$  e os critérios geográficos, genéticos e biogeográficos, com exceção das diferenças entre as Ecorregiões de Spalding WTS180 e TSA76 ( $p=0,02$ ), que correspondem ao grupo de colônias Moleques-Cagarras e Santana-Abrolhos, respectivamente.

Foi observada baixa sobreposição de nicho isotópico de Noronha e Rocas em relação ao restante das colônias, à exceção de SPSP e Abrolhos. De forma semelhante, Abrolhos apresentou a maior área de elipse e maiores sobreposições com Cagarras e SPSP (Tab. 5, Fig. 15).

Figura 15 – Elipses Bayesianas geradas a partir de razões isotópicas de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) e nitrogênio ( $\delta^{15}\text{N}$ ) de amostras de sangue de *Sula leucogaster*. Elipses geradas no pacote SIBER (Jackson *et al.* 2011) compreendem 95% dos dados.



Fonte: autora (2021)

Para explicar as métricas de nicho isotópico em relação às covariáveis ambientais de TSM e Chla, foram elaborados quatro modelos (GLMs) concorrentes para carbono e nitrogênio. Para  $\delta^{13}\text{C}$ , o melhor modelo foi considerado a combinação de Chla+TSM (Tab. 8), e para  $\delta^{15}\text{N}$  foi o modelo considerando a interação de fatores Chla\*TSM (Tab.9).

Tabela 8 – Resultados dos modelos de GLM entre  $\delta^{13}\text{C}$  e variáveis ambientais de temperatura da superfície do mar (TSM) e clorofila- $\alpha$  (Chla).

| <b>Modelo</b>                                       | <b>AIC</b> | <b><math>\Delta\text{AIC}</math></b> |
|---|------------|--------------------------------------|
| $\delta^{13}\text{C}\sim\text{Chla} + \text{TSM}$   | 322,85     | 0                                    |
| $\delta^{13}\text{C}\sim(\text{Chla} * \text{TSM})$ | 324,85     | 2                                    |
| $\delta^{13}\text{C}\sim\text{Chla}$                | 331,22     | 8,37                                 |
| $\delta^{13}\text{C}\sim\text{TSM}$                 | 350,29     | 27,44                                |

Fonte: autora (2021)

Tabela 9 – Resultados dos modelos de GLM entre  $\delta^{15}\text{N}$  e variáveis ambientais de temperatura da superfície do mar (TSM) e clorofila- $\alpha$  (Chla).

| <b>Modelo</b>                                     | <b>AIC</b> | <b><math>\Delta\text{AIC}</math></b> |
|---|------------|--------------------------------------|
| $\delta^{15}\text{N}\sim(\text{Chla}*\text{TSM})$ | 1000,8     | 0                                    |
| $\delta^{15}\text{N}\sim\text{Chla}$              | 1038,3     | 37,6                                 |
| $\delta^{15}\text{N}\sim\text{Chla}+\text{TSM}$   | 1040,1     | 39,3                                 |
| $\delta^{15}\text{N}\sim\text{TSM}$               | 1099,3     | 98,5                                 |

Fonte: autora (2021)

## 4 DISCUSSÃO

O presente trabalho demonstrou a amplitude de dieta do atobá-marrom, o qual utiliza mais de uma centena de espécies como recurso alimentar em apenas uma porção de sua distribuição global. Além da notável diversidade da dieta no Oceano Atlântico sudoeste, foram observadas diferenças associadas ao sítio de reprodução e ao enquadramento desses locais em classificações genéticas, geográficas e biogeográficas. Isso sugere que o atobá-marrom tem sua dieta moldada pelas presas disponíveis no entorno das áreas reprodutivas, além de demonstrar que a espécie pode ser utilizada como amostradora do ambiente em estudos biogeográficos.

A exploração de presas disponíveis no entorno da colônia pelo atobá-marrom varia de acordo com a disponibilidade do ambiente. Harrison *et al.* (1983), ao descrever a dieta da espécie no Havaí, identificou a capacidade de aproveitamento de quaisquer presas disponíveis no entorno das colônias, como também observado no Sul do Pacífico (HARRISON; HIDA; SEKI, 1984). Posteriormente, diferenças no comportamento de forrageio e na dieta puderam ser identificadas de acordo com a variação na abundância de suas principais presas no Golfo da Califórnia (MELLINK; DOMÍNGUEZ; LUÉVANO, 2001), a diferentes condições oceanográficas no mesmo local (CASTILLO-GUERRERO *et al.*, 2016) e ao risco de cleptoparasitismo na Austrália (MILLER *et al.*, 2018). Essas variações demonstram o quanto a plasticidade na dieta e o comportamento de forrageio favorecem a adaptação da espécie frente à heterogeneidade ambiental entre suas colônias. No presente trabalho, foram identificadas mais de 100 espécies de presas, com amplas variações entre as colônias, indicando que não é possível generalizar a dieta de uma espécie oportunista a partir de estudos pontuais no espaço e no tempo. No entanto, a relação da variação da dieta com características ambientais, genéticas e biogeográficas, sugere a existência de um determinado grau de previsibilidade da dieta a partir de informações sobre a heterogeneidade do ambiente e sobre a estrutura populacional.

A variação na amplitude e o posicionamento do nicho isotópico entre as colônias amostradas podem estar associados com aspectos comportamentais (*i.e.* uso de descartes de pesca) ou morfológicos. Os maiores valores de  $\delta^{15}\text{N}$

identificados em Moleques e Santana podem estar relacionados ao hábito majoritariamente carnívoro das espécies de presas nesses locais (FROESE; PAULY, 2021), diferentemente das principais presas encontradas em Noronha e Rocas, que são predominantemente planctônicos (FROESE; PAULY, 2021). Além disso, esses valores também podem estar associados à alimentação de presas ou partes de presas maiores, como descarte de vísceras de pescado limpos à bordo das embarcações pesqueiras (BUGONI; MCGILL; FURNESS, 2010). Complementarmente, os atobás-marrons das colônias costeiras do sul/sudeste, apresentam tamanho corporal maior em relação à Noronha e Rocas, cujas populações possuem os menores indivíduos registrados entre as colônias na área de estudo (NUNES; MANCINI; BUGONI, 2017), o que pode representar tanto uma causa como uma consequência da captura de presas maiores para populações de maior porte. Em um patamar intermediário, Abrolhos apresentou o nicho isotópico mais largo e sobreposição isotópica com um maior número de colônias, fator que pode estar associado à variedade de presas na dieta, que possui contribuições tanto de descartes pesqueiros como de peixes recifais e tropicais. Entretanto, é necessário destacar que diferentes valores isotópicos também podem estar associados aos diferentes valores de base de cadeia trófica em cada colônia (BOND; JONES, 2009), que podem apresentar variações de características oceanográficas como correntes oceânicas, concentração de nutrientes e ressurgências (MANCINI *et al.*, 2014).

