

**TÂNIA ZALESKI**

**CICLO DE VIDA E ECOLOGIA DA LULA *Lolliguncula*  
*brevis* NA ARMAÇÃO DE ITAPOCOROY, SANTA  
CATARINA, BRASIL.**

**Curitiba  
2010**

**TÂNIA ZALESKI**

**CICLO DE VIDA E ECOLOGIA DA LULA *Lolliguncula*  
*brevis* NA ARMAÇÃO DE ITAPOCOROY, SANTA  
CATARINA, BRASIL.**

Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas Zoologia, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial para obtenção do grau de Doutora em Zoologia.

Orientador: **Dr. José Angel Alvarez Perez**

**Curitiba  
2010**

*Tanto tempo, tanto esforço, tanto dinheiro, muitas vezes para se conseguir resultados pequenos quando comparados com as horas investidas. Mas todas as frustrações e todos os esforços monótonos, repetitivos, tornam-se insignificantes diante da alegria pura de descobrir algo novo – e esse prazer pode ser saboreado quase todos os dias quando também se ama as pequenas coisas. Dizer: Nós descobrimos isso; nós compreendemos isso; nós conseguimos extrair sentido e ordem da confusão da natureza. Pode existir recompensa maior?*

*Stephen Jay Gould*

*Se o criador tivesse de fato sido pródigo ao realizar seu melhor projeto, o da criatura que concebeu à sua própria imagem, os criacionistas teriam certamente que concluir que Deus é realmente uma lula.*

*Diammond, 1985*

## **AGRADECIMENTOS**

Não há formas de agradecer a todas as pessoas pela imensa contribuição e carinho oferecido nessa caminhada, resta-me fazer aqui uma singela homenagem, demonstrando meus mais sinceros agradecimentos.

Ao meu orientador, Dr. Angel Perez por esses mais de seis anos de convivência amistosa e harmoniosa. Pelo incentivo, por ter sempre acreditado em mim e me apresentando ao fantástico mundo dos cefalópodes. Pelos momentos de conversas que foram muito mais valiosos que a leitura de vários “papers” e que contribuíram tanto na minha formação científica. Por ser um exemplo por sua dedicação à pesquisa e por seu caráter, enfim é um orgulho tê-lo como um orientador e o terei sempre como exemplo, a ser seguido.

Aos meus pais, Ana Liubine e Ivan Zaleski por todo amor, por toda dedicação, pela incrível e inacabável paciência e tolerância. Por terem me apoiado nesse sonho de tentar desvendar os mistérios marinhos, ainda que isso me fizesse ficar distante dos seus olhares cuidadosos! Ao mano Ed por sempre mandar palavras de apoio e incentivo e disposto a ajudar no que fosse preciso, mesmo quando não entendia muito para que servia tudo isso!

Ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia da UFPR, pela disponibilidade de espaço, laboratórios, material de consumo. A Vera Maria por sua atenção e preocupação em resolver com carinho todos os problemas burocráticos. À Capes e ao CNPq pela concessão de bolsa de estudos

Ao Laboratório de Produção de Moluscos (LPM) da Universidade do Vale do Itajaí, em nome do Prof. Dr. Gilberto Manzoni, por permitir a utilização livre de suas dependências e principalmente por ser um exemplo de bom profissional, sabendo administrar com êxito a complicada interação entre a academia e a comunidade. Mantendo o bom humor e a esperança mesmo quando tudo parece estar dando errado e, por sua humanidade e seu coração enorme, ao tratar todas as pessoas em todos os momentos, mesmo cercado de problemas e chateações. Ao Dr. Adriano Marenzi pelo empréstimo de equipamentos e utilização de espaço físico. E aos amigos, Bruno (Codorna), Rafa, Ursula, Candice.

À Dra. Roberta A. dos Santos pelo aceite em compor a banca examinadora e pela leitura e sugestões da pré-tese, dando contribuições construtivas ao trabalho. À Dr. Maria Gassala por ter tão gentilmente aceitado compor a banca examinadora. À professora Setuko, que mesmo de ultima hora, se dispôs gentilmente em ser suplente. Ao professor Emygdio pela amizade ao longo de mais de oito anos de convivência, pelo incentivo, pelo apoio, pelas boas palavras nos momentos difíceis, e agora pela oportunidade de contribuir cientificamente nesse trabalho.

Aos amigos irmãos, Patê, Lucélia, Tayla, Cassi, Alessandro, Marcos, Ivonete que mesmo à distância sempre foram muito fiéis. À Rosi, Tere, Pri, Sara, vocês foram muito mais que boas amigas que tive oportunidade de fazer nessa estada na Penha, vocês foram irmãs, às vezes mães, sempre confidentes. Para sempre vão estar no meu coração. À Vana, Marcinha, João (JP), Têti pelos deliciosos momentos de descontração. A Margareth, o Renato e a pequena Joana vocês são muito mais que bons vizinhos. A todos vocês meus amigos não há palavras que possam expressar minha gratidão.

Ao Zé Maria pela ajuda com os estômagos das *Lolliguncula's*, pelas dicas e sugestões. Em especial, ao Victor Eduardo por pacientemente ter cedido alguns dias de suas férias, me ajudando na amostragem biológica. Novamente à Priscila pela paciência em digitar algumas daquelas planilhas inacabáveis e sempre ajudando no que fosse possível. Aos amigos que tive oportunidade de fazer no Laboratório de Oceanografia Biológica (LOB), Richard, Rafael, Thaís, Vanessa, Aline, Renan, Martin obrigada pela convivência tão agradável, pelas conversas, pela disposição em sempre ajudarem. Ao amigo Rodrigo 'plei' que mesmo à distância, se mostrou pronto a ajudar quando solicitado. Ao amigo Gustavo pela imensa boa-vontade na elaboração dos Abstract's.

Aos companheiros de coleta, Gil, Bruno, Filipe (Batata), Thomas, Dayene, Jeferson, Edinho, Renato, Richard, Rafael pela disposição em capturar lulinhas e seus alimentos. Aos pescadores de camarão-sete-barbas que guardaram com muito cuidado as *Lolliguncula's* capturadas, em especial ao Tataí e família e ao Pedro. Aos amigos Gil e Renato pelo prazer que sentem em poder ajudar, pelas soluções inteligentes, pelo incrível senso de humor, vocês tornam a vida mais leve.

Ao Rafael Schroeder e ao Richard Schwarz pelas valiosas dicas e ensinamentos na leitura dos estatólitos e gladius, pelas bibliografias concedidas, pelas conversas, discussões, sem a ajuda de vocês parte desse trabalho não teria sido realizado. Em

especial ao Rafa que nessa fase final se mostrou tão disposto a auxiliar na análise dos dados e para discutir os resultados, com um profissionalismo e boa vontade inacreditáveis, lhe serei eternamente grata.

Ao agora amigo, Reginaldo, por ter me estimulado a iniciar essa trajetória, por sua maneira sensata de resolver os problemas, por ter vibrado com minhas conquistas no período em que estivemos juntos, por todo apoio sempre... enfim dedico a você grande parte desse trabalho e a minha eterna gratidão.

Ao Jeferson pela disposição em ajudar a arrumar os tanques quebrados, mesmo ficando todo cheio de resina e com os dedos colados. Por pensar em soluções criativas para manter as lulinhas saudáveis, por ceder peixes dos seus experimentos para alimentar as 'pequenas insaciáveis', por carregar os tanques, bateria, caixa de pesca, ser um pouco eletricista, algumas vezes encanador, outras pescador... tudo para me ver feliz, ao conseguir mantê-las vivas. Pelas noites, inclusive as de sábado, passadas nas balsas de mariscos fazendo coletas, pela elaboração dos mapas, pela paciência em ler, reler e discutir toda a tese, mesmo quando eu já tinha perdido toda a paciência e o humor... enfim por estar sempre presente, acreditando, apoiando, incentivando, agüentando todas as crises de nervosismo, os ataques de histeria e choro, mas especialmente pela cumplicidade, pela amizade, pelo amor, por vibrar e comemorar muito todas as etapas cumpridas. É muito bom ter você do meu lado!

E, por fim, não poderia deixar de falar da pequena Nanazinha, a companheira silenciosa de todos os momentos, sua alegria contagiante foram imprescindíveis.

A todos vocês meu **MUITO OBRIGADO!!!**

## SUMÁRIO

<b>Prefácio</b> .....	xx
1. Descrição da Área de Estudo .....	xxvi
2. Caracterização da pesca do camarão-sete-barbas na Armação de Itapocoroy.....	xxix
3. Caracterização abiótica da área no período de estudo .....	xxxi
4. Estratégia Amostral .....	xxxiii
4.1 Amostras biológicas .....	xxxiii
4.2 Expedições de campo .....	xxxiii
4.3 Processamento das amostras biológicas .....	xxxiv

### **Capítulo 1:** Avaliação das microestruturas do estatólito e *gladius* de *Lolliguncula brevis* como uma ferramenta para determinação da idade e do crescimento

RESUMO .....	37
ABSTRACT .....	38
1. INTRODUÇÃO .....	39
2. OBJETIVOS .....	41
2.1 Objetivo Geral .....	41
2.2 Objetivos Específicos .....	41
3. MATERIAL E MÉTODOS .....	42
3.1 Montagem do estatólito .....	42
3.2 Desgaste e polimento do estatólito .....	44
3.3 Morfologia do estatólito, leitura e verificação dos incrementos .....	45
3.4 Validação dos incrementos do estatólito .....	47
3.5 Leitura do gladius .....	49
3.6 Legibilidade e validação do gladius .....	50

3.7	Consistência das Contagens .....	51
4.	RESULTADOS .....	52
4.1.	Morfologia do Estatólito .....	52
4.2	Validação dos incrementos com tetraciclina .....	56
4.3	Leitura dos estatólitos .....	56
4.4	Consistência das contagens do estatólito .....	57
4.5	Crescimento do estatólito .....	60
4.6	Idade de <i>Lolliguncula brevis</i> .....	62
4.7	Morfologia e legibilidade do gladius .....	62
4.8	Precisão da contagem do gladius .....	62
4.9	Crescimento do gladius vs crescimento somático .....	65
4.10	Reconstrução do crescimento individual .....	65
4.11	Validação e determinação da idade .....	67
5.	DISCUSSÃO .....	68
<b>CAPITULO 2:</b> Comportamento da lula <i>Lolliguncula brevis</i>		
	RESUMO .....	72
	ABSTRACT .....	73
1.	INTRODUÇÃO.....	74
2.	OBJETIVOS .....	77
2.1	Objetivo Geral .....	77
2.2	Objetivos Específicos .....	77
3.	MATERIAL E MÉTODOS .....	77
3.1	Área de estudo .....	77
3.2	Coletas .....	77
3.3	Manutenção .....	79

3.4 Observações em tanque e no ambiente natural .....	80
4. RESULTADOS .....	81
4.1 Sinais cromáticos claros .....	81
4.2 Sinais cromáticos escuros .....	84
4.3 Sinais posturais e locomotores .....	86
4.4 Padrões Corporais .....	87
4.5 Duração dos Sinais .....	102
5. DISCUSSÃO .....	104

**CAPITULO 3:** Dieta da lula *Lolliguncula brevis* na Armação de Itapocoroy, Santa Catarina

RESUMO .....	108
ABSTRACT .....	109
1. INTRODUÇÃO .....	110
2. OBJETIVOS .....	112
2.1 Objetivo Geral .....	112
2.2 Objetivos Específicos .....	112
3. MATERIAIS E MÉTODOS .....	112
3.1 Obtenção das amostras .....	112
3.2. Processamento das amostras .....	112
3.3 Analise de Dados .....	114
4. RESULTADOS .....	115
5. DISCUSSÃO .....	121

**CAPITULO 4:** Idade, crescimento e maturação do loliginídeo *Lolliguncula brevis* em águas rasas do sul do Brasil

RESUMO .....	128
ABSTRACT .....	129
1. INTRODUÇÃO.....	130
2. OBJETIVOS .....	135
2.1 Objetivo Geral .....	135
2.2 Objetivos Específicos .....	135
3. MATERIAL E MÉTODOS .....	135
3.1 Amostragem Biológica .....	135
3.2 Periodicidade de deposição dos incrementos, determinação da idade e retrocálculo das datas de nascimento .....	136
3.3 Reconstrução do crescimento individual .....	137
3.4 Análise do crescimento recente dependente do tamanho.....	138
3.5 Ajuste de modelos de crescimento .....	138
3.5.1 Estatólito .....	139
3.5.2 Gladius .....	140
3.6 Modelos de Maturação .....	141
4. RESULTADOS .....	142
4.1 Ajuste dos modelos de crescimento .....	142
4.2 Crescimento dependente do tamanho .....	148
4.3 Análise do crescimento recente .....	152
4.4 Ajuste da maturação .....	154
4.5 Longevidade .....	155
4.6 Estrutura Populacional .....	155
4.6.1 Capturas de Outono .....	157

4.6.2 Capturas de Inverno .....	157
4.6.3 Capturas de Primavera .....	158
4.6.4 Capturas de Verão .....	158
5. DISCUSSÃO .....	160
5.1 Identificação dos modelos de crescimento .....	160
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	165
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	168

## LISTA DE TABELAS

### PREFACIO

Tabela I: Escala de maturação sexual de *Lolliguncula brevis* adaptada de ZALESKI (2005) ..... xxxv

Tabela II: Número de fêmeas, machos e indivíduos com sexo indeterminado de *L. brevis* coletados do *by catch* do camarão-sete-barbas na Armação de Itapocoroy entre fevereiro de 2006 e fevereiro de 2008 ..... xxxv

Tabela III: Número de estatólitos e *gladii* utilizados para avaliação como potenciais ferramentas para estudos de idade e crescimento (Capítulo 1) ..... xxxvi

Tabela IV: Sub-amostra de estatólitos e *gladius* utilizados para estudos de idade e crescimento (Capítulo 4) por sexo e em indivíduos de sexo indeterminado ..... xxxvi

### CAPITULO 1

Tabela I: Dimensões morfométricas do estatólito de *L. brevis*. CD: comprimento do domo; CR: comprimento do rostro; CT: comprimento total; LA: largura da asa; LD: largura do domo; LM: largura máxima; CDL: comprimento dorso-lateral; CVL: comprimento ventro-lateral; CM: comprimento do manto. Estão indicados o valor médio, o erro padrão (entre parênteses são apresentados os valores mínimos e máximos) ..... 54

Tabela II: Comparação entre três leituras consecutivas e independentes dos anéis depositados na microestrutura do estatólito de *L. brevis*. DP= desvio padrão; EMP= Erro Médio Percentual; CV= Coeficiente de Variação ..... 58

Tabela III: Coeficientes do modelo linear ajustado para as relações entre as leituras I, II e III do estatólitos de *L. brevis* e o resultado do teste *t* ..... 60

Tabela IV: Amplitude de CM (mm) e idade (dias) para fêmeas, machos de *Lolliguncula brevis* por estágio de maturação gonadal. São apresentados os valores mínimos e máximos e entre parênteses a média e E.P ..... 62

Tabela V: Comparação entre três leituras consecutivas e independentes dos incrementos depositados no *gladius* de *L. brevis*, considerando o mesmo comprimento do *gladius* em cada leitura. DP= desvio padrão; EMP= Erro Médio Percentual; CV= Coeficiente de Variação ..... 63

Tabela VI: Modelos linear e potencial ajustados às relações CM x CG e CG x PT, respectivamente, de *L. brevis* coletadas na Armação de Itapocoroy (n=253). CM= comprimento do manto; CG= comprimento do *gladius*; PT= peso total ..... 66

### CAPITULO 2

Tabela I: Coletas noturnas utilizando atração luminosa para observação e captura de *L. brevis*. São apresentadas as datas das coletas, o numero de indivíduos coletados, a

temperatura do ar (T ar), temperatura da água (T água), a direção e intensidade do vento predominante e outras informações pertinentes..... 78

Tabela II: Padrões corporais e seus sinais (cromáticos e locomotores/posturais), com a respectiva duração (máxima e mínima) observados na lula *L. brevis*, confinadas em tanque. O n corresponde ao número de vezes que cada componente foi observado nas filmagens, considerando todos os indivíduos observados ..... 83

Tabela III: Classificação dos sinais cromáticos, postural/locomotor e padrões corporais segundo o tempo de duração dos sinais agudos segundo JANTZEN & HAVENHAND (2003)..... 103

### CAPITULO 3

Tabela I: Valores de qui-quadrado e respectivo p comparando o índice de repleção estomacal entre machos, fêmeas e juvenis de *L. brevis* coletados na Armação de Itapocoroy. \*Indica variação significativa ..... 115

Tabela II: Ocorrência (%) dos itens alimentares encontrados em 799 estômagos com conteúdo em *Lolliguncula brevis* coletados na Armação de Itapocoroy..... 116

Tabela III: Comparação do número de estômagos contendo mais de um item alimentar identificados em fêmeas, machos e juvenis de *L. brevis* capturados na Armação de Itapocoroy. Está indicado o resultado ( $\chi^2$  e do p) da tabela de contingência aplicado entre machos e fêmeas (g.l= 1) ..... 116

Tabela IV: Frequência de ocorrência (% Foi) das presas encontradas em 617 estômagos com conteúdo nos diferentes estágios de maturação de machos, fêmeas e em juvenis de *Lolliguncula brevis* coletados na Armação de Itapocoroy..... 117

Tabela V: Comparação da ocorrência dos principais itens alimentares (peixes ósseos e crustáceos) nos estômagos de *L. brevis* coletados na Armação de Itapocoroy, por sexo e em juvenis. São apresentados os valores de qui-quadrado e o respectivo p (gl= 1). \*Indica variação significativa ..... 118

Tabela VI: Número de estômagos contendo os itens alimentares mais abundantes (crustáceos e peixes) em fêmeas, machos e juvenis de *L. brevis* coletados na Armação de Itapocoroy, por estação. São apresentados os valores de qui-quadrado e o respectivo p entre os dois itens mais abundantes. \*Indica variação significativa ..... 118

Tabela VII: Ocorrência dos itens alimentares mais consumidos por *L. brevis* (crustáceos e peixes ósseos) na Armação de Itapocoroy, agrupados por classes de comprimento. São apresentados o qui-quadrado e o respectivo p. \* Indicam variação significativa ..... 119

Tabela VIII: Tabela de Contingência comparando o consumo de peixes e crustáceos em comprimentos anteriores e após 50% dos indivíduos estarem aptos a se reproduzirem. Os tamanhos de maturação considerados foram: Fêmeas – primavera-verão: 39 mm CM; outono-inverno: 49 mm de CM; Machos - primavera-verão: 28 mm CM; outono-inverno: 30 mm de CM (para maiores detalhes ver capítulo 4). Indivíduos com CM maiores que os apresentados foram considerados maduros e indivíduos com CM

inferiores foram considerados imaturos. n (I/M): número de indivíduos imaturos (I) e maturos (M), contendo um único tipo de alimento; são apresentados ainda os resultados do teste ( $\chi^2$  e seu respectivo p. \* Indica variação significativa..... 119

Tabela IX: Espécies ocorrentes na Armação de Itapocoroy, que podem ser potenciais presas de *L. brevis* em alguma fase de vida. Dados extraídos de BRANCO & VERANI (2006) e VAQUERO (2006)..... 126

## CAPITULO 4

Tabela I: Exemplares de *L. brevis* capturados na Armação do Itapocoroy, com numero de estatólitos e gladii lidos. Amplitude de CM – Comprimento do Manto mínimo e máximo (mm); PT – Peso total mínimo e máximo (g); n–número de exemplares ..... 136

Tabela II: Identificação dos modelos que melhor descrevem o crescimento de *L. brevis* capturadas na Armação do Itapocoroy, baseados nos incrementos do estatólito. Os ajustes foram feitos por verossimilhança máxima e mínimos quadrados. Valores entre parênteses revelam o número de parâmetros para cada modelo. AIC – Critério de informação de Akaike; AICw – Peso de Akaike; Resíduo (CMobservado – CMestimado)<sup>2</sup>; r<sup>2</sup> - Coeficiente de determinação. Valores sublinhados indicam o modelo escolhido, baseados na soma da verossimilhança e no AICw..... 144

Tabela III: Estimativas dos parâmetros para o modelo de Schnute. *g*<sub>2</sub> - parâmetros de curvatura; *g*<sub>1</sub> – Taxa de crescimento;  $\mu$  – Comprimento no ponto de inflexão do modelo em milímetros; *m*<sub>1</sub> – comprimento para idade mínima; *a*\*- idade estimada no ponto de inflexão..... 144

Tabela IV: Identificação do modelo que melhor descreve o crescimento de *L. brevis* capturadas na Armação do Itapocoroy baseado nos incrementos dos gladii. Os ajustes foram feitos por verossimilhança máxima e mínimos quadrados. Valores entre parênteses revelam o número de parâmetros para cada modelo. AIC – Critério de informação de Akaike; AICw – Peso de Akaike; Resíduo (CMobservado – CMestimado)<sup>2</sup>; r<sup>2</sup> - Coeficiente de determinação. Valores sublinhados indicam o modelo escolhido..... 146

Tabela V: Estimativas dos parâmetros para o modelo de Schnute baseados nos incrementos do estatólito para fêmeas e machos nascidos no outono-inverno e na primavera-verão dos anos de 2006 e 2007. *g*<sub>2</sub> - parâmetros de curvatura; *g*<sub>1</sub> – Taxa de crescimento;  $\mu$  – Comprimento no ponto de inflexão do modelo em milímetros; *m*<sub>1</sub> (comprimento para idades mínimas) ..... 147

Tabela VI. Estimativas dos parâmetros do modelo de Schnute baseados nos incrementos dos *gladii* de fêmeas e machos de *L. brevis* nas estações de primavera-verão e outono-inverno dos anos de 2006 e 2007..... 148

Tabela VII: Teste de homogeneidade das declividades comparando as trajetórias de crescimento dependente do tamanho em machos e fêmeas de *L. brevis* capturados na Armação de Itapocoroy. *G*Inc', variável dependente; *CG*, covariante; *Sexo*, fator de agrupamento; *gl*, graus de liberdade; *MS*, média dos quadrados; *F*, valores de *F* e os valores de *p*..... 149

Tabela VIII: Teste de homogeneidade das declividades entre as diferentes fases identificadas na trajetória média de crescimento dependente do tamanho. As fases comparadas foram I-II e II-III. GINC', variável dependente; CG, covariante; FASE, fator de agrupamento; gl, graus de liberdade; MS, média dos quadrados; valores de F e valores p. Os intervalos considerados na fase I incluíram comprimentos de gladius com até 31 mm; Fase II entre 31 e 45 mm e fase III, acima de 45 mm para as fêmeas. Já para os machos o intervalo I foi até 29 mm de CG, Fase II de 29 a 40 mm e Fase III acima de 40 mm ..... 149

Tabela IX: Teste de homogeneidade das declividades comparando o crescimento dependente do tamanho entre as estações outono-inverno e primavera-verão para fêmeas e machos de *L. brevis* capturadas na Armação de Itapocoroy. GInc', variável dependente; CG, covariante; Estação, fator de agrupamento; df, graus de liberdade; MS, média dos quadrados; F, valores de F e os valores de p..... 151

Tabela X: Análise entre sexos do crescimento recente dependente do tamanho de *L. brevis* capturadas na Armação de Itapocoroy. A ANCOVA testou a diferença entre os sexos para GInc', "Entre os sujeitos" e "Dentro dos sujeitos". O fator foi, Sexo, GInc' medidas repetidas em cada gladius. Dias (de 1 a 15) período no qual GInc' foi medido repetidamente; CG'(comprimento do gladius retrocalculado para 15 dias) foi a covariante..... 152

Tabela XI: Análise entre estações do crescimento recente dependente do tamanho de *L. brevis* capturadas na Armação de Itapocoroy. A ANCOVA testou a diferença entre os sexos para GInc', "Entre as estações" e "Dentro das estações". O fator foi, Sexo, GInc' medidas repetidas em cada gladius. Dias (de 1 a 15) período no qual GInc' foi medido repetidamente; CG'(comprimento do manto retrocalculado para 15 dias) foi a covariante..... 153

Tabela XII: Estimativas para os parâmetros da curva de maturação (modelo logístico) para *L. brevis* capturadas na Armação de Itapocoroy. São apresentados os dados totais e agrupados nas estações outono-inverno e primavera-verão.  $\mu_{0.5}$  (mm) e  $\alpha_{0.5}$  (dias) – Tamanho e idade, respectivamente, onde a proporção de maduros é de 50% em milímetros e dias..... 155

Tabela XIII: Estimativas média (mínimo e máximo) de idades para *L. brevis* em maturação avançada (III e IV) capturados na Armação de Itapocoroy. CM – comprimento do manto em milímetros; n – número de exemplares..... 155

Tabela XIV: Resumo dos dados extraídos de *L. brevis* capturadas na Armação de Itapocoroy entre os anos de 2006 e 2008 que tiveram seus estatólitos lidos. ♀: Fêmeas; ♂: Machos; J: juvenis (indivíduos de sexo indeterminado); n: número de exemplares; CM – Comprimento do manto mínimo e máximo em milímetros; Idade – Idade mínima e máxima em dias ..... 159

## LISTA DE FIGURAS

### PREFACIO

- Figura 1: Localização da Armação do Itapocoroy, município de Penha. Destacado no Estado de Santa Catarina e no Brasil..... xxvii
- Figura 2: Área de maricultura, Armação de Itapocoroy, município Penha, SC..... xxviii
- Figura 3: Áreas tradicionais de arrasto de camarão sete-barbas na região de Penha, Santa Catarina, segundo BRANCO & VERANI (2006)..... xxxi
- Figura 4: Embarcações utilizadas na pesca do camarão-sete-barbas. As embarcações trabalham em arrasto duplo e operam com dois tangones..... xxxi
- Figura 5: Parâmetros abióticos (temperatura da água, transparência, salinidade e clorofila) mensurados na Armação de Itapocoroy no período de abril de 2006 a fevereiro de 2008. Dados fornecidos pelo LAN-UNIVALI..... xxxi
- Figura 6: Processamento de amostras de *L. brevis* coletadas na Armação de Itapocoroy. A- Medida do comprimento do manto; B- Pesagem; C- Sexagem ..... xxxiv

### CAPITULO 1

- Figura 1: A- Extração do estatólito de *L. brevis* após incisão na superfície ventral da cabeça. B- Montagem dos estatólitos nas lâminas histológicas..... 42
- Figura 2: Exemplos de estatólitos de *L. brevis* eliminados por trincas após montagem nas lâminas histológicas. Aumento: 100x..... 44
- Figura 3: Processo de desgaste dos estatólitos de *L. brevis* fixados em lâminas histológicas, utilizando microabrasivos. Foto: Extraído de Schwarz (2006) ..... 45
- Figura 4: Medidas morfométricas realizadas no estatólito de *L. brevis*. CT: comprimento total; CD: comprimento do domo; CVL: comprimento ventro-lateral; CDL: comprimento dorso-lateral; LA: largura da asa; LD: largura do domo. LM: Largura máxima = LD + LA..... 46
- Figura 5: Estatólito de *L. brevis*. Estão indicadas a Zona nuclear (seta preta) e o anel embrionário (seta branca)..... 47
- Figura 6: Exemplar de *L. brevis* submetido a experimentação com tetraciclina 250mg/L..... 48
- Figura 7: A- Posição do gladius em *L. brevis*. B e C- Gladius extraído de *L. brevis*. Comprimento 50,7 mm..... 49
- Figura 8: Vista anterior do estatólito esquerdo de *L. brevis* no aumento de 100x, e suas respectivas componentes. O comprimento do topo do domo à ponta do rostro é de 0,81mm..... 52

Figura 9: Pequenas variações observadas no padrão morfológico básico em estatólitos de <i>L. brevis</i> . A: Extremidade do domo expandida. B: Rostro mais pontiagudo. Aum.: 100x.....	53
Figura 10: Estatólito de <i>L. brevis</i> em aumento de 100x. Observar centro mais escuro variando de um marrom até âmbar.....	55
Figura 11: Anéis concêntricos do estatólito de <i>L. brevis</i> . Cada incremento é formado por 2 bandas de periodicidade sub-diária, uma clara e uma escura (ARKHIPKIN, 2005). A: Aumento 400x; B: Checks (setas) na estrutura do estatólito. Aumento 400x.....	55
Figura 12: Detalhe da região central de dois estatólitos de <i>L. brevis</i> . A: Anel de eclosão pouco marcado; B: anel de eclosão bem marcado.....	56
Figura 13: Comparação entre o número de anéis observados no estatólito de <i>Lolliguncula brevis</i> em três leituras independentes de um único leitor, leitura I vs leitura II, leitura I vs leitura III, leitura II vs leitura III (n=36), respectivamente .....	59
Figura 14: Relação entre comprimento do manto (CM) e comprimento do estatólito (CE) e os respectivos resíduos da relação para fêmeas (n=49), machos (n=64) e juvenis (n=34) de <i>L. brevis</i> coletados na Armação de Itapocoroy. As equações das relações estão apresentadas no texto .....	61
Figura 15: Comparação entre o número de incrementos observados no gladius de <i>Lolliguncula brevis</i> em três leituras independentes de um único leitor, numero de anéis contabilizados na leitura I vs leitura II, leitura I vs leitura III, leitura II vs leitura III (n=30), respectivamente .....	64
Figura 16: Relação linear entre comprimento do manto (CM) e comprimento do gladius (CG) e relação geométrica entre CG e peso total (PT) e as respectivas análises de resíduos de <i>L. brevis</i> coletadas na Armação de Itapocoroy.....	66
Figura 17: Espaçamento médio entre os incrementos do gladius (mm), em relação ao comprimento do gladius (mm) de <i>L. brevis</i> . São apresentadas a média (linha inteira) e o erro padrão (linhas pontilhadas).....	67
Figura 18: Relação entre o número de incrementos do estatólito (IE) de 35 <i>L. brevis</i> e o número de incrementos dos respectivos gladii (IG) anteriores ao GL=25mm .....	67

## CAPITULO 2

Figura 1: Observação e captura de <i>L. brevis</i> na Armação de Itapocoroy. A- Tanques utilizados no transporte de lulas. B- Rede elevadiça armada durante o dia. C- Rede elevadiça e atratores luminosos. D- Lulas e fauna acompanhante em tanque de transporte; condições abióticas monitoradas por sonda multiparâmetros.....	79
Figura 2: Sinais cromáticos (SC), posturais/locomotores (SPL) e padrões corporais (PC) de <i>L. brevis</i> em cativeiro. a) SC Claro; b) SC Todo Escuro e SPL Braços rígidos; c) SC Manchas brancas dorsais; d) SC Claro e PC Alimentação; e) SC Dourado; f) SC Todo	

escuro e PC Alimentação; g) SPL Apontando para cima; h) SC Ponta dos braços escurecida; i) SC Bandas transversais; j) SC Órgãos reprodutivos; l) PC Flamboyant.....90

Figura 3: Sinais cromáticos na lula *L. brevis* observados em cativeiro. a) Claro; b) Claro com faixa longitudinal dorsal; c) Olhos sombreados; d) Listras na margem da nadadeira; e) Manchas brancas dorsais ..... 91

Figura 4: Sinais cromáticos na lula *L. brevis* observados em cativeiro. f) Órgãos reprodutivos; g) Todo Escuro; h) Braços e cabeça escurecidas; i) Ponta dos braços escurecida..... 92

Figura 5: Sinais cromáticos na lula *L. brevis* observados em cativeiro. j) Bandas transversais; l) Banda transversal na região central; m) Escurecimento lateral; n) Componente de mancha escura ..... 93

Figura 6: Sinais cromáticos na lula *L. brevis* observados em cativeiro. o) Listras na margem do manto; p) Listras no braço; q) Extremidade posterior escurecida; r) Passagem de nuvem ..... 94

Figura 7: Sinais posturais/locomotores de *L. brevis* observados em cativeiro. s) Braços abaixados; t) Braços para cima; u) Braços esticados..... 95

Figura 8: Sinais posturais/locomotores de *L. brevis* observados em cativeiro. v) Braços rígidos; w) Apontando para cima; x) Apontando para baixo ..... 96

Figura 9: Padrões corporais de *L. brevis* observados em cativeiro. y) Flamboyant; z) Flecha ..... 97

Figura 10: Padrões corporais de *L. brevis* em cativeiro; a) duas lulas se alimentando do mesmo peixe; b, c e d) Intimidação; e) Posicionamento paralelo ..... 98

Figura 11: Exemplares de juvenis de sardinha após alimentação de *L. brevis*..... 98

Figura 12: Sequência de captura de peixe de *L. brevis* (padrão corporal: Captura de alimento), em cativeiro ..... 99

Figura 13: Sequência de ataque de *L. brevis* em tanque, no esquema apresentado a ameaça é o observador. As setas indicam a direção do movimento ..... 100

Figura 14: Intimidação de *L. brevis* a co-específico em ambiente confinado. O display foi observado quando a lula que sofria o ataque estava se alimentando ..... 101

### **CAPITULO 3**

Figura 1: Processamento de estômagos de *L. brevis* coletados na Armação de Itapocoroy, Penha, SC. a) Remoção do excesso de água com papel toalha; b) Pesagem em balança de precisão; c) Avaliação do conteúdo em microscópio estereoscópico; d) Conteúdo estomacal..... 113

Figura 2: Proporção de crustáceos e peixes ósseos e outras presas menos frequentes nos estômagos de *L. brevis*, coletadas na Armação de Itapocoroy, por sexo e estágio de

desenvolvimento gonadal. Branco= crustáceos; Cinza= peixes osteicties; preto= outros itens..... 120

Figura 3: Frequência de ocorrência de peixes, crustáceos, lulas e outros itens em diferentes classes de comprimento de manto em *Lolliguncula brevis* (n= 611) coletadas na Armação de Itapocoroy..... 121

Figura 4: Amostras de itens alimentares encontrados nos estômagos de *L. brevis* coletadas na Armação de Itapocoroy. a, b, c fragmentos de carapaças de crustáceos. d, e olhos pedunculados de crustáceos. f, g cristalino de peixes; h membrana pigmentada de lulas. i discos intervertebrais de peixes osteicties, j escamas ciclóides. l sedimento... 122

## CAPITULO 4

Figura 1: Ajustes dos modelos Potencial, Exponencial, Gompertz e Schnute para estatólitos de machos de *L. brevis* capturados na Armação de Itapocoroy..... 143

Figura 2: Ajustes dos modelos Potencial, Exponencial, Gompertz e Schnute para estatólitos de fêmeas de *L. brevis* capturados na Armação de Itapocoroy..... 143

Figura 3: Ajustes dos modelos Potencial, Exponencial, Gompertz e Schnute para gladius de fêmeas de *L. brevis* capturados na Armação de Itapocoroy, nos anos de 2006 e 2007 (CG= comprimento do gladius; G= espessura do incremento do gladius) ..... 145

Figura 4: Ajustes dos modelos Potencial, Exponencial, Gompertz e Schnute para gladius de machos de *L. brevis* capturados na Armação de Itapocoroy, nos anos de 2006 e 2007 (CG= comprimento do gladius; G= espessura do incremento do gladius).....145

Figura 5: Ajuste do modelo de crescimento de Schnute baseados nos incrementos do estatólito para *L. brevis* capturados na Armação de Itapocoroy. A) Fêmeas; outono/inverno; B) Fêmeas; primavera/verão; C) Machos; outono/ inverno; D) Machos; primavera/verão dos anos de 2006 e 2007..... 147

Figura 6: Ajuste do modelo de crescimento de Schnute baseados nos incrementos do gladius para *L. brevis* capturados na Armação de Itapocoroy. A) Fêmeas; outono/inverno; B) Fêmeas; primavera/verão; C) Machos; outono/ inverno; D) Machos; primavera/verão dos anos de 2006 e 2007..... 148

Figura 7: Trajetória média de crescimento dependente do tamanho reconstruída para fêmeas (A) e machos (B) de *L. brevis* capturadas na Armação do Itapocoroy (Penha, SC), a partir da média dos incrementos de crescimento medidos sobre o gladius (linha cheia), as linhas pontilhadas indicam o desvio padrão. I, II, III indicam fases de crescimento identificadas..... 150

Figura 8: Comparação das trajetórias médias de crescimento dependente do tamanho nas estações da primavera-verão (linhas pontilhadas) e outono-inverno (linha cheia) dos anos de 2006 e 2007 fêmeas (A) e machos (B) de *L. brevis* capturados na Armação de Itapocoroy (Penha, SC)..... 151

Figura 9: Trajetórias médias de crescimento recente dependente do tamanho para fêmeas (n=35) e machos (n=65) maduros de *L. brevis* capturados na Armação de Itapocoroy entre março de 2006 e fevereiro de 2008. Valores do teste de homogeneidade de declividades na Tabela IX ..... 153

Figura 10: Proporção de indivíduos maduros de *L. brevis* capturadas na Armação de Itapocoroy no período de março de 2006 a fevereiro de 2008. A) Fêmeas, sendo a maturação média determinada pela idade; B) Fêmeas por comprimento do manto; C) Machos por idade e D) machos por comprimento do manto..... 154

Figura 11: Trajetória individual de crescimento de *L. brevis* capturadas na Armação de Itapocoroy retro-calculadas a partir do número de marcas no estatólito e das datas de captura. As linhas conectam as datas de morte às datas de nascimento (eixo horizontal). Os agrupamentos ocorreram por estação de nascimento no período de março de 2006 a fevereiro de 2008. A) ♀ - fêmeas; B) ♂ - machos..... 156

Figura 12: Distribuição de frequência de nascimentos (colunas vazias) para indivíduos maduros (estágios III e IV; n= 232) de *L. brevis* capturados (colunas em cinza) em diferentes estações do ano entre novembro de 2005 e fevereiro de 2006 na Armação de Itapocoroy ..... 159

## PREFÁCIO

Atualmente são conhecidas em torno de 720 espécies de cefalópodes (ROPER & HOCHBERG, 2005). Apesar de o número ser relativamente pequeno, o grupo apresenta uma biomassa considerável além de formas corporais e estilos de vida altamente variáveis (HANLON & MESSENGER, 1996). Do ponto de vista ecológico, são um elo chave nas cadeias tróficas marinhas, já que promovem a transferência energética entre os ambientes bentônicos e pelágicos, justificado por seu hábito demersal diurno e a dispersão na coluna d'água durante a noite (AMARATUNGA, 1983; CADDY, 1983). O grupo ocupa todos os habitats marinhos, onde preda ativamente crustáceos, peixes e moluscos inclusive outros cefalópodes, além de servirem como importantes itens alimentares para outros grupos de vertebrados marinhos (VOSS, 1967; FILIPOVA, 1971; AMARATUNGA, 1983). Recebem o título de predadores subdominantes, pois aumentam em biomassa quando outras espécies dominantes se tornam escassas, como resultado, por exemplo, de pesca excessiva (ROPER et al., 1984).

Dentre os cefalópodes, a Ordem Teuthida vive em grandes agrupamentos nas camadas relativamente superficiais dos oceanos, em águas costeiras e da plataforma continental, sustentando atividades pesqueiras locais (BOYLE, 1983; GUERRA & GANDARAS, 1983; COELHO, 1985). A Família Loliginidae com mais de 40 espécies descritas (BRAKONIECKI, 1986; NESIS, 1987) se destaca dentro desse grupo por sua importância econômica e pela diversidade morfológica e de tamanhos corporais (ANDERSON, 2000).

No Brasil ocorrem cinco espécies representativas dessa família: *Loligo plei* Blainville, 1823; *Loligo sanpaulensis* Brakoniecki, 1984; *Loligo surinamensis* Voss, 1974, *Lolliguncula brevis* (Blainville, 1823) (HAIMOVICI, 1985) e *Sepioteuthis sepioidea* (Blainville, 1823) (HAIMOVICI et al., 1989). *Sepioteuthis sepioidea* é pouco conhecida em águas brasileiras e o único trabalho publicado para a espécie em nossas águas é o de HAIMOVICI et al. (1989) que registra a ampliação da área de ocorrência da espécie na costa brasileira.

*Loligo plei* ocorre com relativa abundância no litoral brasileiro e possuem importância pesqueira, em especial na costa Sudeste-Sul do país, onde é capturada tanto artesanal quanto industrialmente entre os estados do Rio de Janeiro e Santa Catarina (COSTA & HAIMOVICI, 1990; PEREZ & PEZZUTO, 1998; PEREZ, 1999; PEREZ,

2002 *a; b*). *Loligo sanpaulensis* constitui fauna acompanhante das duas categorias de pesca na mesma região, embora represente um recurso pesqueiro potencial no sul do Brasil (ANDRIGUETTO FILHO, 1989), seus desembarques no Estado Santa Catarina têm sido sempre inferiores aos da espécie congênica *L. plei* (PEREZ, 2002*b*; PEREZ & PEZZUTO, 1998). Nas cadeias tróficas da plataforma continental gaúcha, a espécie é considerada uma das mais importantes, pois serve de alimento para cetáceos, pinípedes, pingüins, além de várias espécies de peixes teleósteos demersais e bentônicos (SANTOS & HAIMOVICI, 1998; SANTOS, 1999). Dada a importância ecológica e comercial dessas espécies, sua biologia na costa sudeste-sul brasileira é relativamente bem conhecida (*e.g.* PÁLACIO, 1977; JUANICÓ, 1979; ANDRIGUETTO FILHO, 1989; HAIMOVICI *et al.*, 1989; COSTA & HAIMOVICI, 1990; ANDRIGUETTO FILHO & HAIMOVICI, 1997, HAIMOVICI & PEREZ, 1991*a*; PEREZ & HAIMOVICI, 1991; COSTA & FERNANDES, 1993; COSTA, 1994; PEREZ *et al.*, 1997; SANTOS & HAIMOVICI, 1998; PEREZ & PEZZUTO, 1998; PEREZ, 1999; 1999; PEREZ, 2002*a; b*; PEREZ *et al.*, 2002; GASALLA, 2005; PEREZ *et al.*, 2006; MARTINS *et al.*, 2006; RODRIGUES & GASALLA, 2008).