A variação na composição das espécies de presas reflete a distribuição das espécies capturadas pelo atobá-marron, mas também pode estar associada à distribuição espacial de diferentes artes de pesca ao longo da costa. Em colônias sobre a plataforma continental, espécies e famílias demersais, como Scianidae e Batrachoididae, oriundas da pesca de arrasto apresentaram alta representatividade, como descrito por autores pretéritos (*e. g.* Branco *et al.*, 2005; Krul, 2004; Valim *et al.*, 2018). No entanto, em Cagarras, espécies comumente associadas aos descartes foram pouco representativas, apesar da ocorrência de diferentes artes de pesca no entorno das ilhas, incluindo a pesca de arrasto (MORAES *et al.*, 2013; AMORIM; MONTEIRO-NETO, 2016). Dentre as possíveis causas dessa exceção, destaca-se o curto período de amostragem do estudo (*i.e.* uma estação reprodutiva) (TORRES *et al.*, 2012) e a disponibilidade e abundância de peixes no entorno das ilhas

(ANDRADE-TUBINO; GALVÃO; VIANNA, 2012; BERTONCINI *et al.*, 2013), o que pode promover um favorecimento de presas “naturais” em detrimento dos descartes, comportamento observado em outras espécies de Sulidae, como *Morus capensis* (MOSELEY *et al.*, 2012) e *M. bassanus* (VOTIER *et al.*, 2010). Nas colônias fora da plataforma, a pesca de grandes peixes pelágicos, como atuns e afins, requer utilização de iscas-vivas, como clupeídeos em Noronha (SAZIMA; SAZIMA, 2008) e peixes voadores em SPSP (VIANA *et al.*, 2015). Dessa forma, tanto a captura como o descarte dessas iscas facilitam o aproveitamento desse recurso pelo atobá-marrom, mas que, por serem presas já disponíveis e abundantes na coluna d’água, podem também ser predadas naturalmente.

A relação entre a dieta de aves marinhas com a pesca pode apresentar vantagens e desvantagens no que tange a obtenção de alimentos. Os descartes provenientes das atividades pesqueiras geram recursos abundantes e de fácil acesso para espécies oportunistas, como os atobás (MONTEVECCHI; MYERS, 1996; CASTILLO-GUERRERO *et al.*, 2016), gaivotas (ZORROZUA *et al.*, 2020), albatrozes e petréis (BUGONI; MCGILL; FURNESS, 2010; KARRIS *et al.*, 2018). Esse aproveitamento denota a plasticidade trófica que esses grupos apresentam, conferindo vantagem dessas espécies perante a dinamicidade e heterogeneidade espaço-temporal do ambiente marinho (CASTILLO-GUERRERO *et al.*, 2016). Nesse sentido, a disponibilidade dos descartes pode ser positiva para a manutenção de populações desses grupos (NAVARRO *et al.*, 2009; KARRIS *et al.*, 2018), considerando que esses recursos podem suprir requisitos nutricionais assim como as presas “naturais” (MOSELEY *et al.*, 2012; MILLER *et al.*, 2018). No entanto, também é possível que esses recursos não supram suficientemente as necessidades energéticas de aves marinhas (LE BOT *et al.*, 2019) e que a sua dependência possa apresentar consequências populacionais negativas quando se tornam bruscamente indisponíveis (MONTEVECCHI, 2001; FONDO *et al.*, 2015). Outra desvantagem são os riscos associados à interação com os petrechos de pesca utilizados, que podem gerar efeitos subletais ou letais a esses organismos (MONTEVECCHI, 2001; SAZIMA; SAZIMA, 2008; MARINAO; YORIO, 2011). Dessa forma, a quantificação da dependência de recursos alimentares oriundos de descartes de pesca pode auxiliar na predição de efeitos, em nível (meta)populacional, em um cenário de desequilíbrio dessa relação.

O padrão da comunidade de presas e as variações de nicho isotópico entre as colônias relacionaram-se com a estrutura populacional da espécie no Oceano Atlântico sudoeste, reforçando a ideia de adaptação local como mecanismo influenciador da promoção/disrupção do fluxo gênico. O maior fluxo gênico entre as colônias costeiras e entre Noronha e Rocas, estimado por Nunes e Bugoni (2018) refletiu na similaridade da dieta entre esses locais, indicando que os agrupamentos genéticos podem, ao menos em parte, ser explicados pelo uso de recursos alimentares na área de estudo. Dessa forma, colônias ambientalmente semelhantes utilizam presas similares, resultando num maior fluxo gênico devido à adaptação e facilidade de estabelecimento de indivíduos dispersantes. Abrolhos pode representar uma área de transição (i.e. *stepping-stone*) para a dispersão entre as colônias sobre a plataforma e Noronha e Rocas, devido à existência de condições encontradas tanto nas colônias ao norte (i.e. peixes recifais) como nas colônias ao sul (i.e. descartes de pesca). Já em SPSP, a amplitude de nicho isotópico pode estar relacionada à forte dependência de Exocoetidae, visto que essa família contribui mais de 95% para a dieta de atobás-marrons no arquipélago (NUNES; BERTRAND; BUGONI, 2018). Desse modo, o padrão espacial de variação de dieta, associado à estrutura populacional conhecida para a espécie na área de estudo, fornecem evidência à ideia de que o isolamento populacional pelo ambiente (IBE) representa um importante mecanismo de estruturação populacional em aves marinhas, além de fornecer informações sobre padrões gerais de distribuição da vida no ambiente marinho.