Outro loliginídeo que ocorre abundantemente nas águas rasas do litoral brasileiro, porém sem valor econômico, é *Lolliguncula brevis*. A espécie de pequeno porte distribui-se ao longo da costa oeste do Atlântico desde Delaware (39°N e 76°W) até o sul do Brasil (27°S e 48°W) (VECCHIONE *et al.*, 1989). Em algumas localidades do Golfo do México, a espécie é o invertebrado nectônico dominante durante algumas épocas do ano (DRAGOVICH & KELLY, 1967; LIVINGSTON *et al.*, 1976). O gênero *Lolliguncula* destaca-se entre os Cephalopoda por ser o único que tolera baixas salinidades (VECCHIONE, 1991). Essa tolerância se deve provavelmente a características próprias do pigmento respiratório (hemocianina) da espécie, que tem alta tolerância a mudanças de salinidade, além de apresentar uma elevada afinidade com o oxigênio e uma pequena dependência do pH dentro de uma ampla faixa da salinidade, diferentemente do observado na hemocianina de espécies estenoalinas (MANGUM, 1991; FINKE *et al.*, 1996). A elevada capacidade em tolerar grandes débitos de oxigênio permite que os indivíduos explorem diferentes nichos alimentares e evitem predadores através de excursões de curta duração para águas hipóxicas (VECCHIONE, 1991).

BARTOL et al. (2002) detectaram que a abundância da espécie na Baía Cheasepeake está diretamente relacionada aos parâmetros ambientais, como a salinidade, temperatura da água e níveis de oxigênio dissolvido, havendo um aumento na abundância em salinidades intermediárias (22-24‰). No estuário de Apalachicola (Flórida, EUA), foi detectado que o habitat mais apropriado para *L. brevis* eram os canais ou passagens com correntes de alta velocidade e em salinidades de 20-30‰ (LAUGHLIN & LIVINGSTON, 1982). Comparações de combinações entre temperatura e salinidade da água revelaram que somente em baixas temperaturas (5 a 9° C) a captura não aumenta com o aumento da salinidade e em relação às profundidades, as maiores abundâncias foram registradas entre 5,0 e 15,0m (BARTOL et al., 2002). Devido a sua adaptabilidade a águas salobras, ao pequeno tamanho e a facilidade de captura, a espécie tem sido utilizada em estudos biomédicos, especialmente no Hemisfério Norte (e.g. BOLETZKY & HANLON, 1983; BRISMAR & GILLY, 1987; COOPER & HANLON, 1986; DUBAS et al., 1986a e b; MAGNUM, 1991; HANLON et al.; 1999; BARTOL & PATTERSON, 2001).

No Brasil, a espécie distribui-se amplamente, sua presença foi confirmada nas zonas costeiras dos estados de Pernambuco, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná e Santa Catarina (PALACIO, 1977; JUANICÓ, 1979; HAIMOVICI & PEREZ, 1991b; HAIMOVICI & ANDRIGUETTO FILHO, 1986; ZALESKI, 2005). Nas regiões sudeste-sul do país a espécie é um importante componente do “by-catch” da pesca direcionada ao camarão sete-barbas (*Xiphopenaeus kroyeri*). Essa pescaria se caracteriza pela baixa seletividade e pela captura de um grande contingente da fauna demersal e bentônica, geralmente formada por exemplares de pequeno porte ou juvenis de espécies de interesse econômico (BRANCO & FRACASSO, 2004). Na Armação do Itapocoroy, litoral catarinense, por exemplo, para cada quilograma da espécie-alvo são capturados, aproximadamente 17,3 kg de fauna acompanhante. A malacofauna, incluindo *L. brevis*, representa 4,2% da massa dos grupos acompanhantes (BRANCO & FRACASSO, 2004).

O descarte da fauna acompanhante é um problema mundial, sendo considerada na literatura, a principal questão a ser resolvida na atividade pesqueira atual (VIANNA, 2001). O gerenciamento efetivo das atividades pesqueiras deve considerar não somente as espécies-alvo, mas sim o conjunto da captura, incluindo-se aí o pescado acessório (FAO, 1995). Assim, o conhecimento do ciclo de vida das espécies presentes no

descarte permite compreender sua suscetibilidade às pescarias. Pesquisas com esse intuito são indispensáveis para um efetivo manejo da pesca e dos ambientes costeiros em nosso litoral.

O estudo de cefalópodes costeiros, em especial os ocorrentes em regiões tropicais tem revelado uma nova importância em tempos de mudanças climáticas e aquecimento global. Visto que esses loliginídeos toleram e até mesmo prosperam em condições de águas quentes, o grupo será favorecido pelo aumento de temperatura ocasionado pelas mudanças climáticas (JACKSON, 2004). Entender como esses organismos respondem a alterações ambientais pode nos auxiliar a prever que tipo de transformações ocorrerá nos ecossistemas decorrentes do aquecimento global.

Os estudos já realizados no Brasil com *L. brevis*, o loliginídeo mais costeiro do nosso litoral, fizeram abordagens descritivas pouco aprofundadas envolvendo parâmetros biológico-populacionais (JUANICÓ, 1979; MARTINS, 2002; ZALESKI, 2005) e trataram de aspectos taxonômicos (SIMONE, 1997; ZALESKI, 2005). O status da espécie vinha sendo questionado por SIMONE (1997) e PEREZ & VIDAL (1997) baseando-se nas diferenças morfológicas e nos padrões de desova entre as populações ocorrentes nos Atlânticos Norte e Sul. Os autores sugeriam a possibilidade de estar presente no litoral brasileiro mais de uma espécie do gênero *Lolliguncula* ou uma nova espécie de loliginídeo. Em 2005, ZALESKI tendo por base esses estudos, realizou comparações morfológicas de exemplares de *L. brevis* coletados ao longo da costa brasileira e concluiu tratar-se de uma única espécie, a qual difere das descrições apresentadas para os espécimes do hemisfério Norte. Ainda sem apresentar a questão taxonômica completamente elucidada (já que depende de comparações morfológicas e genéticas entre exemplares do Atlântico Norte e Sul), análises compreensivas da biologia da espécie podem atuar como ferramenta para as questões taxonômicas, além de serem indispensáveis para compreender sua suscetibilidade às pescarias e às demais ações antrópicas presentes na área de estudo.

Uma das principais questões a serem elucidadas a respeito da espécie trata de sua diversidade e complexidade populacional, para tanto é necessário que ferramentas específicas sejam desenvolvidas, já que as técnicas existentes (baseadas em classes de comprimento) não atendem a essa demanda. Assim o capítulo 1 denominado “Avaliação das microestruturas do estatólito e gladius de *Lolliguncula brevis* como uma ferramenta

para determinação da idade e do crescimento” irá avaliar se as estruturas rígidas do estatólito e do gladius podem auxiliar no entendimento da composição e complexidade populacional da espécie. As estruturas apresentam incrementos que podem revelar a idade e o crescimento da espécie, parâmetros críticos para a compreensão de padrões biológicos e da história de vida (JACKSON, 2004) em cefalópodes. A utilização dessas estruturas, no entanto, não é direta e demanda estudos preliminares no sentido de aprimorar a interpretação das marcas de crescimento, verificar a consistência das leituras e, se possível, confirmar a periodicidade da deposição. O interesse pela utilização de estruturas rígidas na determinação da idade de cefalópodes é crescente, entretanto, entretanto as amostras geralmente são pequenas (JACKSON, 2004) e pouco representativas. Assim a realização de estudos com um maior número de espécies e de indivíduos é prioritária. O referido capítulo apresentará a viabilidade das estruturas para estudos populacionais e a metodologia para a determinação da idade e do crescimento individual para *L. brevis*.

Outro atributo biológico que pode auxiliar na identificação taxonômica e ser utilizado em análises filogenéticas são os aspectos comportamentais dos organismos. Observações comportamentais permitem reconhecer diversos aspectos da vida dos animais e atuam como importantes ferramentas na análise comportamental quantitativa, no desenvolvimento de chaves de identificação taxonômica e para análises filogenéticas da expressão cromática (HANLON, 1988). As exibições comportamentais dos cefalópodes, com mudanças extremamente rápidas na aparência, devido ao controle neural dos cromatóforos (MONYNIHAN & RODANICHE, 1982; HANLON, 1988; HANLON *et al.*, 1994, 1999; HANLON & MESSENGER, 1996), os distingue de todos os outros grupos animais. A modificação das formas do corpo deve-se a uma combinação de componentes posturais, locomotores e cromáticos que juntos constituem a aparência final do animal (PACKARD & SANDERS, 1969, 1971; PACKARD & HOCHBERG, 1977; HANLON, 1982; ROPER & HOCHBERG, 1988; HANLON *et al.*, 1994, 1999; HANLON & MESSENGER, 1996) e são utilizadas essencialmente para crípe e para comunicação (HANLON & MESSENGER, 1996). Os padrões corporais em cefalópodes têm sido estudados por muitas décadas e descrito para uma grande variedade de espécies (p.e. MOYNIHAN & RODANICHE, 1982; HANLON *et al.*, 1994; HANLON *et al.*, 1999; HANLON & MESSENGER, 1996). No Brasil, entretanto, esses estudos são praticamente inexistentes, sendo conhecidas as descrições realizadas

por MARTINS (2002), MARTINS & PEREZ (2006) e NUNES et al. (2007). Nesse contexto se insere o capítulo 2 “Padrões comportamentais da lula *Lolliguncula brevis*”, o qual abordará aspectos comportamentais da espécie em cativeiro, os quais poderão ser futuramente utilizados como ferramenta em estudos filogenéticos.

O capítulo 3 “Dieta da lula *Lolliguncula brevis* em águas rasas do sul do Brasil”, traz uma descrição da alimentação natural da espécie explorada pela pesca artesanal direcionada ao camarão-sete-barbas. Estudos realizados sobre a dieta de Loliginidae demonstram que esses organismos predam sobre uma ampla gama de presas, sendo especialmente piscívoros oportunistas (WORMS, 1983; NIXON, 1987; DAWE, 1988; LIPINSKI & LINKOWSKI, 1988). A importância de outras presas, como crustáceos e lulas, varia conforme a espécie e a distribuição geográfica (RODHOUSE & NIGMATULLIN, 1996). A dieta dos loliginídeos de ampla distribuição na costa atlântica americana é pouco estudada, destacando-se os trabalhos realizados para *L. plei* (LAROE, 1967; WHITAKER, 1978; JUANICO, 1979; AROCHA & UROSA, 1991;) e *L. sanpaulensis* (CASTELLANOS, 1967; ANDRIGUETTO-FILHO, 1989; SANTOS & HAIMOVICI, 1998 e COSTA, 1994). Para *L. brevis* um único trabalho que descreve a dieta da espécie foi realizado no estuário da Flórida por DRAGOVICH & KELLY (1967) e no Brasil o estudo de MARTINS (2002) fez uma avaliação preliminar da dieta da espécie verificando o conteúdo de 10 estômagos. O presente estudo traz uma descrição da alimentação natural de *L. brevis* presente no *by-catch* da pesca artesanal do camarão sete-barbas (*Xiphopenaeus kroyeri*) na Armação de Itapocoroy e a relaciona com aspectos biológicos da espécie.

Finalmente o capítulo 4, “Idade, crescimento e maturação do loliginídeo *Lolliguncula brevis* em águas rasas do sul do Brasil” abordará aspectos da estrutura populacional da espécie baseando-se na idade e no crescimento. Estudos semelhantes em nossa costa foram realizados para *Loligo sanpaulensis* e *L. plei* (ANDRIGUETTO FILHO & HAIMOVICI, 1997; 1996; COSTA & FERNANDES, 1993; PEREZ et al., 1997; PEREZ, 1999; PEREZ, 2002a; PEREZ, 2002b; PEREZ et al., 2002; MARTINS, 2002), principais componentes das capturas de cefalópodes geradas pela pesca de arrasto na plataforma do Sudeste e Sul do Brasil e para o ommastreídeo *Illex argentinus* (SCHROEDER, 2006; SCHWARZ, 2006; SCHWARZ & PEREZ, 2007; SCHROEDER, 2009; SCHWARZ, 2009). Estudos semelhantes para *L. brevis* foram realizados por JACKSON et al. (1997) para a população ocorrente no Hemisfério Norte.

Nesse capítulo será verificada a estrutura populacional, os padrões de crescimento ao longo do ano, o efeito de condições ambientais sobre os padrões de crescimento e maturação dos grupos populacionais e de *L. brevis* ocorrente em águas rasas do sul do Brasil.

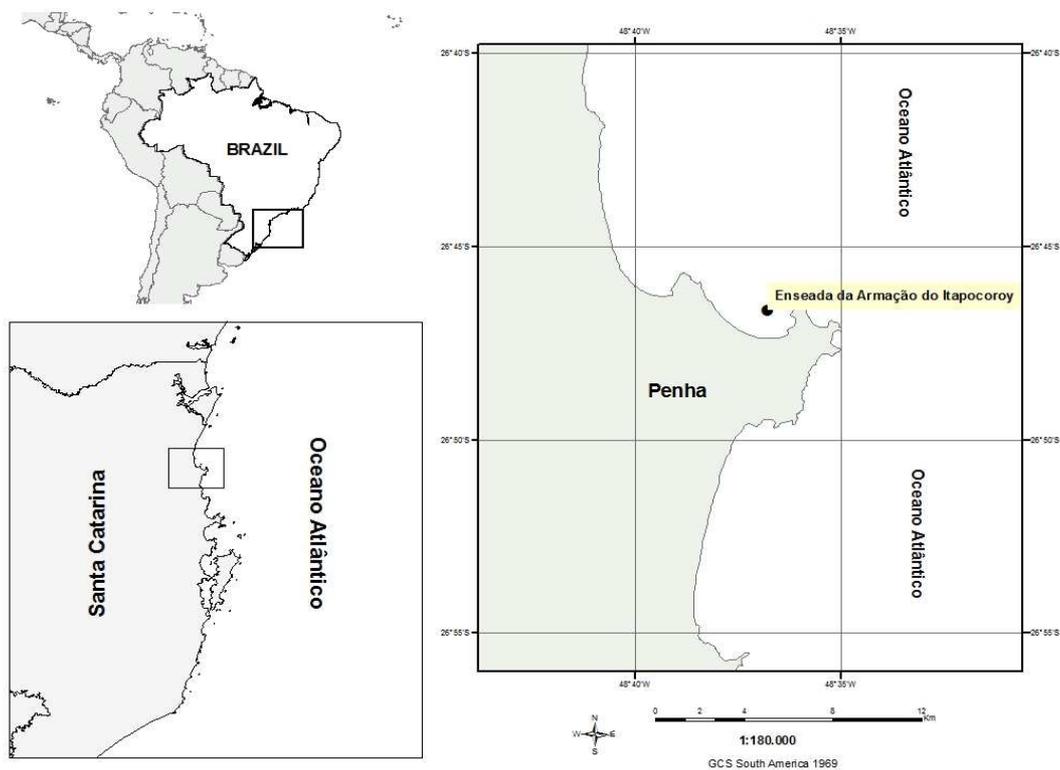
Para facilitar a leitura e evitar a repetição de informações, aspectos comuns a todos os capítulos, como a área de estudo, amostragem biológica, dentre outros serão abordados nessa sessão. Nos referidos capítulos encontra-se a descrição metodológica pertinente. A bibliografia também será apresentada em conjunto no final da tese.

## **1. Descrição da Área de Estudo**

A área estudada está localizada no litoral Centro-Norte do Estado de Santa Catarina, entre a praia de Armação e o Distrito de Armação do Itapocoroy (26°40'-26°47'S e 48°36' – 48°38' W), no município de Penha (Figura 1). Está situada na divisão morfoclimática das vertentes orientais da Serra do Mar, com clima super-úmido a úmido e temperatura variando anualmente entre 8 a 35° C (GUSMÃO, 1990). A vegetação na região costeira do município é característica de floresta ombrófila densa, tornando-se nitidamente xerófila, à medida que se aproxima do mar (GUSMÃO, 1990).

A Armação do Itapocoroy se caracteriza como um ambiente marinho, delimitada por dois promontórios rochosos, o Morro da Penha e a Ponta da Vigia que juntamente com a Ilha Feia, situada ao largo, protegem a Armação de ventos provenientes do sul, sudeste e nordeste, sofrendo a influência do vento leste (ABREU et al., 2006). A constituição do fundo nas áreas de pesca é areno-lodosa, porém as praias próximas são constituídas por areia grossa (ABREU et al., 2006).

A maré apresenta uma altura média de 0,8 m, com máximas de 1,2 m durante os períodos de quadratura. A ondulação predominante é proveniente de nordeste, com alturas modestas e períodos inferiores a 8 s. Esporadicamente, a região recebe ondulações provenientes de leste, que ao entrarem na enseada incidem mais diretamente, perdendo pouca energia (SCHETTINI et al.,1999). As correntes na região raramente ultrapassam 0,1 m/s, sendo influenciadas grandemente pelos ventos locais (SCHETTINI et al.,1997). A recorrente ação de ondas de tempestade proveniente de leste desempenha um papel importante na remobilização do material acumulado no fundo, suspendendo parte dele enquanto as correntes geradas pelo vento e pelas marés atuam no transporte (SCHETTINI et al.,1999).



**Figura 1:** Localização da Armação do Itapocoroy, município de Penha. Destacado no Estado de Santa Catarina e no Brasil.

A transparência da água é de aproximadamente 2,6 m, a temperatura média da água é de 23°C e a concentração de clorofila *a* de 3,25 µg/L (PROENÇA, 2002). A salinidade média na enseada é de 31 ‰ e está diretamente relacionada com as condições hidrológicas do estuário do Rio Itajaí-Açu (cuja desembocadura está localizada a 20 quilômetros ao sul da enseada) e com as massas de água predominantes sobre a plataforma continental adjacente. Isso faz com que existam oscilações abruptas da salinidade e da temperatura como resposta a eventos meteorológicos (SCHETTINI *et al.*, 1997). A descarga do Rio Itajaí-Açu, antes de formar a Água Costeira Local, origina uma pluma fluvial caracterizada pela salinidade extremamente baixa e elevada carga de sedimento em suspensão, que contribuem para manter elevados os níveis de produção primária costeira regional (SCHETTINI *et al.*, 1997).

A composição da comunidade fitoplanctônica da enseada é variável alternando a dominância entre diatomáceas e dinoflagelados (RÖRIG *et al.*, 1998). A densidade fitoplanctônica apresenta fraca relação com a transparência da água, sugerindo baixa

representatividade do fitoplâncton na composição da matéria orgânica em suspensão na enseada.

Outra característica oceanográfica importante da região é a penetração da massa de Água Central do Atlântico Sul (ACAS) na camada inferior da plataforma continental durante o verão, formando uma termoclina numa profundidade de aproximadamente 10 a 15 m. Com o retrocesso da ACAS durante o inverno, a distribuição da temperatura na zona costeira torna-se homogênea com águas entre 20 e 23° C e salinidade de 35 pss (ABREU et al., 2006).

A enseada vem cada vez mais se destacando como um dos principais sítios de cultivo de marisco no Estado de Santa Catarina e no Brasil (MANZONI & LAVACA, 1996) (Figura 2). Em 2006, era responsável por 25% da produção do estado, colocando o município como maior produtor nacional de mexilhões (MARENZI & BRANCO, 2006) O cultivo local está fortemente baseado no mexilhão (*Perna perna*), embora outras espécies como a vieira (*Nodipecten nodosus*) e a ostra japonesa (*Crassostrea gigas*) sejam cultivadas em escala limitada. Apesar de representar uma importante fonte de renda para os pescadores a atividade causa impactos no ambiente costeiro. Os principais problemas que surgem com o aumento da população de organismos filtradores são o aumento da taxa de sedimentação potencial, a alteração do regime de correntes, a diminuição da velocidade de escoamento e o incremento do fluxo vertical de carbono que indiretamente aumentam a fricção do meio (SCHETTINI et al.,1999) e podem causar impactos na fauna local.



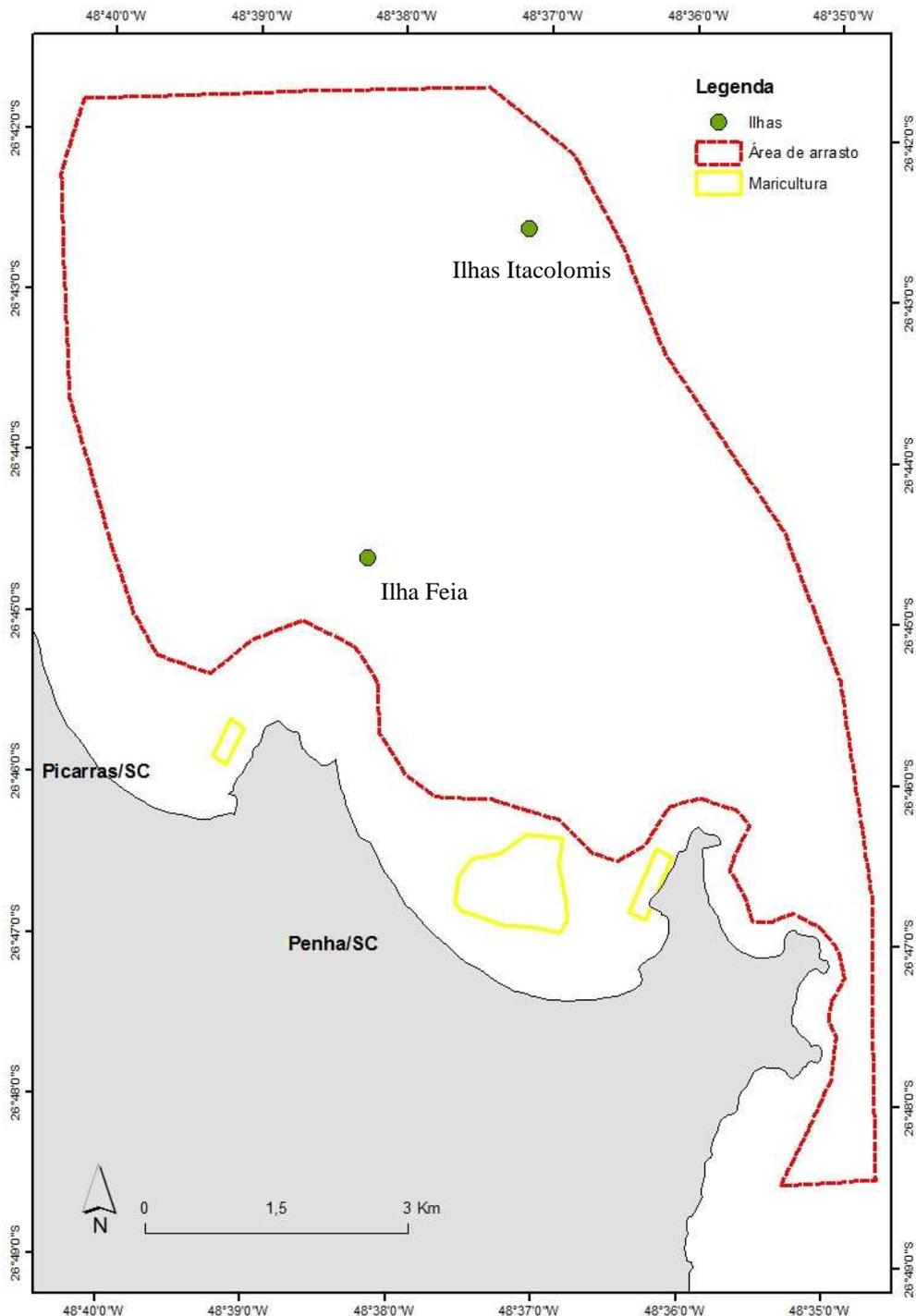
**Figura 2:** Área de maricultura, Armação de Itapocoroy, município Penha, SC.

## **2. Caracterização da pesca do camarão-sete-barbas na Armação do Itapocoroy**

A pesca de camarões no litoral do Estado de Santa Catarina exerce papel relevante no contexto econômico, histórico, social e cultural, sendo um dos legados da cultura açoriana que contribuiu de maneira expressiva para o desenvolvimento da pesca artesanal e industrial no litoral catarinense, incluindo-se aí a Armação do Itapocoroy (BRANCO et al., 2006).

A partir de 1950, com o incremento de embarcações movidas por motor a óleo na frota camaroeira no município de Penha, ocorreu uma verdadeira revolução na pesca regional do camarão-sete-barbas, incrementando as capturas em 60% em relação aos anos anteriores (SERPA & SOUZA, 1995).

A pesca do camarão-sete-barbas na Armação do Itapocoroy é diurna, denominada “pesca de sol a sol”. As atividades iniciam-se ao amanhecer e o retorno ao porto ocorre antes do pôr-do-sol (BRANCO et al., 2001). As áreas tradicionais de arrasto de camarão dentro da enseada são a Ponta da Vigia, a Ilha Feia e as Ilhas Itacolomis (Figura 3) (BRANCO & VERANI, 2006), podendo ser expandida até São Francisco e Itajaí, em função da abundância de camarões (BRANCO et al., 2006). O tempo médio gasto para chegar ao pesqueiro varia entre 20 minutos e uma hora e meia e a profundidade de atuação da frota artesanal varia entre 5,0 a 25,0 m, com tempo médio de arrasto de uma hora e trinta minutos (BRANCO et al., 2006).



**Figura 3:** Áreas tradicionais de arrasto de camarão sete-barbas na região de Penha, Santa Catarina, segundo BRANCO & VERANI (2006).

As embarcações (Figura 4) utilizadas trabalham em arrasto duplo operando com dois tangones (BRANCO et al., 2006) e caracterizam-se por não possuir reservatórios específicos para armazenar e manter refrigerado o pescado (BRANCO et al., 2002). As lanchas/bateiras são geralmente pequenas (7,0 a 8,5 m de comprimento), desprovidas de casaria e com motor de baixa potência (10 a 24 hp). Os botes/baleeiras são geralmente

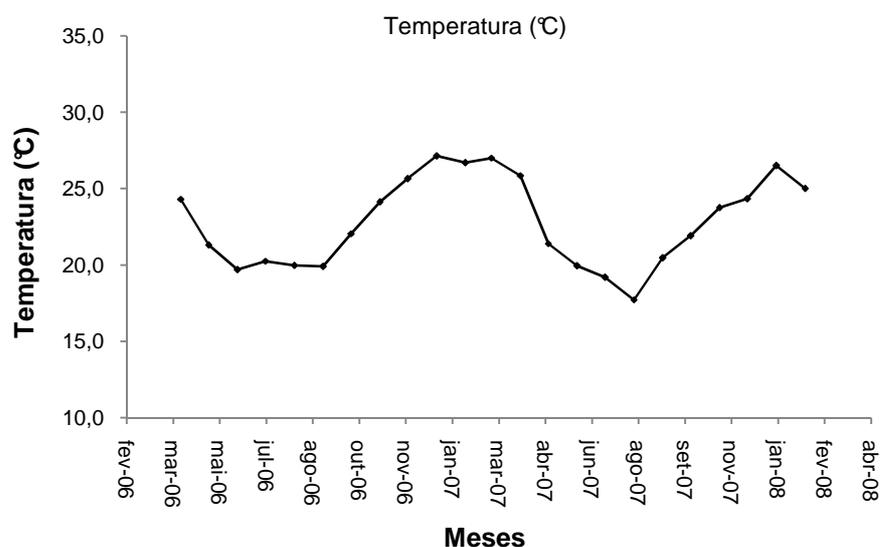
maiores (7,5 a 9,3 m), com ou sem casaria e potência de motor maior (10 a 90 hp) (BRANCO et al., 2006). De uma forma geral são utilizadas duas redes-de-arrasto com portas, o tamanho da malha predominante é de 30 mm na manga e corpo e de 20 mm no ensacador (BRANCO et al., 2002).



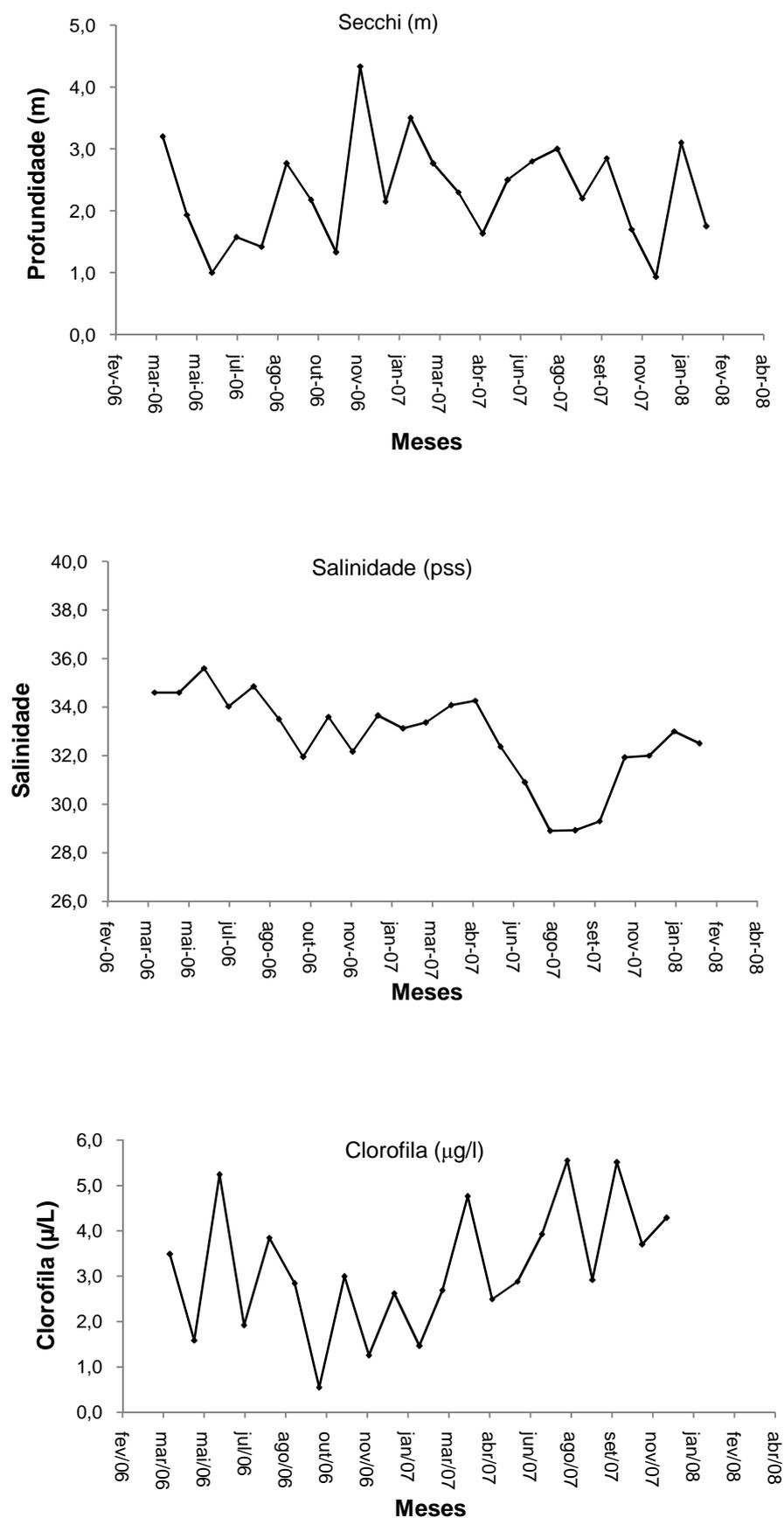
**Figura 4:** Embarcações utilizadas na pesca do camarão-sete-barbas, Armação de Itapocoroy município de Penha, SC. As embarcações trabalham em arrasto duplo e operam com dois tangones.

### 3. Caracterização abiótica da área no período de estudo

Os dados ambientais foram mensurados quinzenalmente no período de março de 2006 a março de 2008 pelo Laboratório de Algas Nocivas da Universidade do Vale do Itajaí (LAN-UNIVALI). As variáveis mensuradas foram temperatura da água, salinidade, transparência e clorofila no período de fevereiro de 2006 a abril de 2008 (Figura 5).



**Figura 5:** Parâmetros abióticos (temperatura da água, transparência, salinidade e clorofila) mensurados na Armação de Itapocoroy no período de abril de 2006 a fevereiro de 2008. Dados fornecidos pelo LAN-UNIVALI.



**Figura 5:** Parâmetros abióticos (temperatura da água, transparência, salinidade e clorofila) mensurados na Armação de Itapocoroy no período de abril de 2006 a fevereiro de 2008. Dados fornecidos pelo LAN-UNIVALI.

#### **4. Estratégia Amostral**

Para atingir todos os objetivos propostos no trabalho adotaram-se duas estratégias amostrais comuns: (i) compra de amostras biológicas provenientes do “by-catch” do camarão sete-barbas; (ii) saídas de campo com coletas noturnas e diurnas, as quais estão descritas abaixo. Os métodos específicos serão apresentados nos capítulos referentes.

##### **4.1 Amostras biológicas**

As amostras biológicas de *Lolliguncula brevis* foram obtidas da fauna acompanhante da pescaria de arrasto dirigida ao camarão sete barbas (*Xiphopenaeus kroyeri*), na Armação do Itapocoroy, Penha, litoral norte do Estado de Santa Catarina, entre os meses de março de 2006 a fevereiro de 2008.

Para garantir o fornecimento do material foi feito um contato inicial com pescadores artesanais da Armação, que foram orientados a separar todas as lulas capturadas independente do tamanho, congelá-las e identificá-las com a data da coleta (data de morte). As espécies *L. plei* e *L. sanpaulensis* que foram eventualmente capturadas não foram utilizadas.

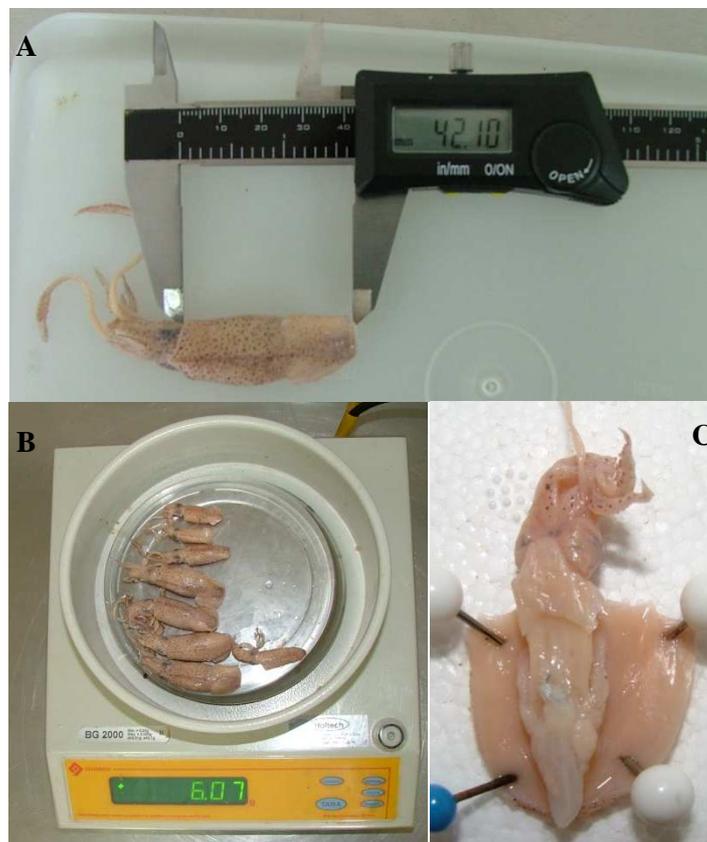
##### **4.2 Expedições de campo**

Para obtenção dos espécimes vivos foram realizados arrastos diurnos e capturas noturnas com rede elevadiça e atração luminosa. Os arrastos foram realizados com a embarcação Star Line, da Universidade do Vale do Itajaí, Penha. Os arrastos tiveram duração de 5 minutos para evitar o acúmulo de amostra no ensacador da rede e danificar as lulas. Após a rede ser recolhida, as lulas capturadas foram colocadas em caixa plástica com volume de 70 l e aeração constante e em seguida levadas ao Laboratório de Produção de Moluscos (LPM). Como a mortalidade nesse tipo de amostragem foi elevada, o método foi descartado.

As capturas noturnas foram realizadas sobre as balsas destinadas ao manejo dos mariscos cultivados na Armação de Itapocoroy. Para atração das lulas foram utilizadas lâmpadas fluorescentes de 60 W ligadas a bateria 12 V e a captura foi realizada com rede elevadiça. Os animais capturados por esse método foram utilizados nos estudos comportamentais em ambiente confinado. Maiores detalhes são apresentados no capítulo 2.

### 4.3 Processamento das amostras biológicas

Em laboratório os exemplares provenientes da pesca artesana foram descongelados e examinados individualmente. Cada indivíduo foi medido no comprimento dorsal do manto (CM), pesado (PT) e sexado (Figura 6). Todas as medidas foram realizadas com aproximação de 0,01 mm e o peso com aproximação de 0,01g. Após a incisão ventral do manto, os indivíduos foram classificados, pelo método visual, de acordo com o estágio de maturação gonadal segundo ZALESKI (2005) (Tabela I). Os dados reprodutivos foram verificados e o estômago foi removido e conservado em álcool a 70%.



**Figura 6:** Processamento de amostras de *L. brevis* coletadas na Armação de Itapocoroy. A- Medida do comprimento do manto; B- Pesagem; C- Sexagem.

Posteriormente foi extraído o gladius e conservado em frasco contendo formol 4%. Os estatólitos foram retirados, sob a lupa, a partir de uma incisão na superfície ventral da cabeça. O número de indivíduos amostrados por sexo e estação, é apresentado na Tabela II.

**TABELA I:** Escala de maturação sexual de *Lolliguncula brevis* adaptada de ZALESKI (2005).

ESTÁGIO	FÊMEAS	MACHOS
I	Órgãos reprodutivos apenas diferenciados.	
II	Glândulas nidamentares e oviducal pequenas. Ovário sem ovócitos visíveis.	Em maturação – testículo visível a olho nu.
III	Órgãos acessórios completamente desenvolvidos. Ovócitos maduros	Maduros – Saco espermatofórico cheio. O testículo apresenta seu comprimento máximo.
IV	Glândulas nidamentares e oviducal flácidas e com aspecto gelatinoso.	Pós-maturação – saco espermatofórico degenerados ou desintegrados. Testículo em processo de degeneração.

Do total de indivíduos capturados (Tabela II) foi separada uma sub-amostra (Tabela III) dos estatólitos e *gladii* de machos, fêmeas e indivíduos de sexo indeterminado para avaliação como ferramentas para estudos de idade e crescimento.

Para o capítulo 3 foi avaliado o índice de repleção estomacal de todos os indivíduos amostrados. O conteúdo estomacal foi identificado nos indivíduos que apresentaram alimento nos estômagos.

Para os estudos de idade e crescimento foi separada uma nova sub-amostra dos estatólitos e *gladii* do número total de indivíduos capturados (Tabela IV). Para esta seleção foram utilizados indivíduos de ambos os sexos e de sexo indeterminado, diferentes classes de comprimento e capturados ao longo dos dois anos de amostragem (capítulo 4).

**TABELA II:** Número de fêmeas, machos e indivíduos com sexo indeterminado de *L. brevis* coletados do *by catch* do camarão-sete-barbas na Armação de Itapocoroy entre fevereiro de 2006 e fevereiro de 2008.

	Fêmeas	Machos	Indeterminado	Total
<b>Verão/2006</b>	99	16	12	127
<b>Outono/2006</b>	251	184	139	574
<b>Inverno/2006</b>	269	560	265	1094
<b>Primavera/2006</b>	4	3	5	12
<b>Verão/2007</b>	305	426	208	939
<b>Outono/2007</b>	70	162	80	312
<b>Inverno/2007</b>	43	85	49	177
<b>Primavera/2007</b>	33	34	16	83
<b>Verão/2008</b>	25	10	3	38
<b>Total</b>	1099	1480	777	3356

**TABELA III:** Número de estatólitos e *gladii* utilizados para avaliação como potenciais ferramentas para estudos de idade e crescimento (Capítulo 1).

	<b>Fêmeas</b>	<b>Machos</b>	<b>Indeterminado</b>	<b>Total</b>
<b>Estatólito</b>	273	337	204	814
<b>Gladius</b>	127	126	46	299

**TABELA IV:** Sub-amostra de estatólitos e gladius utilizados para estudos de idade e crescimento (Capítulo 4) por sexo e em indivíduos de sexo indeterminado.