O agrupamento da comunidade de presas e os valores isotópicos (especialmente  $\delta^{15}\text{N}$ ) forneceram maior suporte às delimitações propostas pelas LME e pelas Províncias de Longhurst em comparação com as Províncias e Ecorregiões de Spalding. As variações de enquadramento nos zoneamentos podem estar associadas aos diferentes critérios utilizados para delimitação biogeográfica. Para a América do Sul, Spalding *et al.* (2007) basearam-se, essencialmente, no zoneamento de Sullivan Sealey e Bustamante (1999), no qual a divisão entre as províncias WTSA e TSA, em Cabo Frio, é definida por coincidir com o limite norte da influência da Corrente das Malvinas. No entanto, a ressurgência da Água Central do Atlântico Sul (ACAS), presente nesse local, influencia regiões mais ao norte, como Santana, fazendo com que ambas as colônias detenham similaridades quanto a

fatores ambientais e composição de espécies (BAUER *et al.*, 2017). Nesse sentido, o melhor enquadramento da dieta nos zoneamentos que agrupam Santana com as colônias ao sul pode estar relacionado com seus critérios de delimitação, visto que Longhurst *et al.* (1995) utilizam distribuição de produtividade primária e as LME utilizam fatores ambientais, como batimetria e dinâmica de correntes, e comunidade majoritariamente de peixes (SHERMAN, 1994). Adicionalmente, a presença da pesca de arrasto em Santana e em Abrolhos também pode contribuir na similaridade com as colônias do sul (*i.e.* ocorrência de espécies demersais na dieta de atobás-marrons), apesar de Abrolhos também demonstrar enquadramento adequado com as colônias oceânicas, o que pode estar relacionado à presença de peixes tropicais na dieta dos atobás-marrons nessa colônia. Nesse contexto, a composição da comunidade de presas e a amplitude do nicho isotópico, especialmente a distribuição de valores de  $\delta^{15}\text{N}$ , indicam que Abrolhos caracteriza-se como uma região de transição entre as colônias costeiras do sul e sudeste, e as colônias tropicais oceânicas.

A distribuição e composição de espécies sedentárias de vertebrados representam ferramentas clássicas para a delimitação de zoneamentos biogeográficos marinhos (FORBES, 1859; BRIGGS, 1974), enquanto que o potencial de espécies com maior mobilidade para informar tais padrões é pouco explorado. Por exemplo, peixes recifais são considerados bons marcadores biogeográficos pela sua baixa mobilidade em fase adulta e pela dispersão planctônica em estágio larval, e têm sido utilizados para identificação de barreiras e refinamento de limites (FLOETER *et al.*, 2007; PINHEIRO *et al.*, 2018). Por outro lado, organismos intermediários da teia trófica (*e.g.* peixes pelágicos) também possuem esse potencial, embora os estudos acerca desses grupos possuam maiores limitações devido às inerentes dificuldades logísticas necessárias para amostragens que contemplem gradientes espaciais (DUFFY *et al.*, 2017; REYGONDEAU *et al.*, 2020). Devido à abordagem de metanálise do presente estudo, os dados e os resultados e suas interpretações podem ser limitados. As publicações e bancos de dados foram obtidos através de diferentes esforços amostrais, em períodos distintos e por diferentes pesquisadores entre as colônias, fatores que podem ter influenciado nos resultados de diversidade e abundância relativa de presas. Além disso, comparações entre os valores isotópicos entre diferentes colônias são limitadas,

considerando que o estudo abrange populações ao longo de 27° de latitude e, dessa forma, as diferenças nos valores de base isotópica podem afetar as interpretações dos resultados. No entanto, a abordagem permitiu a integração de informações acerca das espécies de presas consumidas pelo atobá-marrom na área de estudo e, apesar da limitação imposta pelos dados, eles foram suficientes para detectar padrões gerais da dieta do atobá-marrom na costa brasileira e promover enquadramento adequado em zoneamentos biogeográficos pré-estabelecidos.

Nesse sentido, as aves marinhas podem ser consideradas boas amostradoras de espécies pelágicas e demersais (quando disponibilizadas por atividades pesqueiras), pois são excelentes monitores de flutuações na composição, abundância e distribuição dessas comunidades (MONTEVECCHI; MYERS, 1996; ROBINETTE *et al.*, 2007), encontrando limitação apenas quanto à seletividade de presas (PIATT *et al.*, 2018). Adicionalmente, aves marinhas se distribuem em vastas extensões no mar durante viagens de forrageio e concentram-se pontualmente no espaço para descanso e reprodução, facilitando o acesso de pesquisadores às agregações de indivíduos. A estratégia de regurgito espontâneo do alimento ingerido complementa o potencial do grupo como fonte de informação sobre a comunidade de espécies pelágicas e demersais, visto que o material regurgitado fornece informações taxonômicas acuradas sobre as presas capturadas. Por fim, esse potencial pode ser reforçado através do uso complementar de diferentes abordagens de estudos de dieta (*i.e.* regurgitos e isótopos estáveis), por subsidiarem o acesso a informações de janelas temporais mais amplas. Desse modo, informações sobre a dieta de aves marinhas podem servir para incrementar evidências a padrões biogeográficos estabelecidos, e também para ajustar delimitações, inclusive aquelas discrepantes entre diferentes modelos.

## 5 CONCLUSÃO

A utilização de organismos altamente móveis, como as aves marinhas para estudos biogeográficos, como aves marinhas é pouco explorada. No entanto o presente trabalho evidencia a utilização de espécies *central-place foragers*, não migratórias e generalistas, como amostradores de diversidade biológica de peixes, cuja dieta pode ser acessada através de abordagens complementares (*i.e.* regurgitos e isótopos estáveis). Além disso, a dieta de espécies oportunistas que exploram recursos advindos de ações antrópicas (*e.g.* descartes pesqueiros) também pode ser utilizada para avaliar zoneamentos biogeográficos, pois refletem as comunidades marinhas presentes em sua área de forrageio. Por fim, a dieta também pode ser considerada como um indicador de estrutura populacional da espécie, e vice-versa, reforçando o papel do isolamento pelo ambiente (IBE) como um mecanismo de diferenciação populacional em aves marinhas.