	<b>Fêmeas</b>	<b>Machos</b>	<b>Indeterminado</b>	<b>Total</b>
<b>Estatólitos</b>	158	198	107	463
<b>Gladii</b>	110	110	26	246

## Capítulo 1

---

### AVALIAÇÃO DAS MICROESTRUTURAS DO ESTATÓLITO E *GLADIUS* DE *Lolliguncula brevis* COMO UMA FERRAMENTA PARA DETERMINAÇÃO DA IDADE E DO CRESCIMENTO

#### RESUMO

---

As microestruturas do estatólito e do gladius foram testadas para atuar como potenciais ferramentas na determinação da idade e do crescimento diário de *L. brevis*. A utilização das estruturas requer um preparo prévio e a adequação de técnicas já existentes. O estatólito depois de removido do indivíduo foi bem lavado em água destilada, seco em papel toalha e fixado em lâminas histológicas, utilizando esmalte incolor. Após a secagem, as estruturas foram lixadas levemente com lixas de papel de numeração 1200 e 2000 até os anéis ficarem visíveis, sendo então polidas com abrasivos de 9 µm, sempre mantendo-as úmidas para evitar a recristalização dos cristais de aragonita. Os anéis foram visualizados e contados em microscópio óptico em aumento de 400 e 1000x, sob óleo de imersão. A estrutura do gladius (ou pena) não requer um preparo prévio, após sua remoção foram mantidas em formol 4% até o momento da visualização das marcas de crescimento. As penas foram levadas ao microscópio estereoscópico, em aumentos de 20 a 40x, para a visualização dos incrementos de crescimento. A estrutura foi mantida sob água, o que reduziu a visualização de outras marcas, a espessura dos incrementos foi realizada utilizando a ocular micrométrica. As marcas foram observadas na superfície dorsal da raque, na camada do *ostracum*. As marcas são mais visíveis na porção anterior e progressivamente tornam-se indistinguíveis. A precisão da contagem dos incrementos de crescimento de ambas as estruturas foi verificada através de três contagens consecutivas e independentes realizadas por um mesmo observador e comparadas através do coeficiente de variabilidade e erro médio percentual. A periodicidade de deposição dos incrementos do estatólito foi considerada diária, baseando-se em estudos prévios e na validação realizada para um indivíduo. Para o gladius, a periodicidade foi verificada através de contagens parciais dos seus incrementos e dos seus respectivos estatólitos. Como a deposição dos incrementos de ambas as estruturas foi similar, a periodicidade foi também considerada diária. Dentre os estatólitos amostrados 58% se mostraram viáveis para a contagem dos anéis de crescimento, para o gladius 84% da amostra foi viável e em média em 35% do seu comprimento. As contagens sucessivas revelaram um erro médio percentual de 2,6% e 4,7% e o coeficiente de variabilidade de 3,48% e 6,4% no estatólito e gladius respectivamente. O número de anéis contabilizados variou de 46 a 145 em comprimentos de manto de 20 a 48 mm. O espaçamento médio entre os incrementos do gladius variou de 0,22 a 0,44 mm e aumentaram com o comprimento do gladius. A estrutura do estatólito se mostrou apropriada para a determinação da idade individual e a do gladius para a reconstrução do crescimento diário individual, ainda que a legibilidade das marcas de crescimento dentro de cada gladius tenha se limitado à porção média anterior da estrutura.

## ABSTRACT

---

### **EVALUATION OF THE MICROSTRUCTURE OF STATOLITH AND GLADIUS OF *Lolliguncula brevis* AS A TOOL FOR DETERMINING AGE AND GROWTH**

The microstructures of the statolith and the gladius were tested as potential tools for determination of age and daily growth of *L. brevis*. The utilization of these structures requires a previous preparation and adequacy of pre-existing techniques. After removal, the statolith was rinsed in distilled water, dried in paper-towel and fixed in histological slides using a synthetic mountant. After drying, structures were softly sanded with commercial sandpaper number 1200 and 2000 until rings became visible, being then polished with commercial sandpaper (9  $\mu\text{m}$ ). They were always kept humid in order to avoid recrystallization of aragonite crystals. The rings were observed and counted under light microscope in magnification 400 and 1000x under immersion oil. The structure of the gladius (or pen) does not require a previous preparation. After removal, it was kept in formalin 4% until the moment of visualization of growth marks. The gladii were taken to a dissection microscope, in magnification 20 to 40x, in order to visualize growth increments. The structure was kept under water, thus reducing the visualization of other marks. Measurement of width of the increments was performed using graded ocular lens. Markings were observed on the dorsal surface of the rachis, in the ostracum's layer. They are more evident in the anterior part and become progressively indistinguishable. The precision of counting the growth increments of both structures was verified through three consecutive and independent counts performed by the same observer and compared through the coefficient of variability and the percentage average error. The periodicity of deposition of increments of statoliths was considered daily based on previous studies and the validation accomplished for one specimen. For the gladius the periodicity was verified through partial counting of its increments and of its respective statoliths. As the deposition of increments was similar for both structures, the periodicity was also considered daily. Among the sampled statoliths, 58% were viable for growth ring counting. As for the gladius, 84% of the sample were viable and in average in 35% of its length. The successive counting pointed out a percentage average error of 2,6% and 4,7% and coefficient of variability of 3,48% and 6,4% in the statolith and the gladius, respectively. The number of counted rings varied from 46 to 145 in matle lengths from 20 to 48 mm. The average space between increments in the gladius varied from 0,22 to 0,44 mm and increased with the gladius length. The structure of the statolith was indicated to be appropriate for the determination of individual age and structure of the gladius for the reconstruction of the individual daily growth, even though the legibility of the growth markings inside each gladius were limited to its mid-anterior part.

## 1. INTRODUÇÃO

Os cefalópodes têm sido cada vez mais reconhecidos por seu potencial como recurso pesqueiro em todo o mundo (RODHOUSE & HATFIELD, 1990; LIPINSKI et al., 1998; FAO, 2004; FAO, 2009), além de despertar o interesse em um número crescente de pesquisadores que desejam entender o curto ciclo de vida e as aceleradas taxas de crescimento do grupo. O crescimento individual, ocasionado pelo aumento do comprimento ou da biomassa é uma importante ferramenta ecológica, indicadora da disponibilidade de recursos do ambiente e da condição do indivíduo (MOLTSCHANIWSKYJ, 2004). Dados de idade *versus* comprimento fornecem boas estimativas das taxas de crescimento e como ela varia em função da massa, idade, condições climáticas, somáticas e reprodutivas (MOLTSCHANIWSKYJ, 2004; JACKSON, 2004). As técnicas que permitem a determinação da idade em cefalópodes têm evoluído e nas últimas décadas, duas direções principais vem sendo seguidas. Uma delas é o confinamento, onde os indivíduos são acompanhados através de todo seu ciclo de vida (YANG et al., 1983; 1986; FORSYTHE & HANLON, 1989; HANLON et al., 1989; JACKSON, 2004), e a outra é através da interpretação de marcas de crescimento em estruturas rígidas como o estatólito (JACKSON et al., 1997; JACKSON, 2004) e o gladius (ARKHIPKIN, 1991; PEREZ et al., 1996; PEREZ et al., 2006) nas quais os incrementos contados determinam a idade e o crescimento individual (JACKSON, 2004).

Incrementos de crescimento têm sido encontrados em quase todas as estruturas rígidas de cefalópodes com exceção dos anéis quitinosos das ventosas (ARKHIPKIN & PEREZ, 1998). Nas mandíbulas, por exemplo, os incrementos foram detectados pela primeira vez por CLARKE (1965) em *Moroteuthis ingens*. No entanto, a periodicidade de deposição ainda é desconhecida. Embora, uma variedade de estruturas rígidas possa apresentar incrementos de crescimento, os estatólitos e o gladius têm sido mais utilizados em estudos de idade e crescimento de lulas (ARKHIPKIN & PEREZ, 1998).

Os estatólitos são concreções calcáreas, semelhantes aos otólitos dos peixes, e localizam-se no interior do órgão de equilíbrio (estatocisto) dos cefalópodes (CLARKE, 1978). Sua função está relacionada à manutenção do equilíbrio, controle da aceleração linear, rotação e balanço do corpo (CLARKE, 1978; LETA, 1982; RODHOUSE & HATFIELD, 1990; JACKSON, 1994a). A morfologia dos estatólitos pode apresentar uma grande variabilidade (JACKSON, 1994a) e seu valor taxonômico é reconhecido,

tendo sido já utilizado por CLARKE (1978), LETA (1982), BRUNETTI & IVANOVIC (1990) e outros autores, para estabelecer relações entre famílias e gêneros. Em estudos de ecologia trófica têm sido utilizados para identificar espécies presentes no conteúdo estomacal de peixes, cetáceos e aves (CLARKE, 1978; LETA, 1982; COLLINS & PIERCE 1996; PINEDA et al., 1998).

Compostos de carbonato de cálcio, na sua forma cristalina de aragonita, a estrutura cresce através da deposição de minerais (MORRIS, 1991). As marcas de crescimento são caracterizadas por apresentar duas camadas periódicas em sua microestrutura, denominadas anéis de crescimento (JACKSON, 1994a). Um anel escuro e um anel claro adjacente formam um incremento (JACKSON, 1994a), assim se conhecermos a periodicidade de deposição podemos determinar a idade das lulas (ARKHIPKIN & PEREZ, 1998). DURHOLTZ et al. (1999) verificaram a composição protéica nos estatólitos de *Lolliguncula brevis* e detectaram que os anéis escuros constituem regiões com elevadas quantidades de mineral em relação a quantidade de proteínas, e o inverso foi detectado para os anéis claros.

Os anéis de crescimento, quando têm sua periodicidade diária confirmada, permitem estimar a idade individual (ARKHIPKIN & PEREZ, 1998) e taxas “coletivas” de crescimento (JACKSON, 1994a). Para lulas, a técnica tem sido amplamente aplicada para o entendimento de processos ecológico-populacionais (ARKHIPKIN & PEREZ, 1998; JACKSON, 1994a), requerendo para tanto adaptações prévias à espécie-alvo de estudo (PEREZ et al., 1996; LIPINSKI et al., 1991).

A pena ou gladius é a “concha interna” das lulas, composta de polissacarídeos de quitina associados com proteínas (HUNT & NIXON, 1981). Inserida no saco da concha, localiza-se na linha média dorsal do manto e já está presente desde o nascimento (BOLETZKY, 1988). A variabilidade de formas está relacionada com o estilo de vida das espécies (NESIS, 1987) e tem sido utilizada, assim como o estatólito, como um caráter taxonômico (NAEF, 1921; 1923). A estrutura interna das penas é homóloga a concha de outros moluscos, sendo formada por três camadas *ostracum*, *hipostracum* e *periostracum* (BIZIKOV, 1991; BIZIKOV, 1995; PEREZ et al., 1996). O crescimento longitudinal do *ostracum*, a camada predominante, ocorre a partir das nadadeiras em direção à cabeça. Assim, os incrementos observados nas porções mais próximas à borda anterior do gladius (cabeça) são aqueles depositados mais recentemente (BIZIKOV, 1991). As marcas de crescimento podem ser visualizadas diretamente na superfície

dorsal do gladius (*ostracum*), sob microscopia, sendo desnecessária qualquer preparação especial (ARKHIPKIN & PEREZ, 1998). Os incrementos de crescimento visíveis permitem determinar o crescimento diário, calcular curvas de crescimento individual e populacional (BIZIKOV, 1991).

O crescente interesse pela utilização de estruturas rígidas na determinação da idade e do crescimento de cefalópodes culminou em 1991, na publicação de um volume especial, *Squid Age Determination Using Statoliths* (JEREB *et al.*, 1991), que apresenta além de um guia de procedimentos práticos para a utilização de estatólitos, outros trabalhos que validam as técnicas para lulas. Entretanto, a existência de dados ainda é modesta e as amostras geralmente são pequenas, com menos de 300 indivíduos analisados, considerando todos os estudos válidos (JACKSON, 2004).

Para *L. brevis*, JACKSON *et al.* (1997) validaram a deposição dos incrementos do estatólito para a população ocorrente no Golfo do México e compararam esses dados com as análises de frequência de comprimento, confirmando que a estrutura é capaz de determinar a taxa e formas de crescimento, dado que não poderia ser obtido através de análises de frequência de comprimento.

A compreensão do ciclo de vida desses organismos, a estrutura e a diversidade populacional da espécie, os parâmetros de crescimento, a ação das variáveis ambientais sobre o crescimento podem ser elucidadas através da interpretação de dados de idade e crescimento diário. Nesse sentido, este trabalho pretende desenvolver, adaptar e aplicar técnicas de análise da idade e do crescimento individual de *L. brevis*, através das estruturas rígidas do estatólito e do gladius.

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1 Objetivo geral**

Desenvolver uma metodologia para a estimativa de idade e crescimento do loliginídeo *Lolliguncula brevis* através da interpretação de anéis depositados na microestrutura interna do estatólito e do gladius.

### **2.2 Objetivos específicos**

- Testar e adaptar os métodos existentes de preparação e interpretação de anéis de crescimento na microestrutura dos estatólitos para *L. brevis*;

- Estimar a precisão de contagem dos incrementos do estatólito;
- Estimar a precisão de contagem dos incrementos do gladius;
- Definir o padrão de formação e distinção entre incrementos periódicos do gladius;
- Avaliar se os incrementos depositados na estrutura do gladius podem ser utilizados para determinação de idade e para a reconstrução do crescimento individual de *L. brevis*;

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

O material examinado é uma sub-amostra obtida do “by-catch” do camarão setebarras da Armação do Itapocoroy, Penha, SC. Detalhes da amostragem biológica, classificação dos estágios de maturação gonadal podem ser encontrados no prefácio.

#### 3.1 Montagem do estatólito

Os estatólitos foram retirados a partir de uma incisão na superfície ventral da cabeça (Figura 1A), tornando-se visíveis por transparência no interior das câmaras cartilaginosas translúcidas (estatocistos). Uma vez localizados foram retirados com pinça, e mantidos em pequenos frascos identificados contendo água destilada e no mesmo dia foram montados em lâminas histológicas (Figura 1B).



**Figura 1:** A- Extração do estatólito de *L. brevis* após incisão na superfície ventral da cabeça. B- Montagem dos estatólitos nas lâminas histológicas.

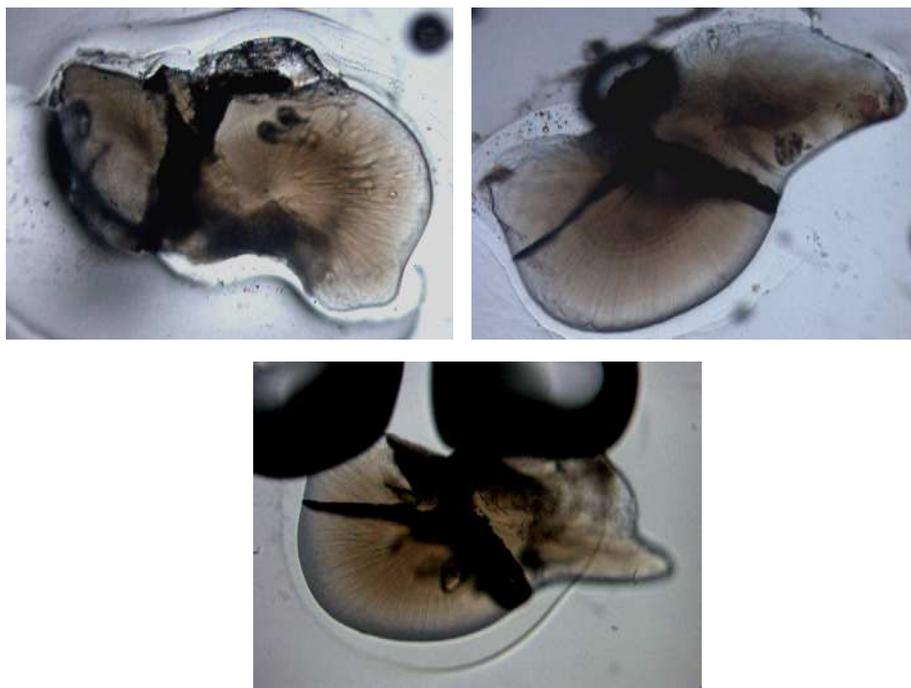
O processo de montagem dos estatólitos em lâminas histológicas e seu tratamento para visualização de incrementos baseou-se em CLARKE (1978), DAWE et al. (1985), LIPINSKI (1978) e DAWE & NATSUKARI (1991). Adaptações metodológicas foram

realizadas, particularmente no tocante à substância adesiva utilizada para fixar os estatólitos e à espessura dos abrasivos utilizados no desgaste e polimento. Essas adaptações basearam-se em AGUIAR (2006) e SCHWARZ (2006).

Após a extração, os estatólitos foram mantidos em água destilada até o fim da amostragem biológica. Em seguida, secos em papel toalha e sob microscópio estereoscópico, foi verificado seu estado de conservação. Caso houvesse trincas ou lascas (Figura 2), o material era descartado. Uma vez verificado que o exemplar era passível de polimento, cada estatólito foi fixado em uma extremidade da lâmina de vidro (Figura 1B), sendo colocados quatro estatólitos (2 pares) por lâmina, correspondendo a dois indivíduos.

A fixação tem sido feita tradicionalmente utilizando-se substâncias aderentes como cola prottex, bálsamo canadense ou resina transparente (DAWE et al., 1985; ARKHIPKIN, 1991). AGUIAR (2006) e SCHWARZ (2006), no entanto, substituíram com sucesso essas substâncias por esmalte de unhas incolor (Fórmula: Ftalato, Parabeno, Tolueno, Xilol, Formoldeído, Pantotenato de cálcio), que segundo os autores, possui alta aderência, secagem rápida, grande transparência com luz transmitida, além de ser um produto barato e de fácil aquisição, e com resultados satisfatórios em aplicações com os loliginídeos *Loligo plei* e *L. sanpaulensis* e com o ommastreídeo *Illex argentinus*.

Os estatólitos foram fixados utilizando uma camada rasa de esmalte nos cantos da lâmina e depositando-os com a face convexa (abaulada) voltada para cima. As lâminas receberam identificação com o número do exemplar (Figura 1B), sendo acondicionadas para secagem à temperatura ambiente durante um período mínimo de 12 horas.



**Figura 2:** Exemplos de estatólitos de *L. brevis* eliminados por apresentarem trincas. Aumento: 100x.

### 3.2 Desgaste e polimento do estatólito

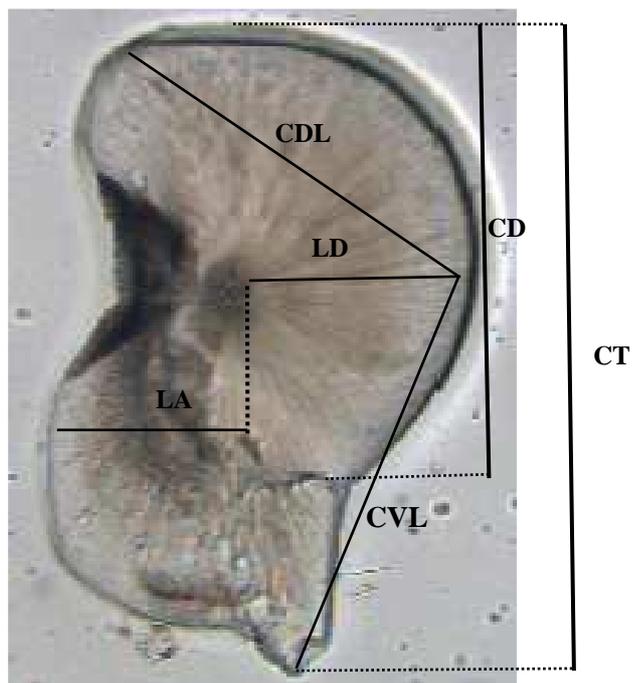
Após a secagem do esmalte, as estruturas foram submetidas ao desgaste e polimento, respectivamente. O desgaste serve para tornar os estatólitos suficientemente finos, permitindo que a luz seja transmitida através do mesmo. Os estatólitos de *L. brevis* são, na maioria das vezes, suficientemente translúcidos, não necessitando serem polidos ou lixados, como já observado por JACKSON et al. (1997). Nos casos em que não foi possível visualizar claramente os incrementos, o desgaste foi realizado com uma seqüência de abrasivos (lixa d'água) de numeração 1200 e 2000. Os abrasivos foram umedecidos com água fria, para evitar a recristalização dos cristais de aragonita que formam a microestrutura dos estatólito. O desgaste foi realizado lentamente, acompanhado em microscópio estereoscópico, até que fosse possível identificar os incrementos em toda a estrutura. Em seguida realizou-se um leve polimento com um micro-abrasivo de 9 $\mu$ m (Figura 3).



**Figura 3:** Processo de desgaste dos estatólitos de *L. brevis* fixados em lâminas histológicas, utilizando microabrasivos. Extraído de Schwarz (2006).

### 3.3 Morfologia do estatólito, leitura e verificação dos incrementos

Os estatólitos tiveram sua morfologia detalhada e descrita de acordo com nomenclatura padronizada para outras espécies proposta por CLARKE (1998). As medidas morfométricas tomadas foram comprimento total (CT), comprimento do domo (CD), largura da asa (LA), largura do domo (LD), comprimento dorso-lateral (CDL), comprimento ventro-lateral (CVL), largura máxima (LM; largura da asa + largura do domo) (Figura 4). O raio do anel de nascimento (RN) foi medido do núcleo até a margem do anel de nascimento (ou anel embrionário) (Figura 5) ao longo do maior eixo. As imagens foram capturadas pelo software Leica IM 500<sup>®</sup> e as medidas realizadas através do programa Image J<sup>®</sup>, em micrômetros  $\mu\text{m}$ .



**Figura 4:** Medidas morfométricas realizadas no estatólito de *L. brevis*. CT: comprimento total; CD: comprimento do domo; CVL: comprimento ventro-lateral; CDL: comprimento dorso-lateral; LA: largura da asa; LD: largura do domo. LM: Largura máxima = LD + LA.

A contagem dos anéis iniciou-se com a identificação da zona nuclear e do anel embrionário ou anel de nascimento (Figura 5), e procedeu sobre a região do domo ou do rostro, em direção as bordas tomando-se como referência o eixo de maior claridade (DAWE & NATSUKARI, 1991). Uma particularidade observada no estatólito de *Lolliguncula brevis* é o maior distanciamento entre os anéis da região do rostro, permitindo assim, uma melhor visualização em contraste com a borda do domo que muitas vezes se torna muito clara. DAWE & NATSUKARI (1991) destacam ser necessário buscar áreas que permitam a melhor visualização e assim possibilitem uma contagem mais precisa dos incrementos. Para loliginídeos, essa condição de maior claridade dos incrementos no rostro e na lateral do domo parece ser padrão, sendo já descrita por SPRATT (1978) e NATSUKARI et al. (1988). Assim, em várias ocasiões, a contagem iniciou-se no anel embrionário e a partir da metade do estatólito aproximadamente e continuou pela região do rostro até a borda. Nesses casos, tomou-se sempre o cuidado de acompanhar o incremento, a fim de evitar a sub ou super estimação destes.

No momento da leitura, adicionou-se uma gota de óleo de imersão sobre a estrutura, e os anéis foram visualizados em microscópio ocular Leica DMLS em aumentos de 400 ou 1000x. As contagens foram realizadas diretamente no microscópio, com auxílio de um contador.

### 3.4 Validação dos incrementos do estatólito

Para a realização do experimento de validação dos incrementos dos estatólitos foram realizadas capturas de *L. brevis* vivas na Enseada da Armação do Itapocoroy. As coletas foram noturnas e utilizaram rede elevadiça e atração luminosa (detalhes capítulo 2).



**Figura 5:** Estatólito de *L. brevis*. Estão indicadas a Zona nuclear (seta preta) e o anel embrionário (seta branca).

A manutenção dos animais foi realizada no Laboratório de Produção de Moluscos, Campus V, Universidade do Vale do Itajaí (detalhes no capítulo 2). Após o período de adaptação ao cativeiro e ao alimento, iniciou-se o procedimento para a validação dos incrementos. A marcação foi realizada em dois indivíduos.

A substância utilizada como marcadora foi o cloridrato de tetraciclina (CTC), aplicado de duas formas distintas. Na primeira delas foi preparada uma solução de 20 g de CTC por litro de água destilada (NAKAMURA & SAKURAI, 1991), a qual foi injetada no dorso do camarões e nos feixes musculares dos peixes que foram servidos como alimento, através de seringas usualmente destinadas a insulina (capacidade de

1ml, agulha de 8 mm de comprimento por 0,33 mm de calibre). O volume da seringa foi dividido e espalhado ao longo de todo o comprimento do peixe/camarão. A fim de garantir que os animais estivessem com fome no momento da alimentação foram deixados sem alimento por 48 horas antes da experimentação.

Foram fornecidos 3 peixes e 4 camarões às lulas entre 6:00 e 8:00 horas da manhã, para garantir que se formasse a marca na microestrutura do estatólito no mesmo dia em que a substância marcadora foi incluída na alimentação. Em todas as ocasiões, os alimentos foram recusados, as lulas mostravam interesse e investiam sobre as presas, mas desistiam do alimento em seguida.

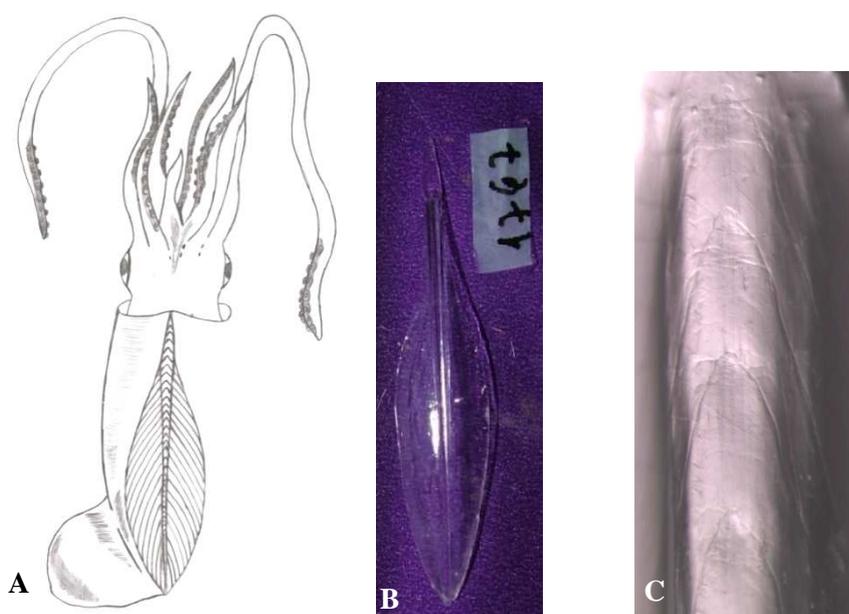
Como o experimento não teve o resultado esperado, adotou-se a metodologia utilizada por JACKSON et al. (1997). Dois dias após o primeiro experimento, as lulas foram transferidas para um recipiente plástico contendo água marinha em salinidade de 33‰ com tetraciclina numa concentração de 250 mg/L e aeração constante. As lulas foram submetidas ao experimento as 6:00 horas da manhã e permaneceram por 2 horas e 35 minutos nessa solução (Figura 6). Depois desse período foram recolocadas nos tanques originais e permaneceram até a data da morte quando foram congeladas e submetidas posteriormente ao processamento biológico usual. Os estatólitos foram extraídos e preparados para visualização sob microscópio com luz ultravioleta.



**Figura 6:** Exemplar de *L. brevis* submetido a experimentação com tetraciclina 250mg/L.

### 3.5 Leitura do gladius

O gladius de *L. brevis* consiste de uma “raque” central e duas “vanes” que se inserem anteriormente na raque através de uma suave curvatura. A lâmina é formada pela camada externa da concha, o *ostracum*, que é a superfície principal para a interpretação das marcas de crescimento (BIZIKOV, 1991). Diferentemente do *ostracum*, o *periostracum* e o *hipostracum* (camadas média e interna respectivamente) são pobremente desenvolvidas em *L. brevis* e em loliginídeos de uma forma geral, sendo, portanto, inadequadas para estudos de idade e crescimento (BIZIKOV, 1991). As marcas de crescimento do *ostracum* podem ser visualizadas diretamente na superfície dorsal do gladius, sob microscopia, sendo desnecessária qualquer preparação especial (ARKHIPKIN & PEREZ, 1998) (Figura 7). Após a extração, os *gladii* foram guardados em frascos identificados com formol 4%. No momento da leitura foram lavados com água destilada e a superfície dorsal foi examinada em microscópio estereoscópico, em aumentos entre 20 e 40x, utilizando uma combinação de luz incidente e luz transmitida para otimizar a visualização dos incrementos de crescimento. Durante todo o período de leitura as penas foram mantidas úmidas, para facilitar a visualização dos incrementos, reduzindo as demais marcas. Os incrementos foram contados desde a margem anterior (cabeça) em direção à margem posterior (nadadeiras) até o último incremento visível (Figura 7). Os incrementos de crescimento no gladius de *L. brevis* são pouco perceptíveis dificultando a captura das imagens pelo analisador de imagens.



**Figura 7:** A- Posição do gladius em *L. brevis*. B e C- Gladius extraído de *L. brevis*. Comprimento 50,7 mm

A reconstrução do crescimento individual foi realizada utilizando-se a técnica da medição direta do espaçamento entre marcas consecutivas de incremento (*Ginc*). As marcas foram visualizadas em microscópio estereoscópico, em aumentos entre 20 e 40x e mensuradas através de ocular micrométrica, iniciando-se pela borda anterior do gladius, até o último incremento visível. As seqüências de medidas foram então submetidas a um filtro “passa-baixo” (PEREZ et al., 1996; SCHROEDER, 2006), a fim de suavizar discrepâncias entre incrementos consecutivos que são produzidos pela interpretação das marcas de crescimento no momento da leitura. A taxa de crescimento resulta da soma de três incrementos consecutivos e ponderados pela fórmula:

$$Ginc_i = 0,25 Ginc_{i-1} + 0,5 Ginc_i + 0,25 Ginc_{i+1}$$

Onde  $Ginc_i$  é o incremento central e  $Ginc_{i-1}$  e  $Ginc_{i+1}$ , os incrementos imediatamente anterior e posterior ao incremento central.

### 3.6 Legibilidade e validação do gladius

A legibilidade do gladius foi verificada sob dois aspectos: i) primeiramente foi calculada a porcentagem de estruturas legíveis em função do número total de estruturas analisadas, buscando diferenças de legibilidade entre um gladius e outro. ii) Posteriormente, foi calculada a porcentagem de legibilidade ao longo do comprimento de cada gladius, desde o início da leitura na sua porção anterior (cabeça) até o último intervalo legível em direção a extremidade posterior (nadadeiras). Desta maneira foi determinada a porção mais legível de cada gladius, onde a distinção dos incrementos foi possível.

A periodicidade da deposição dos incrementos do *gladius* foi validada indiretamente a partir da microestrutura do estatólito. Foram selecionados 35 indivíduos de ambos os sexos, capturados ao longo do ano. Os incrementos enumerados nos estatólitos foram então comparados com contagens parciais dos incrementos dos seus respectivos *gladii*. Os incrementos foram contados nos *gladii*, a partir da extremidade anterior (cabeça) em direção à extremidade posterior (nadadeiras), anteriormente a 25 mm de CG. Desta forma se ambas as estruturas depositarem incrementos com a mesma periodicidade, a relação linear entre as contagens deveria apresentar um coeficiente angular igual a 1 ( $H_0: b=1$ ). Esta hipótese foi testada utilizando-se um teste *t* ao nível de 5% de significância (ZAR, 1996).

### 3.7 Consistência das Contagens

A precisão das contagens foi verificada tanto para o gladius como para o estatólito e foi feita por meio de três contagens consecutivas, com intervalos médios de duas semanas. As contagens foram realizadas de forma independente, por um mesmo observador. Foram contabilizados 30 *gladii* e 36 estatólitos, extraídos das amostras biológicas provenientes do “by-catch” do camarão-sete-barbas. Para os *gladii* foi realizada uma marca com caneta nanquim no último incremento lido na primeira leitura; já para o estatólito foram lidos todos os incrementos. Segundo BEAMISH & FOURNIER (1981) a palavra precisão é utilizada para descrever a reprodutibilidade na determinação de idades e não implica que a idade estimada esteja correta, apenas relaciona a consistência entre determinações. Para os estatólitos, as contagens foram comparadas duas a duas através de correlações, onde foi testada a hipótese de que leituras semelhantes originariam coeficientes angulares (b) iguais a 1. Esta hipótese foi testada utilizando-se um teste *t* ao nível de 5% de significância (ZAR, 1996).

A análise da consistência das leituras para o gladius e para o estatólito foram feitas através do:

- a) Coeficiente de Variabilidade (CV) (ZAR, 1996) e;
- b) Erro Médio Percentual (EMP)(BEAMISH & FOURNIER, 1981) definido como:

$$EMP = \frac{1}{n} \sum_{i=0}^n \frac{1}{R} \sum_{i=1}^R \frac{|X_{ij} - \bar{X}_i|}{\bar{X}_i} \cdot 100$$

Onde,

$n$  = número de indivíduos

$j$  =  $j$  ésimio indivíduo

$R$  = número de leituras

$X_{ij}$  =  $i$  ésimia leitura do  $j$  ésimio indivíduo

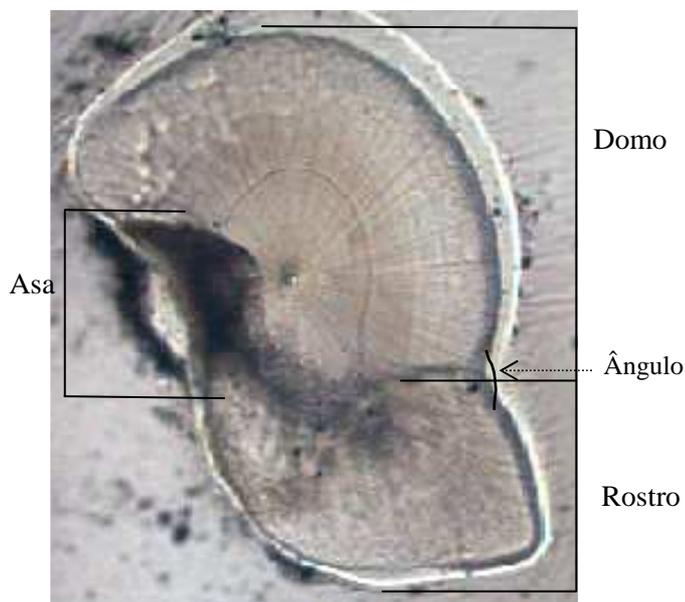
$\bar{X}_i$  = leitura média do  $j$  ésimio indivíduo

## 4. RESULTADOS

### 4.1. Morfologia do Estatólito

Os estatólitos são formados por quatro zonas principais: o domo dorsal, o domo lateral, o rostro e asa. As três primeiras são de consistência dura (aragonita), a asa formada por calcita é muito frágil, podendo se destruir quando os estatólitos são removidos (LIPINSKI et al., 1991). O rostro nos estatólitos de *L. brevis* é frágil, mesmo sendo constituídos por aragonita, podendo também se romper no momento da extração e/ou montagem.

Nos estatólitos de *L. brevis* não há uma distinção entre o domo dorsal e o lateral. De uma forma geral, o domo é côncavo em seu lado anterior e convexo no seu lado posterior e de textura lisa. O rostro possui uma largura similar a do domo e o comprimento atinge aproximadamente 64% do comprimento total do estatólito. O ângulo formado entre o rostro e o domo lateral é suave. A figura 8 mostra um estatólito de *L. brevis* com suas partes, seguindo classificação empregada por CLARKE (1978) e LETA (1982).



**Figura 8:** Vista anterior do estatólito esquerdo de *L. brevis* no aumento de 100x, e suas respectivas componentes. O comprimento do topo do domo à ponta do rostro é de 0,81mm.

Algumas variações deste padrão morfológico foram observadas em todas suas componentes, desde domos bem arredondados e robustos a domos mais compridos e menos robustos (Figura 9). A extremidade do rostro variou desde a forma pontiaguda até a forma arredondada e angulosa. As dimensões morfométricas avaliadas no estatólito são apresentadas resumidamente na Tabela I.



**Figura 9:** Pequenas variações observadas no padrão morfológico básico em estatólitos de *L. brevis*. **A:** Extremidade do domo arredondada. **B:** Rostro mais pontiagudo. Aum.: 100x.

O tamanho do estatólito em relação ao tamanho do animal (CT/CM) variou de 0,017 em uma fêmea madura de 50,90 mm CM a 0,046 em um indivíduo com sexo indeterminado com comprimento de manto de 16,14 mm. Os valores médios da relação CT/CM são indicados na Tabela I.

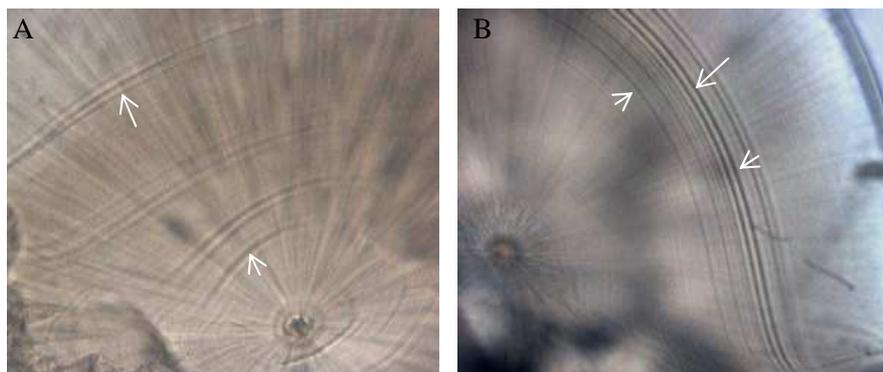
**Tabela I:** Dimensões morfométricas do estatólito de *L. brevis*. CD: comprimento do domo; CR: comprimento do rostro; CT: comprimento total; LA: largura da asa; LD: largura do domo; LM: largura máxima; CDL: comprimento dorso-lateral; CVL: comprimento ventro-lateral; CM: comprimento do manto. Estão indicados o valor médio, o erro padrão. Entre parênteses são apresentados os valores mínimo e máximo.

	<b>Fêmeas (n=49)</b>	<b>Machos (n=64)</b>	<b>Juvenis (n=35)</b>
<b>CD</b>	0,61± 0,01 (0,51-0,81)	0,56± 0,01 (0,45-0,67)	0,53± 0,01 (0,42-0,75)
<b>CR</b>	0,35± 0,01 (0,26-0,42)	0,32± 0,01 (0,22-0,41)	0,28± 0,01 (0,20-0,41)
<b>CT</b>	0,96± 0,01 (0,77-1,14)	0,89± 0,01 (0,71-1,04)	0,81± 0,02 (0,63-1,04)
<b>LA</b>	0,20± 0,01 (0,14-0,26)	0,17± 0,01 (0,12-0,24)	0,16± 0,01 (0,11-0,23)
<b>LD</b>	0,31± 0,01 (0,23-0,39)	0,28± 0,01 (0,22-0,35)	0,26± 0,01 (0,20-0,34)
<b>LM</b>	0,51± 0,01 (0,38-0,65)	0,45± 0,01 (0,35-0,55)	0,42± 0,01 (0,32-0,56)
<b>CDL</b>	0,64± 0,01 (0,47-0,80)	0,58± 0,01 (0,44-0,71)	0,53± 0,01 (0,40-0,72)
<b>CVL</b>	0,58± 0,01 (0,48-0,73)	0,54± 0,01 (0,44-0,68)	0,50± 0,01 (0,38-0,62)
<b>CT/CM</b>	0,020± 0,06 (0,017-0,040)	0,030± 0,04 (0,023-0,039)	0,033± 0,08 (0,020-0,046)

A região central do estatólito apresenta uma mancha mais escura que vai desaparecendo em direção as bordas, mudando a coloração de um marrom translúcido para um âmbar mais opaco (Figura 10). Os incrementos são irradiados na forma de anéis concêntricos desde o anel de eclosão (N) até a borda do estatólito (ZP) (Figura 11A). Cada incremento é formado por duas bandas de periodicidade sub-diária, uma clara (translúcida) e uma escura (opaca), sendo que juntas representam um dia na vida do animal (JACKSON, 1994a). Sob menores aumentos, também foi possível visualizar anéis bem marcados, em alguns estatólitos, denominados *checks* (Figura 11B), sem regularidade. Entre um *check* e outro existem anéis diários, que só podem ser bem definidos sob maiores aumentos.



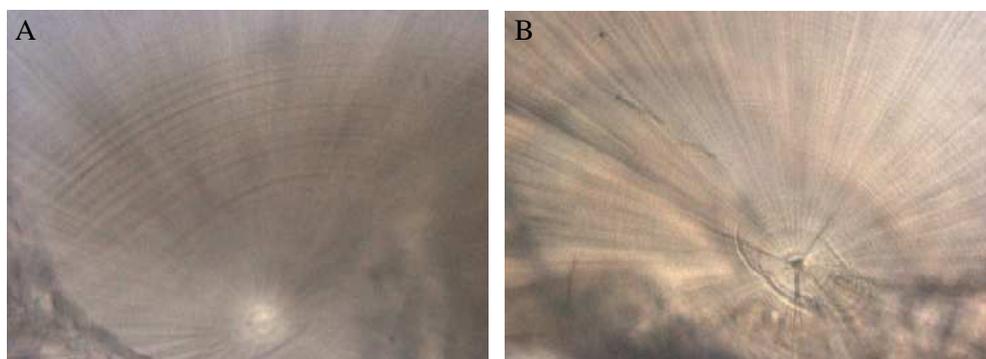
**Figura 10:** Estatólito de *L. brevis* em aumento de 100x. Observar centro mais escuro variando de um marrom até âmbar.