## REFERÊNCIAS

- ABELHA, M. C. F.; AGOSTINHO, A. A.; GOULART, E. Plasticidade trófica em peixes de água doce. **Maringá**, v. 23, n. 2, 2001.
- ALVES, V. S. *et al.* Aves marinhas de Abrolhos - Bahia, Brasil. *In*: BRANCO, Joaquim O. (ed.). **Aves marinhas insulares brasileiras: bioecologia e conservação**. Itajaí: Univali, 2004. p. 213–232.
- AMORIM, R. B.; MONTEIRO-NETO, C. Marine protected area and the spatial distribution of the gill net fishery in Copacabana, Rio de Janeiro, RJ, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 76, n. 1, p. 1–9, 2016.
- ANDRADE-TUBINO, M. F.; GALVÃO, K. P.; VIANNA, M. Distribuição espacial e temporal de *Cetengraulis edentulus* (Cuvier, 1828), na Baía de Guanabara (Rio de Janeiro, Brasil). *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE OCEANOGRAFIA, 2012, Rio de Janeiro. **Livro de Resumos CBO**. Rio de Janeiro: AOCEANO, 2012.
- ARAÚJO, M.; CINTRA, M. Modelagem matemática da circulação oceânica na região equatorial. *In*: HAZIN, F. H. V. (ed.). **O Arquipélago de São Pedro e São Paulo: 10 anos de Estação Científica**. Brasília: SECIRM, 2009. p. 106–113.
- AUGUIE, B. **gridExtra**: miscellaneous functions for "Grid" graphics. R package version 2.3., 2017.
- BARNAGAUD, J. *et al.* Functional biogeography of dietary strategies in birds. **Global Ecology and Biogeography**, v. 28, n. 7, p. 1004–1017, 2019.
- BASELGA, A. *et al.* **betapart**: partitioning beta diversity into turnover and nestedness components. R package version 1.5.2, 2020.
- BAUER, A. B. *et al.* Marine fishes (Elasmobranchii and Teleostei) from the Santana Archipelago, a Marine Protected Area in the southwestern Atlantic. **Marine Biology Research**, v. 13, n. 8, p. 813–831, 2017.
- BERTONCINI, A. *et al.* Peixes Recifais do Monumento Natural das Ilhas Cagarras. *In*: MORAES, F.; BERTONCINI, A.; AGUIAR, A. (ed.). **História, Pesquisa e Biodiversidade no Monumento Natural das Ilhas Cagarras**. Rio de Janeiro: Museu Nacional, 2013.
- BIGHETTI, G. P. *et al.* Bioaccumulation of mercury is equal between sexes but different by age in seabird (*Sula leucogaster*) population from southeast coast of Brazil. **Environmental Pollution**, v. 285, 2021.
- BIRDLIFE INTERNATIONAL. **Species factsheet: *Sula leucogaster***. 2021. Disponível em: <http://www.birdlife.org>. Acesso em: 27 abr. 2021.
- BOECKLEN, W. J. *et al.* On the use of stable isotopes in trophic ecology. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 42, n. 1, p. 411–440, 2011.

BOND, A.; JONES, I. L. A practical introduction to stable-isotope analysis for seabird biologists: approaches, cautions and caveats. **Marine Ornithology**, v.37, p.183-188, 2009.

BOTH, R.; FREITAS, T. R. Aves marinhas no arquipélago de São Pedro e São Paulo. *In*: BRANCO, Joaquim O. (ed.). **Aves marinhas insulares brasileiras: bioecologia e conservação**. Itajaí: Univali, 2004. p. 193–212.

BRANCO, J. O. *et al.* Dieta de *Sula leucogaster* Boddaert (Sulidae, Aves), nas Ilhas Moleques do Sul, Florianópolis, Santa Catarina, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 22, n. 4, p. 1044–1049, 2005.

BRIGGS, John C. **Marine Zoogeography**. New York: McGraw-Hill, 1974.

BUGONI, L.; MCGILL, R. A. R.; FURNESS, R. W. The importance of pelagic longline fishery discards for a seabird community determined through stable isotope analysis. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 391, n. 1–2, p. 190–200, 2010.

BUGONI, L.; VOOREN, C. M. Feeding ecology of the Common Tern *Sterna hirundo* in a wintering area in southern Brazil. **Ibis**, v. 146, p. 438–453, 2004.

BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R. **Model Selection and Multimodel Inference: a practical information-theoretic approach**. 2.ed. New York: Springer, 2002.

CASTILLO-GUERRERO, J. A. *et al.* Environmentally-Mediated Flexible Foraging Strategies in Brown Boobies in the Gulf of California. **Ardea**, v. 104, n. 1, p. 33–47, 2016.

COELHO, E. P. *et al.* O atobá-marrom (*Sula leucogaster*) na Ilha de Cabo Frio, Arraial do Cabo, Rio de Janeiro, Brasil. *In*: BRANCO, Joaquim O. (ed.). **Aves marinhas insulares brasileiras: bioecologia e conservação**. Itajaí: Univali, 2004. p. 233–254.

DALERUM, F.; ANGERBJÖRN, A. Resolving temporal variation in vertebrate diets using naturally occurring stable isotopes. **Oecologia**, v. 144, n. 4, p. 647–658, 2005.

DANCKWERTS, D. K. *et al.* Extreme philopatry and genetic diversification at unprecedented scales in a seabird. **Scientific Reports**, v. 11, n. 1, p. 6834, 2021.

DRYMON, J. M.; POWERS, S. P.; CARMICHAEL, R. H. Trophic plasticity in the Atlantic sharpnose shark (*Rhizoprionodon terraenovae*) from the north central Gulf of Mexico. **Environmental Biology of Fishes**, v. 95, n. 1, p. 21–35, 2012.

DUFFY, L. M. *et al.* Global trophic ecology of yellowfin, bigeye, and albacore tunas: understanding predation on micronekton communities at ocean-basin scales. **Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography**, v. 140, p. 55–73, 2017.

FLOETER, S. R. *et al.* Atlantic reef fish biogeography and evolution. **Journal of Biogeography**, v. 35, p. 22-47, 2007.

FOHRINGER, C. *et al.* Integrating omics to characterize eco-physiological adaptations: How moose diet and metabolism differ across biogeographic zones. **Ecology and Evolution**, v. 11, n. 7, p. 3159–3183, 2021.

FONDO, E. N. *et al.* Banning fisheries discards abruptly has a negative impact on the population dynamics of charismatic marine megafauna. **PLoS One**, v. 10, n. 12, 2015.