**Figura 11:** Anéis concêntricos do estatólito de *L. brevis*. Cada incremento é formado por 2 bandas de periodicidade sub-diária, uma clara e uma escura (ARKHIPKIN, 2005). **A:** Aumento 400x; **B:** Checks (setas) na estrutura do estatólito. Aumento 400x.

O primeiro *check* visível, provavelmente representa o anel de eclosão, ou seja, marca o momento em que o embrião eclode, esse *check* aparece bem marcado na maioria dos estatólitos de *L. brevis*, no entanto em alguns essa marca é sutil (Figura 12A). O comprimento do núcleo até este anel foi mensurado nos estatólitos que o apresentaram bem marcado, o valor médio encontrado para fêmeas foi de 33  $\mu\text{m}$  (E.P. 2,05; n= 15), para machos 31  $\mu\text{m}$  (E.P. 1,85; n=19) e para juvenis 33  $\mu\text{m}$  (E.P. 3,1; n=6).

Na região escura do estatólito, os incrementos caracterizam-se por apresentar anéis mais próximos e espessos, enquanto na região periférica, que se aproxima da borda, os anéis tornam-se um pouco mais espaçados. Os anéis se projetam para a região do rostro, onde ficam mais espaçados, facilitando a contagem.



**Figura 12:** Detalhe da região central de dois estatólitos de *L. brevis*. **A:** Anel de eclosão pouco marcado; **B:** anel de eclosão bem marcado.

#### 4.2 Validação dos incrementos com tetraciclina

A marcação com tetraciclina foi realizada em duas fêmeas maduras, sendo que uma delas morreu na primeira noite após o experimento e outra permaneceu no tanque por mais sete dias alimentando-se normalmente. No sexto dia, após a experimentação ela desovou e no dia seguinte morreu.

Após a preparação do estatólito para leitura foram verificados 6 incrementos subsequentes a marcação com a tetraciclina. A periodicidade de deposição dos incrementos, apesar de observada em somente um indivíduo indica a deposição diária dos incrementos.

#### 4.3 Leitura dos estatólitos

Dos 814 estatólitos (Tabela III do prefácio) selecionados para leitura 58% foram considerados em bom estado para visualização dos anéis de periodicidade, em microscopia de luz transmitida, sob aumento de 400 ou 1000x. Do total de estatólitos observados, 21% foram considerados ilegíveis, por apresentar a borda muito clara ou muito escura, ou o anel embrionário fosco; 19% estavam quebrados no momento da leitura, e os outros 2% descolaram da lâmina antes da leitura.

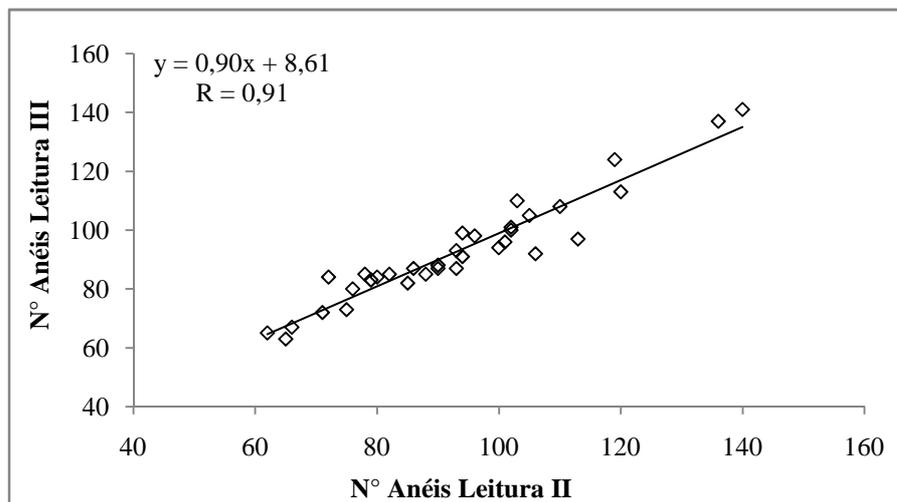
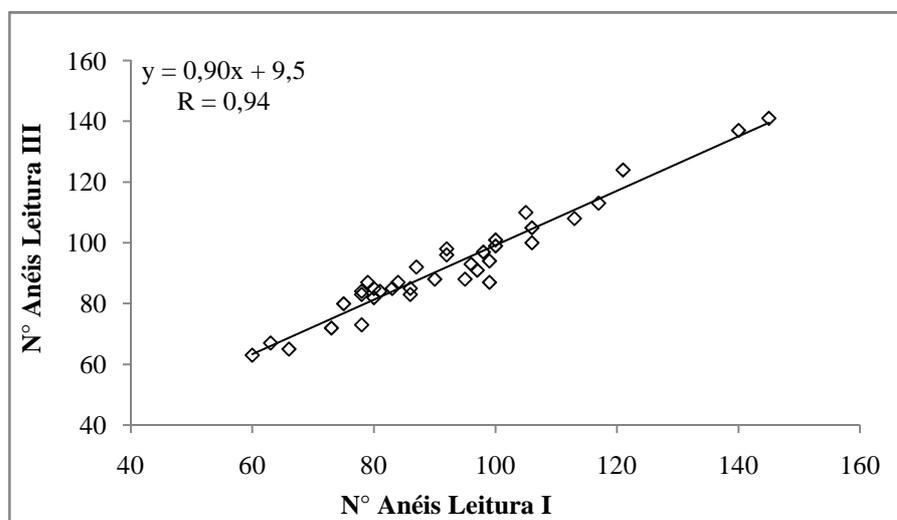
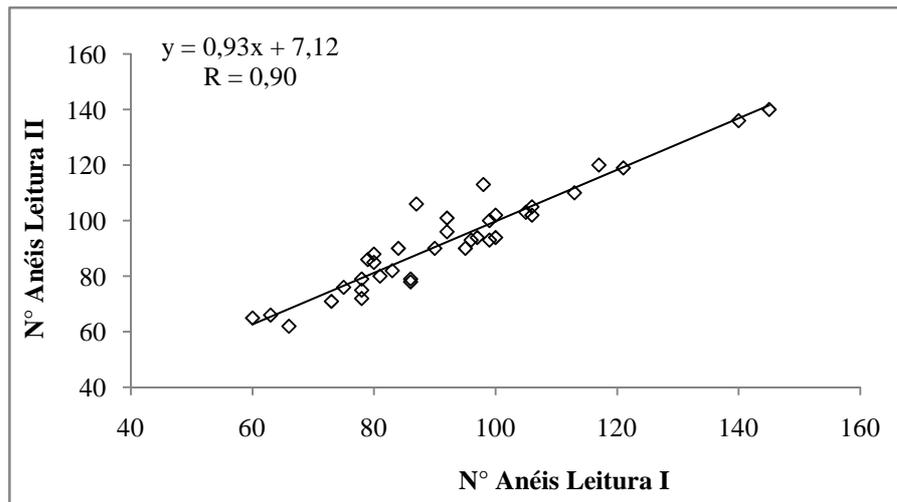
#### **4.4 Consistência das contagens do estatólito**

As três contagens consecutivas e independentes realizadas em 36 estatólitos apresentaram um erro médio percentual de 2,6% e o coeficiente de variabilidade de 3,48% entre as leituras (Tabela II), revelando que existe uma elevada consistência entre as contagens.

As contagens quando comparadas duas a duas por regressões lineares, foram consideradas iguais pelo teste  $t$  ( $H_0: b=1$ ). As comparações entre as contagens das diferentes leituras, os coeficientes dos modelos lineares ajustados para essas relações, assim como o resultado do teste  $t$  estão expostos na Figura 13 e Tabela III

**Tabela II:** Comparação entre três leituras consecutivas e independentes dos anéis depositados na microestrutura do estatólito de *L. brevis*. DP= desvio padrão; EMP= Erro Médio Percentual; CV= Coeficiente de Variação.

Indivíduo (j)	Leituras ( $X_{ij}$ )			$\bar{X}_j$	DP	EMP	$\frac{ X_{ij} - \bar{X}_j }{\bar{X}_j} \cdot 100$			CV
	1	2	3				1	2	3	
1	100	94	99	97,67	2,62	2,50	2,39	3,75	1,37	3,29
2	92	96	98	95,33	2,49	2,33	3,50	0,70	2,80	3,20
3	100	102	101	101,00	0,82	0,66	0,99	0,99	0,00	0,99
4	99	93	87	93,00	4,90	4,30	6,45	0,00	6,45	6,45
5	78	75	73	75,33	2,05	2,36	3,54	0,44	3,10	3,34
6	83	82	85	83,33	1,25	1,33	0,40	1,60	2,00	1,83
7	78	79	83	80,00	2,16	2,50	2,50	1,25	3,75	3,31
8	63	66	67	65,33	1,70	2,38	3,57	1,02	2,55	3,19
9	81	80	84	81,67	1,70	1,90	0,82	2,04	2,86	2,55
10	86	78	85	83,00	3,56	4,02	3,61	6,02	2,41	5,25
11	60	65	63	62,67	2,05	2,84	4,26	3,72	0,53	4,02
12	84	90	87	87,00	2,45	2,30	3,45	3,45	0,00	3,45
13	97	94	91	94,00	2,45	2,13	3,19	0,00	3,19	3,19
14	96	93	93	94,00	1,41	1,42	2,13	1,06	1,06	1,84
15	95	90	88	91,00	2,94	2,93	4,40	1,10	3,30	3,96
16	66	62	65	64,33	1,70	2,42	2,59	3,63	1,04	3,24
17	75	76	80	77,00	2,16	2,60	2,60	1,30	3,90	3,44
18	78	72	84	78,00	4,90	5,13	0,00	7,69	7,69	7,69
19	90	90	88	89,33	0,94	1,00	0,75	0,75	1,49	1,29
20	79	86	87	84,00	3,56	3,97	5,95	2,38	3,57	5,19
21	92	101	96	96,33	3,68	3,23	4,50	4,84	0,35	4,68
22	86	79	83	82,67	2,87	2,96	4,03	4,44	0,40	4,25
23	80	85	82	82,33	2,05	2,16	2,83	3,24	0,40	3,06
24	80	88	85	84,33	3,30	3,43	5,14	4,35	0,79	4,79
25	87	106	92	95,00	8,04	7,72	8,42	11,58	3,16	10,37
26	106	105	105	105,33	0,47	0,42	0,63	0,32	0,32	0,55
27	105	103	110	106,00	2,94	2,52	0,94	2,83	3,77	3,40
28	106	102	100	102,67	2,49	2,16	3,25	0,65	2,60	2,98
29	121	119	124	121,33	2,05	1,47	0,27	1,92	2,20	2,07
30	99	100	94	97,67	2,62	2,50	1,37	2,39	3,75	3,29
31	113	110	108	110,33	2,05	1,61	2,42	0,30	2,11	2,28
32	73	71	72	72,00	0,82	0,93	1,39	1,39	0,00	1,39
33	145	140	141	142,00	2,16	1,41	2,11	1,41	0,70	1,86
34	117	120	113	116,67	2,87	2,10	0,29	2,86	3,14	3,01
35	140	136	137	137,67	1,70	1,13	1,69	1,21	0,48	1,51
36	98	113	97	102,67	7,32	6,71	4,55	10,06	5,52	8,73
						<b>2,60</b>				<b>3,58</b>



**Figura 13:** Comparação entre o número de anéis contabilizados no estatólito de *Lolliguncula brevis* em três leituras independentes de um único leitor. Número de anéis contabilizados na leitura I vs leitura II, leitura I vs leitura III, leitura II vs leitura III, respectivamente (n=36).

**Tabela III:** Coeficientes do modelo linear ajustado para as relações entre as leituras I, II e III do estatólitos de *L. brevis* e o resultado do teste *t*.

Relações	a	b	R	$t_{estimado}$	$t_{crítico}$	n
Leitura I vs Leitura II	7,12	0,93	0,90	-0,36		
Leitura I vs Leitura III	9,50	0,90	0,94	0,02	2,04	36
Leitura II vs Leitura III	8,61	0,90	0,91	0,43		

#### 4.5 Crescimento do estatólito

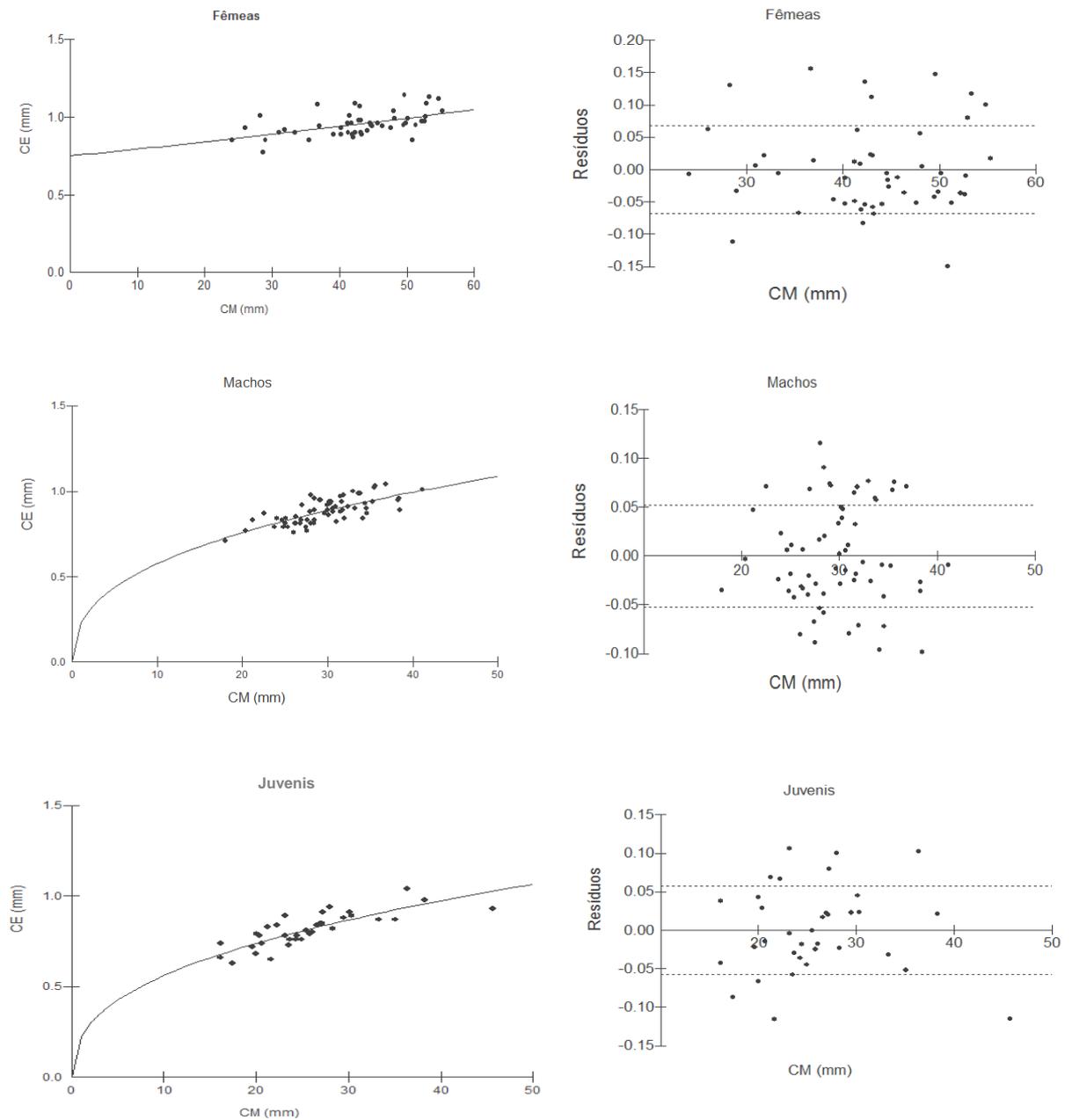
O comprimento do estatólito (CE) foi verificado em 49 fêmeas, 64 machos e 34 juvenis e variou entre 0,77 mm e 1,14 mm nas fêmeas, de 0,71 e 1,04 nos machos e para os indivíduos com sexo indeterminado variou entre 0,63 e 1,04. A relação entre CE e CM foi testada para fêmeas, machos e para indivíduos de sexo indeterminado ou juvenis (Figura 14), e as equações que apresentaram melhores resultados (foi utilizado o critério do maior  $r^2$ ) foram a exponencial para fêmeas e a potencial, para machos e juvenis. As equações ajustadas estão representadas abaixo.

$$\text{Fêmeas: CE} = 0,7509e^{0,0056CM}; r^2 = 0,28; n=49$$

$$\text{Machos: CE} = 0,2329CM^{0,3937}; r^2 = 0,53; n=64$$

$$\text{Juvenis: CE} = 0,2797CM^{0,3276}; r^2 = 0,70; n=34$$

A distribuição de pontos, observada na análise de resíduos da relação CE e CM para machos e fêmeas de *L. brevis*, mostrou homogênea para ambos os sexos e para os juvenis (Figura 14), com pontos distribuídos igualmente acima e abaixo da linha central, indicando que o modelo se adequou a todo intervalo de CM analisado.



**Figura 14:** Relação entre comprimento do manto (CM) e comprimento do estatólito (CE) e os respectivos resíduos da relação para fêmeas (n=49), machos (n=64) e juvenis (n=34) de *L. brevis* coletados na Armação de Itapocoroy. As equações das relações estão apresentadas no texto.

#### 4.6 Idade de *Lolliguncula brevis*

A idade de *L. brevis* verificada em 470 indivíduos variou de 46 a 145, a amplitude de CM e idade para machos, fêmeas e juvenis é apresentada na Tabela IV.

**Tabela IV:** Amplitude de CM (mm) e idade (dias) para fêmeas, machos de *Lolliguncula brevis* por estágio de maturação gonadal e juvenis. São apresentados os valores mínimo e máximo e entre parênteses a média e E.P.

	FÊMEAS			MACHOS		
	CM	Idade	n	CM	Idade	n
I	20,1 – 47,6 (33,9 ± 0,9)	57 – 144 (84 ± 2,7)	49	17,1 – 34,6 (22,7 ± 1,1)	53 – 111 (79 ± 3,6)	17
II	31,0 – 54,1 (41,6 ± 1,0)	65 – 134 (91 ± 3,4)	28	18,2 – 44,3 (28,4 ± 0,8)	54 – 121 (83 ± 2,2)	42
III	22,1 – 61,4 (45,5 ± 0,9)	46 – 145 (94 ± 2,3)	68	23,9 – 50,8 (32,6 ± 0,5)	53 – 143 (85 ± 1,6)	119
IV	39,2 – 57,3 (46,7 ± 1,4)	78 – 128 (93 ± 3,6)	16	22,7 – 42,3 (34,3 ± 0,9)	52 – 125 (81 ± 3,4)	30
<b>Juvenis</b>		47 - 123 (74,3 ± 1,7)		15,6 – 51,0 (27,8 ± 0,65)		110

#### 4.7 Morfologia e legibilidade do gladius

Para a contagem dos incrementos de crescimento foram utilizados 299 (Tabela III – prefácio) indivíduos incluindo representantes de todas as classes de tamanho disponíveis (18-60 mm CG) e todos os estágios de maturação gonadal inclusive indivíduos imaturos de sexo indeterminado.