FORBES, Edward. **The Natural History of the European Seas**. Londres: John Van Voorst, 1859.

FRIESEN, V. L.; BURG, T. M.; MCCOY, K. D. Mechanisms of population differentiation in seabirds. **Molecular Ecology**, v. 16, n. 9, p. 1765–1785, 2007.

FRIESEN, Vicki L. Speciation in seabirds: why are there so many species...and why aren't there more? **Journal of Ornithology**, v. 156, n. S1, p. 27–39, 2015.

FROESE, R.; PAULY, D. **FishBase**. 2021. Disponível em: [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org). Acesso em: 10 abr. 2021.

FRY, Brian. **Stable Isotope Ecology**. New York: Springer, 2006.

GALILI, Tal. dendextend: an R package for visualizing, adjusting, and comparing trees of hierarchical clustering. **Bioinformatics**, 2015.

GARNIER, Simon. **viridis**: default color maps from 'matplotlib'. R package version 0.5.1., 2018.

GARVEY, J. E.; WHILES, M. R. **Trophic Ecology**. Boca Raton: CRC Press, 2017.

GERKING, Shelby Delos. **Feeding Ecology of Fish**. San Diego: Academic Press, 1994.

GRANT, P. R.; GRANT, B. R. Unpredictable Evolution in a 30-Year Study of Darwin's Finches. **Science**, v. 296, n. 5568, p. 707–711, 2002.

HARDING, A. M. A. *et al.* Prey density and the behavioral flexibility of a marine predator: the common murre *Uria aalge*. **Ecology**, v. 88, n. 8, p. 2024–2033, 2007.

HARRISON, C. S.; HIDA, T. S.; SEKI, M. P. Hawaiian Seabird Feeding **Ecology**. **Wildlife Monographs**, v. 85, p. 1–71, 1983.

HARRISON, C. S.; HIDA, T. S.; SEKI, M. P. The diet of the Brown Booby *Sula leucogaster* and Masked Booby *Sula dactylatra* on Rose Atoll, Samoa. **Ibis**, v. 126, p. 588–590, 1984.

JACKSON, A. L. *et al.* Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. **Journal of Animal Ecology**, v. 80, n. 3, p. 595–602, 2011.

KARRIS, G. *et al.* The use of demersal trawling discards as a food source for two scavenging seabird species: a case study of an eastern Mediterranean oligotrophic marine ecosystem. **Avian Research**, v. 9, n. 1, p. 26, 2018.

KOHLRAUSCH, Adriana B. **Biologia Reprodutiva, Comportamento e Ecologia de Atobás (Sulidae)**: implicações para a evolução do dimorfismo sexual no tamanho. 2003. Tese (Doutorado) - Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, São Paulo, 2003.

KREFT, H.; JETZ, W. A framework for delineating biogeographical regions based on species distributions: Global quantitative biogeographical regionalizations. **Journal of Biogeography**, v. 37, n. 11, p. 2029–2053, 2010.

KRUL, Ricardo. Aves marinhas costeiras do Paraná. *In*: BRANCO, J. O. (ed.). **Aves marinhas insulares brasileiras**: bioecologia e conservação. Itajaí: Univali, 2004. p. 37–56.

LARKIN, Peter A. Inter-specific competition and population control in freshwater fish. **Journal of the Fisheries Board of Canada**, n. 3, p. 327–342, 1956.

LE BOT, T. *et al.* Fishery discards do not compensate natural prey shortage in Northern gannets from the English Channel. **Biological Conservation**, v. 236, p. 375–384, 2019.

LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. **Numerical Ecology**. 3.ed. Amsterdam: Elsevier, 2012.

LOMBAL, A. J. *et al.* Identifying mechanisms of genetic differentiation among populations in vagile species: historical factors dominate genetic differentiation in seabirds. **Biological Reviews**, v. 95, n. 3, p. 625–651, 2020.

LONGHURST, A. *et al.* An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. **Journal of Plankton Research**, v. 17, n. 6, p. 1245–1271, 1995.

LOZANO, J.; MOLEÓN, M.; VIRGÓS, E. Biogeographical patterns in the diet of the wildcat, *Felis silvestris* Schreber, in Eurasia: factors affecting the trophic diversity. **Journal of Biogeography**, v. 33, n. 6, p. 1076–1085, 2006.

MAGOZZI, S. *et al.* Using ocean models to predict spatial and temporal variation in marine carbon isotopes. **Ecosphere**. v. 8, n. 5, 2017.

MAGURRAN, Anne E. **Medindo a Diversidade Biológica**. Curitiba: Editora UFPR, 2013.

MALLET-RODRIGUES, Francisco. Técnicas para amostragem da dieta e procedimentos para estudos do forrageamento de aves. *In*: VON MATTER, S. *et al.* (org.). **Ornitologia e Conservação** - ciência aplicada, técnicas de pesquisa e levantamento. 1.ed. Rio de Janeiro: Technical Books, 2010. p. 457–470.

MANCINI, P. L.; HOBSON, K.; BUGONI, L. Role of body size in shaping the trophic structure of tropical seabird communities. **Marine Ecology Progress Series**, v. 497, p. 243–257, 2014.

MANCINI, Patrícia L. **Relações tróficas de aves marinhas em ilhas oceânicas do Brasil**. 2013. Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Rio Grande, Rio Grande, 2013.

MANCINI, P. L.; BUGONI, L. Resources partitioning by seabirds and their relationship with other consumers at and around a small tropical archipelago. **ICES Journal of Marine Science**, v. 71, n. 9, p. 2599–2607, 2014.

MARINAO, C. J.; YORIO, P. Fishery Discards and Incidental Mortality of Seabirds Attending Coastal Shrimp Trawlers at Isla Escondida, Patagonia, Argentina. **The Wilson Journal of Ornithology**, v. 123, n. 4, p. 709–719, 2011.

MARINHA DO BRASIL. Centro de Hidrografia Marinha: Programa Nacional de Boias (PNBOIA). Disponível em: <https://www.marinha.mil.br/chm/dados-do-goos-brasil/pnboia-mapa>. Acesso em: 2 abr. 2021.

MELLINK, E.; DOMÍNGUEZ, J.; LUÉVANO, J. Diet of Eastern Pacific Brown Bobbies (*Sula leucogaster brewsteri*) on Isla San Jorge, north-eastern Gulf of California, and an April comparison with diets in the Middle Gulf of California. **Marine Ornithology**, v. 29, p. 23–28, 2001.

MENNI, R. C. *et al.* Marine biodiversity at the community level: zoogeography of sharks, skates, rays and chimaeras in the southwestern Atlantic. **Biodiversity and Conservation**, v. 19, n. 3, p. 775–796, 2010.

MILLER, M. G. R. *et al.* Sexual segregation in tropical seabirds: drivers of sex-specific foraging in the Brown Bobby *Sula leucogaster*. **Journal of Ornithology**, v. 159, p. 425–437, 2018.

MONTEVECCHI, William. A. Interactions between Fisheries and Seabirds. *In*: SCHREIBER, E. A.; BURGER, J. (ed.). **Biology of Marine Birds**. Boca Raton: CRC Press, 2001. p. 559–616.

MONTEVECCHI, W. A.; MYERS, A. Dietary changes of seabirds indicate shifts in pelagic food webs. **Sarsia**, v. 80, n. 4, p. 313–322, 1996.

MORAES, F. *et al.* A pesca no entorno do Monumento Natural das Ilhas Cagarras. *In*: MORAES, F.; BERTONCINI, A.; AGUIAR, A. (ed.). **História, Pesquisa e Biodiversidade no Monumento Natural das Ilhas Cagarras**. Rio de Janeiro: Museu Nacional, 2013.

MORRIS-POCOCK, J. A.; ANDERSON, D. J.; FRIESEN, V. L. Mechanisms of global diversification in the brown booby (*Sula leucogaster*) revealed by uniting statistical phylogeographic and multilocus phylogenetic methods. **Molecular Ecology**, v. 20, n. 13, p. 2835–2850, 2011.

MOSELEY, C. *et al.* Foraging ecology and ecophysiology of Cape gannets from colonies in contrasting feeding environments. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 422–423, p. 29–38, 2012.

MURDOCH, D., CHOW, E. D. **ellipse**: functions for drawing ellipses and ellipse-like confidence regions. R package version 0.4.2., 2020.

NAVARRO, J. *et al.* Seasonal changes in the diet of a critically endangered seabird and the importance of trawling discards. *Marine Biology*, v. 156, n. 12, p. 2571–2578, 2009.

NELSON, Bryan J. **Pelicans, cormorants and their relatives**: Pelecanidae, Sulidae, Phalacrocoracidae, Anhingidae, Fregatidae, Phaethontidae. New York: Oxford University Press, 2005.

NEVES, M. P. *et al.* Seasonal feeding plasticity can facilitate coexistence of dominant omnivores in Neotropical streams. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, v. 31, n. 2, p. 417–432, 2021.

NUNES, G. T.; BERTRAND, S.; BUGONI, L. Seabirds fighting for land: phenotypic consequences of breeding area constraints at a small remote archipelago. **Scientific Reports**, v. 8, n. 1, p. 665, 2018.

NUNES, G. T.; BUGONI, L. Local adaptation drives population isolation in a tropical seabird. **Journal of Biogeography**, v. 45, n. 2, p. 332–341, 2018.

NUNES, G. T.; MANCINI, P. L.; BUGONI, L. When Bergmann's rule fails: evidences of environmental selection pressures shaping phenotypic diversification in a widespread seabird. **Ecography**, v. 40, n. 3, p. 365–375, 2017.

OGLE, D. H., WHEELER, P., DINNO, A. **FSA**: fisheries stock analysis. R package version 0.8.32, 2021.

OKSANEN, J. *et al.* **vegan**: community ecology package. R package version 2.5-7, 2020.

PARRISH, Jeffrey. D. Behavioral, energetic and conservation implications of foraging plasticity during migration. **Studies in Avian Biology**, n. 20, p. 53–70, 2000.

PEREIRA, A. N. *et al.* Parasites of *Urophycis brasiliensis* (Gadiformes: Phycidae) as indicators of marine ecoregions in coastal areas of the South American Atlantic. **Parasitology Research**, v. 113, n. 11, p. 4281–4292, 2014.

PIATT, J. F. *et al.* Biogeography of pelagic food webs in the North Pacific. **Fisheries Oceanography**, v. 27, n. 4, p. 366–380, 2018.

PINHEIRO, H. T. *et al.* South-western Atlantic reef fishes: zoogeographical patterns and ecological drivers reveal a secondary biodiversity centre in the Atlantic Ocean. **Diversity and Distributions**, v. 24, n. 7, p. 951–965, 2018.

PIOLA, A. R. *et al.* Subtropical shelf front off eastern South America. **Journal of Geophysical Research**, v. 105, n. C3, p. 6565–6578, 2000.

POOL, T. *et al.* Seasonal increases in fish trophic niche plasticity within a flood-pulse river ecosystem (Tonle Sap Lake, Cambodia). **Ecosphere**, v. 8, n. 7, 2017.

R CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. Viena, 2020.

REDE RIO DOCE MAR. **Relatório Semestral - Seção 3 Programa de Monitoramento da Biodiversidade Aquática da Área Ambiental I**. Fundação Espírito-Santense de Tecnologia, 2019. Disponível em: <http://www.ibama.gov.br/cif/notas-tecnicas/ct-bio/relatorios-da-rede-rio-doce-mar>. Acesso em: 2 abr. 2021.

REYGONDEAU, G. *et al.* Biogeography of tuna and billfish communities. **Journal of Biogeography**, v. 39, p. 114-129, 2012.

RICHARDSON, J. L. *et al.* Microgeographic adaptation and the spatial scale of evolution. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 29, n. 3, p. 165–176, 2014.

RICHARDSON, P. L.; WALSH, D. Mapping climatological seasonal variations of surface currents in the tropical Atlantic using ship drifts. **Journal of Geophysical Research**, v. 91, n. C9, p. 14, 1986.

ROBINETTE, D. P. *et al.* Spatial patterns of recruitment in a demersal fish as revealed by seabird diet. **Marine Ecology Progress Series**, v. 352, p. 259–268, 2007.

ROMANO, A.; SÉCHAUD, R.; ROULIN, A. Global biogeographical patterns in the diet of a cosmopolitan avian predator. **Journal of Biogeography**, v. 47, n. 7, p. 1467–1481, 2020.

RUDIS, B. **hrbrthemes**: additional themes, theme components and utilities for 'ggplot2'. R package version 0.8.0., 2020.

SANFORD, E. Local Selection and Latitudinal Variation in a Marine Predator-Prey Interaction. **Science**, v. 300, n. 5622, p. 1135–1137, 2003.

SAZIMA, I.; SAZIMA, C. Occupational hazards: brown boobies (*Sula leucogaster*) as a nuisance to fishermen at Fernando de Noronha Island, with comments on injuries inflicted to the birds. **Revista Brasileira de Ornitologia**, v. 13, p. 250–251, 2008.

SCHREIBER, E. A.; NORTON, R. L. Brown Booby (*Sula leucogaster*). In: BILLERMAN, S. M. (ed.). **Birds of the World**. Ithaca: Cornell Lab of Ornithology, 2020.

SCHREIBER, E. A.; BURGER, J. (org.). **Biology of Marine Birds**. Boca Raton: CRC Press, 2001.

SEXTON, J. P.; HANGARTNER, S. B.; HOFFMANN, A. A. Genetic Isolation by Environment or Distance: which pattern of gene flow is most common? **Evolution**, v. 68, n. 1, p. 1–15, 2014.

SHERMAN, K. Sustainability, biomass yields, and health of coastal ecosystems: an ecological perspective. **Marine Ecology Progress Series**, v. 112, p. 277–301, 1994.

SICK, H. **Ornitologia Brasileira**. 2.ed. Rio de Janeiro: Nova Fronteira, 1997.

SPITZ, J. *et al.* Dietary plasticity of the oceanic striped dolphin, *Stenella coeruleoalba*, in the neritic waters of the Bay of Biscay. **Journal of Sea Research**, v. 55, n. 4, p. 309–320, 2006.

SPALDING, M. D. *et al.* Marine Ecoregions of the World: a bioregionalization of coastal and shelf areas. **BioScience**, v. 57, n. 7, p. 573–583, 2007.

SULLIVAN SEALEY, K.; BUSTAMANTE, G. **Setting Geographic Priorities for Marine Conservation in Latin America and the Caribbean**. Arlington: Nature Conservancy, 1999.

TORRES, F. B. M. *et al.* Identificação e análise da dieta de atobá-marrom (*Sula leucogaster*) nas Ilhas Cagarras. *In*: 1º Workshop Técnico-Científico do Monumento Natural das Ilhas Cagarras. Rio de Janeiro: Projeto Ilhas do Rio, 2012.

VALENTIN, J. L. The Cabo Frio Upwelling System, Brazil. *In*: SEELIGER, U.; KJERFVE, B. (org.). **Coastal Marine Ecosystems of Latin America**. New York: Springer, 2001. p. 97–106.

VALIM, E. E. M.; MANCINI, P. L.; BAUER, A. Testando a segregação trófica em atobás-marrons (*Sula leucogaster*) no Arquipélago de Santana, Macaé-RJ, através da análise de dieta e isótopos estáveis. 9ª Semana de Integração Acadêmica da UFRJ. Macaé: UFRJ, 2018.

VIANA, D. F. *et al.* Fisheries in the Saint Peter and Saint Paul Archipelago. **Boletim do Instituto de Pesca de São Paulo**, v. 41, p. 11, 2015.

VOTIER, S. C. *et al.* Individual responses of seabirds to commercial fisheries revealed using GPS tracking, stable isotopes and vessel monitoring systems. **Journal of Applied Ecology**, v. 47, p. 487–497, 2010.

VOTIER, S. C.; SHERLEY, R. B. Seabirds. **Current Biology**, v. 27, n. 11, p. R448–R450, 2017.

VRIES, A.; RIPLEY, B. D. **ggdendro**: create dendrograms and tree diagrams using 'ggplot2'. R package version 0.1.22, 2020.

WANG, I. J.; BRADBURD, G. S. Isolation by environment. **Molecular Ecology**, v. 23, n. 23, p. 5649–5662, 2014.

WICKHAM, Hadley. The Split-Apply-Combine Strategy for Data Analysis. **Journal of Statistical Software**, v. 40, p. 1-29, 2011

WICKHAM, Hadley. **ggplot2**: elegant graphics for data analysis. New York: Springer-Verlag, 2016.

WICKHAM, Hadley. **stringr**: simple, consistent wrappers for common string operations. R package version 1.4.0, 2019.

WICKHAM, H. *et al.* Welcome to the *tidyverse*. **Journal of Open Source Software**, v. 4, 2019.

WICKHAM, H. *et al.* **dplyr**: a grammar of data manipulation. R package version 1.0.2., 2020

YOUNG, T. *et al.* Investigating diet patterns of highly mobile marine predators using stomach contents, stable isotope, and fatty acid analyses. **ICES Journal of Marine Science**, v. 75, n. 5, p. 1583–1590, 2018.

ZORROZUA, N. *et al.* Evaluating the effect of distance to different food subsidies on the trophic ecology of an opportunistic seabird species. **Journal of Zoology**, p. 11, 2020.

## APÊNDICE

Tabela A1 – Lista de taxa consumidos pelo atobá-marrom (*Sula leucogaster*) em colônias na costa brasileira.

| TAXON        | CLASSE         | ORDEM             | FAMÍLIA          | ESPÉCIE   |
|--------------|----------------|-------------------|------------------|---|
| Chordata     | Aves           | Suliformes        | Sulidae          | <i>Sula leucogaster</i>   |
| Crustacea    | Malacostraca   | Decapoda          | Solenoceridae    | <i>Pleoticus muelleri</i>   |
| Mollusca     | Cephalopoda    | Myopsida          | Loliginidae      | <i>Loligo plei</i><br><i>Loligo sanpaulensis</i>  |
|              |                | Oegopsida         | Ommastrephidae   | <i>Ornithoteuthis antillarum</i><br><i>Ommastrephes bartramii</i>   |
| Osteichthyes | Actinopterygii | Atheriniformes    | Atherinidae      | -   |
|              |                | Aulopiformes      | Synodontidae     | <i>Saurida brasiliensis</i><br><i>Synodus foetens</i><br><i>Synodus intermedius</i>   |
|              |                | Batrachoidiformes | Batrachoididae   | <i>Porichthys porosissimus</i>  |
|              |                | Beloniformes      | Belonidae        | <i>Ablennes hians</i><br><i>Strongylura marina</i><br><i>Tylosurus</i> spp.   |
|              |                |                   | Exocoetidae      | <i>Cheilopogon cyanopterus</i><br><i>Exocoetus volitans</i><br><i>Hirundichthys affinis</i><br><i>Parexocoetus brachypterus</i><br><i>Parexocoetus hillianus</i><br><i>Prognichthys gibbifrons</i>              |
|              |                |                   | Hemiramphidae    | <i>Euleptorhampus velox</i><br><i>Hemiramphus balao</i><br><i>Hemiramphus brasiliensis</i><br><i>Hyporhamphus unifasciatus</i><br><i>Oxyporhamphus micropterus</i>  |
|              |                | Bercyiformes      | Holocentridae    | <i>Holocentrus adscensionis</i>   |
|              |                | Clupeiformes      | Clupeidae        | <i>Brevoortia pectinata</i><br><i>Harengula clupeola</i><br><i>Opisthonema oglinum</i><br><i>Sardinella brasiliensis</i>  |
|              |                |                   | Engraulidae      | <i>Anchoa filifera</i><br><i>Anchoa spinifer</i><br><i>Anchoa tricolor</i><br><i>Anchoviella lepidentostole</i><br><i>Cetengraulis edentulus</i><br><i>Engraulis anchoita</i><br><i>Lycengraulis grossidens</i> |
|              |                |                   | Pristigasteridae | <i>Chirocentrodon bleekermanus</i><br><i>Pellona harroweri</i>  |
|              |                | Gadiformes        | Phycidae         | <i>Urophycis brasiliensis</i>   |

---

|                      |                      |   |
|----------------------|----------------------|---|
| <b>Mugiliformes</b>  | <b>Mugilidae</b>     | <i>Mugil curema</i><br><i>Mugil liza</i>  |
| <b>Ophidiiformes</b> | <b>Ophidiidae</b>    | <i>Raneya brasiliensis</i>  |
| <b>Perciformes</b>   | <b>Bramidae</b>      | <i>Brama brama</i>  |
|                      | <b>Carangidae</b>    | <i>Carangoides bartholomaei</i><br><i>Caranx crysos</i><br><i>Caranx hippos</i><br>cf. <i>Selar crumenophthalmus</i><br><i>Decapterus punctatus</i><br><i>Decapterus tabl</i><br><i>Selene setapinnis</i><br><i>Selene vomer</i><br><i>Trachinotus falcatus</i><br><i>Trachurus lathami</i>   |
|                      | <b>Coryphaenidae</b> | <i>Coryphaena equiselis</i><br><i>Coryphaena hippurus</i>   |
|                      | <b>Gempylidae</b>    | <i>Gempylus serpens</i>   |
|                      | <b>Gerreidae</b>     | <i>Eucinostomus argenteus</i><br><i>Eucinostomus gula</i>   |
|                      | <b>Haemulidae</b>    | <i>Anisotremus surinamensis</i><br><i>Conodon nobilis</i><br><i>Haemulon</i> sp.<br><i>Orthopristis ruber</i>   |
|                      | <b>Malacanthidae</b> | <i>Malacanthus plumieri</i>   |
|                      | <b>Mullidae</b>      | <i>Mullus argentinae</i><br><i>Upeneus parvus</i>   |
|                      | <b>Nomeidae</b>      | <i>Nomeus gronovii</i>  |
|                      | <b>Percophidae</b>   | <i>Percophis brasiliensis</i>   |
|                      | <b>Priacanthidae</b> | <i>Priacanthus arenatus</i>   |
|                      | <b>Sciaenidae</b>    | <i>Bardiella ronchus</i><br><i>Ctenosciaena gracilicirrhus</i><br><i>Cynoscion guatacupa</i><br><i>Cynoscion jamaicensis</i><br><i>Cynoscion leiarchus</i><br><i>Cynoscion microlepidotus</i><br><i>Cynoscion striatus</i><br><i>Isopisthus parvipinis</i><br><i>Larimus breviceps</i><br><i>Macrodon ancylodon</i><br><i>Macrodon atricauda</i><br><i>Menticirrhus littoralis</i><br><i>Micropogonias furnieri</i><br><i>Paralonchurus brasiliensis</i><br><i>Stellifer brasiliensis</i> |

---

---

|                          |                        |                                |
|--------------------------|------------------------|--------------------------------|
|                          |                        | <i>Stellifer rastifer</i>      |
|                          |                        | <i>Stellifer stellifer</i>     |
|                          | <b>Scombridae</b>      | <i>Katsuwonus pelamis</i>      |
|                          |                        | <i>Scomber japonicus</i>       |
|                          |                        | <i>Scomberomorus maculatus</i> |
|                          |                        | <i>Thunnus obesus</i>          |
|                          | <b>Serranidae</b>      | <i>Diplectrum formosum</i>     |
|                          |                        | <i>Dules auriga</i>            |
|                          | <b>Sparidae</b>        | <i>Pagrus pagrus</i>           |
|                          | <b>Stromateidae</b>    | <i>Peprilus crenulatus</i>     |
|                          | <b>Trichiuridae</b>    | <i>Trichiurus lepturus</i>     |
| <b>Pleuronectiformes</b> | <b>Bothidae</b>        | -                              |
|                          | <b>Cynoglossidae</b>   | <i>Symphurus diomedeanus</i>   |
|                          |                        | <i>Symphurus tessellatus</i>   |
|                          | <b>Paralichthyidae</b> | <i>Etropus longimanus</i>      |
| <b>Scorpaeniformes</b>   | <b>Dactylopteridae</b> | <i>Dactylopterus volitans</i>  |
|                          | <b>Triglidae</b>       | <i>Prionotus nudigula</i>      |
|                          |                        | <i>Prionotus punctatus</i>     |
| <b>Sygnathiformes</b>    | <b>Fistulariidae</b>   | <i>Fistularia tabacaria</i>    |
| <b>Tetraodontiformes</b> | <b>Balistidae</b>      | -                              |
|                          | <b>Diodontidae</b>     | <i>Chilomycterus spinosus</i>  |
|                          | <b>Molidae</b>         | <i>Ranzania laevis</i>         |

---