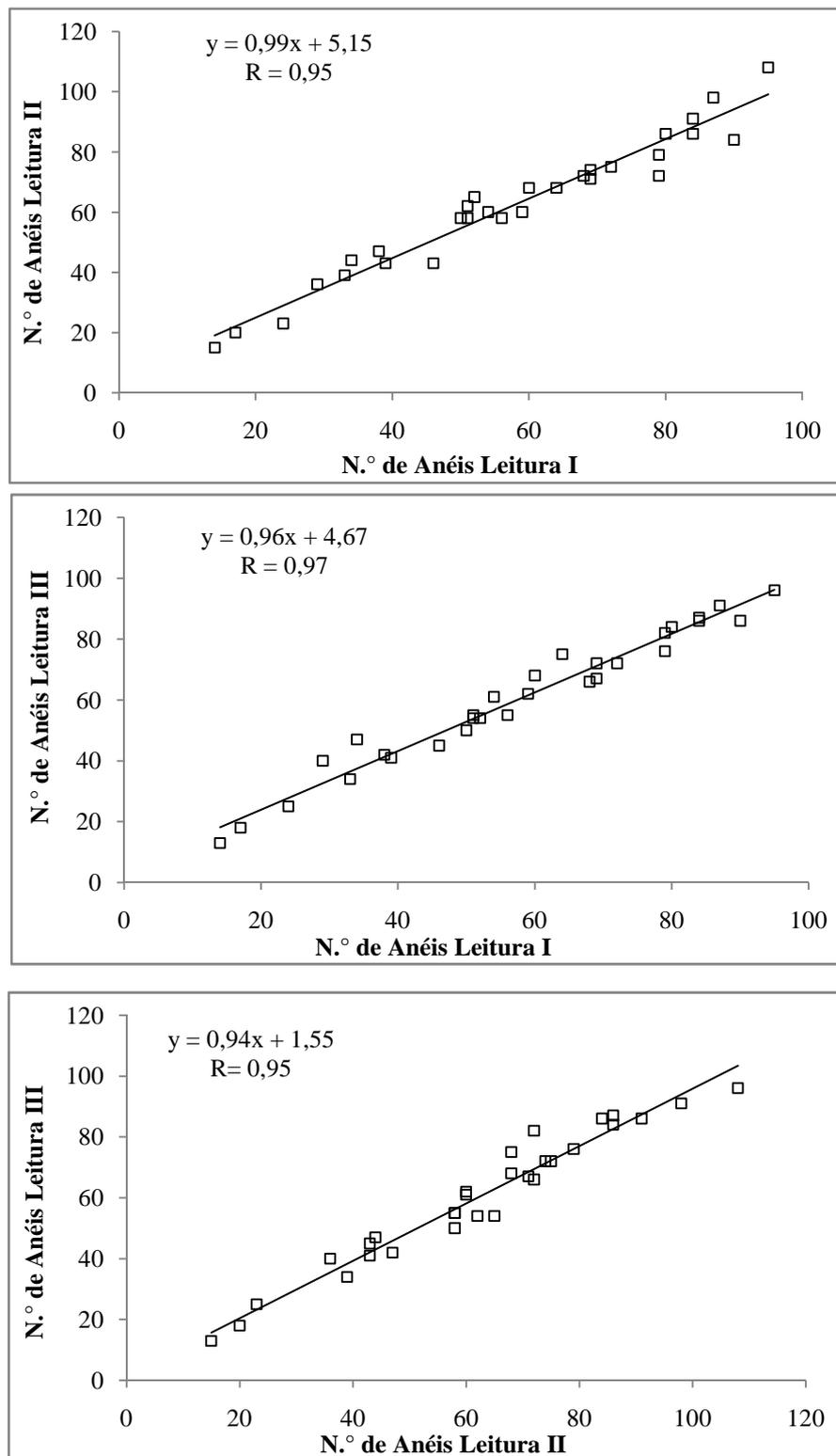
A leitura foi possível em 84% da amostra, 6% foi ilegível e 10% quebraram durante a extração ou na conservação da estrutura tornando-se inviável sua leitura. Os incrementos de crescimento foram legíveis, em média, em 35% (E.P. 1,17) do comprimento anterior do gladius.

#### 4.8 Precisão da contagem do gladius

As três contagens consecutivas e independentes dos gladius apresentaram um erro médio percentual de 4,7% e o coeficiente de variabilidade de 6,4% (Tabela V), revelando que existe consistência entre as contagens (Figura 15).

**Tabela V:** Comparação entre três leituras consecutivas e independentes dos incrementos depositados no gladius de *L. brevis*, considerando o mesmo comprimento do gladius em cada leitura. DP= desvio padrão; EMP= Erro Médio Percentual; CV= Coeficiente de Variação.

Indivíduo (j)	Leituras (X <sub>ij</sub> )			$\bar{X}_j$	DP	$\frac{ X_{ij} - \bar{X}_i }{\bar{X}_i} \cdot 100$			EMP	CV
	1	2	3			1	2	3		
1	34	44	47	41,67	5,56	18,4	5,6	12,8	12,3	16,34
2	84	91	86	87,00	2,94	3,45	4,6	1,15	3,07	4,14
3	59	60	62	60,33	1,25	2,21	0,55	2,76	1,84	2,53
4	56	58	55	56,33	1,25	0,59	2,96	2,37	1,97	2,71
5	52	65	54	57,00	5,72	8,77	14	5,26	9,36	12,28
6	46	43	45	44,67	1,25	2,99	3,73	0,75	2,49	3,42
7	69	71	67	69,00	1,63	0	2,9	2,9	1,93	2,90
8	39	43	41	41,00	1,63	4,88	4,88	0	3,25	4,88
9	17	20	18	18,33	1,25	7,27	9,09	1,82	6,06	8,33
10	14	15	13	14,00	0,82	0	7,14	7,14	4,76	7,14
11	29	36	40	35,00	4,55	17,1	2,86	14,3	11,4	15,91
12	60	68	68	65,33	3,77	8,16	4,08	4,08	5,44	7,07
13	69	74	72	71,67	2,05	3,72	3,26	0,47	2,48	3,51
14	87	98	91	92,00	4,55	5,43	6,52	1,09	4,35	6,05
15	90	84	86	86,67	2,49	3,85	3,08	0,77	2,56	3,53
16	72	75	72	73,00	1,41	1,37	2,74	1,37	1,83	2,37
17	84	86	87	85,67	1,25	1,95	0,39	1,56	1,3	1,78
18	79	72	82	77,67	4,19	1,72	7,3	5,58	4,86	6,61
19	33	39	34	35,33	2,62	6,6	10,4	3,77	6,92	9,10
20	54	60	61	58,33	3,09	7,43	2,86	4,57	5,14	6,49
21	95	108	96	99,67	5,91	4,68	8,36	3,68	5,57	7,26
22	51	62	54	55,67	4,64	8,38	11,4	2,99	7,58	10,21
23	51	58	55	54,67	2,87	6,71	6,1	0,61	4,47	6,42
24	24	23	25	24,00	0,82	0	4,17	4,17	2,78	4,17
25	38	47	42	42,33	3,68	10,2	11	0,79	7,35	10,65
26	80	86	84	83,33	2,49	4	3,2	0,80	3,6	3,67
27	50	58	50	52,67	3,77	5,06	10,1	5,06	6,75	8,77
28	64	68	75	69,00	4,55	7,25	1,45	8,7	5,8	8,07
29	68	72	66	68,67	2,49	0,97	4,85	3,88	3,24	4,45
30	79	79	76	78,00	1,41	1,28	1,28	2,56	1,71	2,22
								<b>Média</b>	<b>4,74</b>	<b>6,43</b>



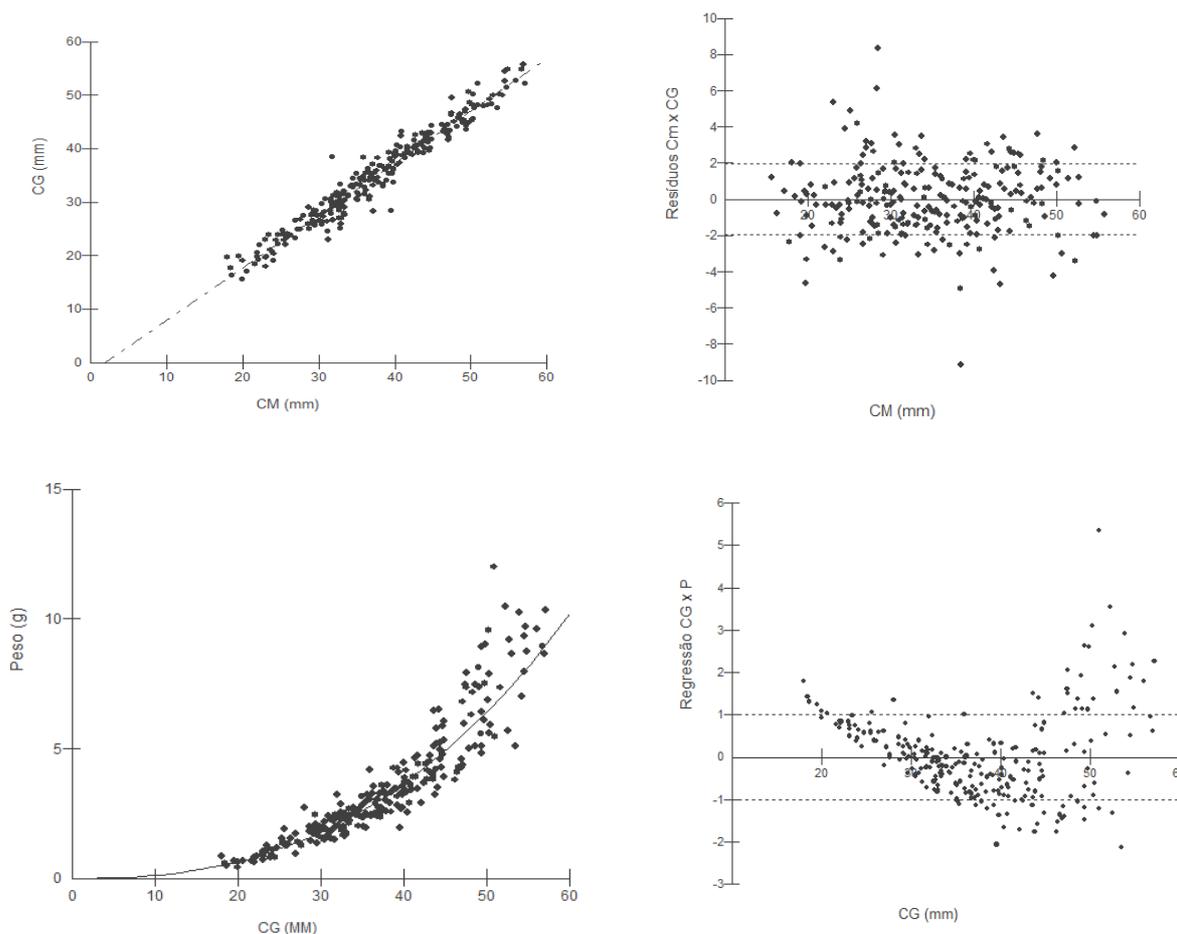
**Figura 15:** Comparação entre o número de incrementos observados no gladius de *Lolliguncula brevis* em três leituras independentes de um único leitor, número de anéis contabilizados na leitura I vs leitura II, leitura I vs leitura III, leitura II vs leitura III (n=30), respectivamente.

#### **4.9 Crescimento do gladius vs crescimento somático**

O comprimento do gladius (CG) nos indivíduos mensurados variou de 18 a 57 mm, com comprimento do manto (CM) variando entre 16 a 55 mm e peso total (PT) entre 0,4 a 12 g. A relação entre CG e CM indicou um forte ajuste ao modelo linear (Figura 16;  $r^2$ : 0,95). Os valores de CG também foram plotados em função do peso (Figura 16), e a relação potencial apresentou o melhor ajuste ( $r^2$ : 0,92). A análise dos resíduos gerados pelos modelos ajustados revelou que a distribuição destes resíduos para a relação entre CM e CG apresentou homoscedasticidade (Figura 16), na qual, a variância de CG foi constante com o aumento de CM. Entretanto, para a relação entre CG e PT, ocorreu heteroscedasticidade (Figura 16). A tabela VI mostra as equações das relações ajustadas.

#### **4.10 Reconstrução do crescimento individual**

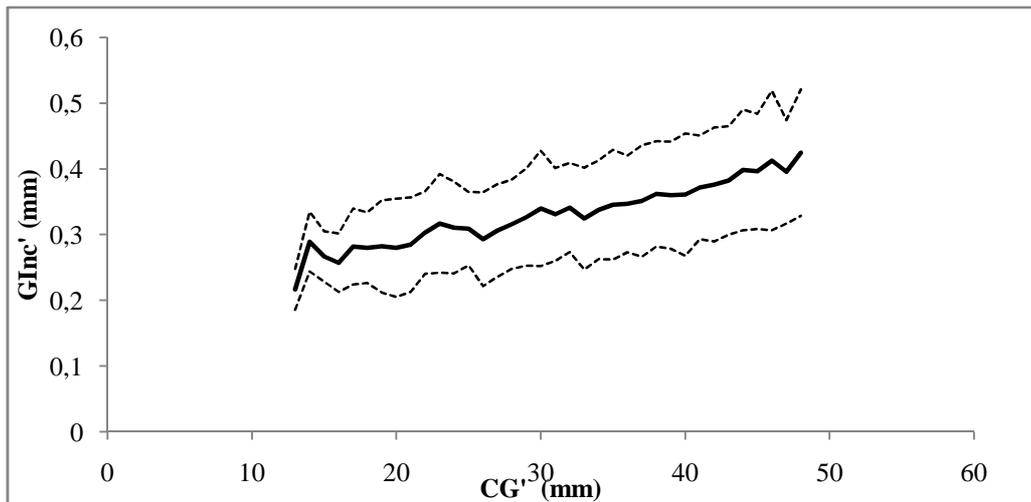
O espaçamento médio entre as marcas de crescimento aumentou com o comprimento do gladius (Figura 17), variando de 0,22 mm em 13 mm de CG a 0,44 mm em 54 mm de CG.



**Figura 16:** Relação linear entre comprimento do manto (CM) e comprimento do gladius (CG) e relação geométrica entre CG e peso total (PT) e as respectivas análises de resíduos de *L. brevis* coletadas na Armação de Itapocoroy.

**Tabela VI:** Modelos linear e potencial ajustados às relações CM x CG e CG x PT, respectivamente, de *L. brevis* coletadas na Armação de Itapocoroy (n= 253). CM= comprimento do manto; CG= comprimento do gladius; PT= peso total.

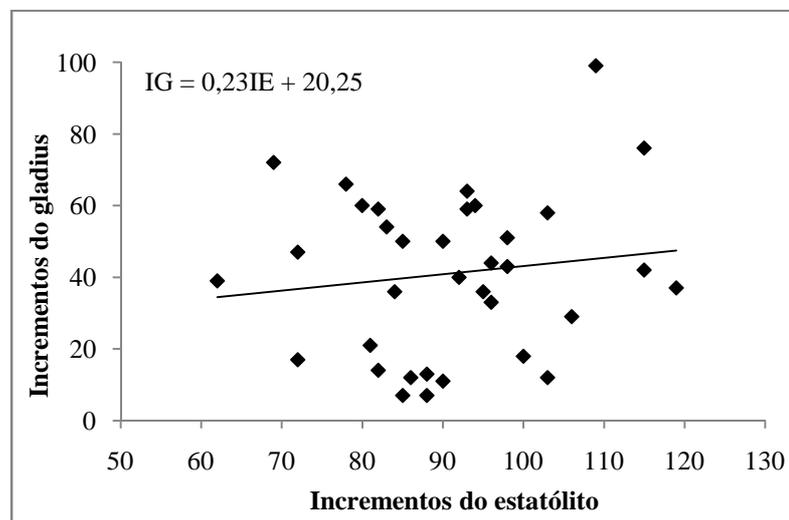
Modelos ajustados	Equação	r <sup>2</sup>	n
Linear	$CG=0,9736CM+3,4986$	0,95	253
Potencial	$CG=0,0003PT^{2,5189}$	0,91	



**Figura 17:** Espaçamento médio entre os incrementos do gladius (mm), em relação ao comprimento do gladius (mm) de *L. brevis*. São apresentadas a média (linha inteira) e o erro padrão (linhas pontilhadas).

#### 4.11 Validação e determinação da idade

A inclinação da reta (b) obtida da relação entre os incrementos depositados em 35 estatólitos e os incrementos depositados anteriormente a 25 mm dos seus respectivos *gladii*, não foi significativamente diferente de 1 ( $t = 0,023$ ;  $p > 0,05$ ), revelando que as estruturas apresentam taxas de deposição de mesma periodicidade, assim 1 marca representa um dia de vida (Figura 18).



**Figura 18:** Relação entre o número de incrementos do estatólito (IE) de 35 *L. brevis* e o número de incrementos dos respectivos *gladii* (IG) anteriores ao  $GL = 25$  mm.

## 5. DISCUSSÃO

As estruturas rígidas dos cefalópodes têm sido cada vez mais utilizadas em estudos de sistemática (ARKHIPKIN, 2005). A variabilidade de formas dos estatólitos por exemplo, em adultos e paralarvas ou juvenis é espécie-específica (ARKHIPKIN & BIZIKOV, 1991). Esta característica é particularmente importante em estudos de dieta, quando o estatólito é a única parte remanescente do corpo do animal. A morfologia da estrutura é capaz ainda de revelar aspectos do estilo de vida das espécies (ARKHIPKIN, 2005), já que eles diferem nas espécies pelágicas (nectônicas e plantônicas) e demersais, devido a diferentes sensibilidades às forças de aceleração nos ambientes e conseqüentemente entre os grupos (ARKHIPKIN & BIZIKOV, 1991).

Externamente, é possível reconhecer três partes no estatólito de *L. brevis*, o domo, o rostro e a asa. O domo é uma estrutura única, não sendo possível subdividi-lo em lóbulos como ocorre para outras espécies. Segundo CLARKE (1978), o domo na maioria das espécies de cefalópodes é subdividido em dorsal e lateral, e neste ainda podem ser reconhecidas as partes superior, média e inferior. Entretanto LETA (1982), BRUNETTI & IVANOVIC (1991) já evidenciaram que essas estruturas são pouco evidentes também em estatólitos de outras espécies, e consideram irrelevante realizar tal diferenciação.

A translucidez, em alguns estatólitos, foi baixa, independente da zona de visualização. Esse fato já foi relatado para outras espécies, sendo explicado como conseqüência: (i) do processo de estocagem, particularmente devido ao vazamento de álcool dos recipientes, e; (ii) do ambiente ácido que predomina no corpo de lulas com o esgotamento pós-desova ou com a morte (RADTKE, 1983). Em ambos os casos, ocorre a decomposição dos cristais de aragonita, transformando o estatólito em material amorfo (e por isso não translúcido), especialmente nas camadas mais superficiais (RADTKE, 1983). Nesse estudo, os estatólitos foram montados diretamente em lâminas histológicas após a amostragem biológica como recomendado por ARKHIPKIN (1991). Portanto, a falta de transparência observada em alguns indivíduos nesse estudo, deve-se à acidez do corpo da lula ocasionada provavelmente pelo tempo que os animais permaneceram no barco antes de serem congelados ou mesmo durante o processo de amostragem biológica, até o estatólito ser removido.

Internamente, é possível reconhecer três principais zonas (pós-nuclear, escura e periférica) na microestrutura do estatólito de *L. brevis*. A zona pós-nuclear, não aparece

bem definida, assim como a divisão entre as zonas pós-nuclear e escura é pouco marcada ou ausente. Em lulas da Família Ommastrephidae, a formação das zonas está associada a mudanças ontogenéticas, como por exemplo, à transição da fase de paralarva para a juvenil (ARKHIPKIN, 2005). Segundo o autor, a fase de paralarva dessa família caracteriza-se por apresentar os oito braços do aparato de captura e uma probóscide formada por tentáculos fusionados. Na passagem para a fase juvenil ocorre a separação dos tentáculos, além de outras modificações anatômicas. Essas transformações estão associadas a um período de inanição, o que reduz o crescimento e leva a formação de uma marca de *stress* ou *check* bem definida (ARKHIPKIN, 2005). A ausência de uma marca bem definida no estatólito de *L. brevis* sugere transformações menos marcantes na anatomia da espécie na transição dessas fases.

A visualização dos anéis na zona escura é nítida, facilitando a contagem dos anéis, já na zona periférica, a distinção dos incrementos foi mais difícil. Essa dificuldade foi explicada por LIPINSKI et al. (1998) como resultante da refração da luz pela superfície curva marginal e pela presença de irregularidades que prejudicam a identificação dos incrementos. Para resolver este problema e reduzir os erros nas estimativas finais de idade do indivíduo a contagem dos anéis continuou pelo rostro, que apresentou anéis bem marcados e com maior espaçamento que na zona periférica do domo, facilitando assim a contagem.

Os anéis de crescimento diário são visíveis desde o núcleo do estatólito até a borda da estrutura e seguem em direção ao rostro. ‘Marcas de stress’ ou ‘checks’ ocorreram frequentemente, com deposição irregular na microestrutura do estatólito sendo visíveis nas seqüências de incrementos ao longo de todo o contorno da estrutura, desde o rostro até o domo dorsal. Segundo LIPINSKI et al. (1991) essas marcas possivelmente representam um período de transição ou *stress* na vida do animal e apresentam periodicidade diferente daqueles anéis considerados diários e estão relacionadas a um pequeno decréscimo na taxa de crescimento do estatólito (reflexo da redução do crescimento somático).

O primeiro *check* distinto no estatólito de *L. brevis* parece estar associado à eclosão, a presença desse check é comum em loliginídeos e recebe o nome de ‘check de eclosão’ ou o ‘anel de nascimento’. Os anéis contidos entre o anel de eclosão e o núcleo são supostamente embrionários, e segundo JACKSON (1994) registram o crescimento do indivíduo dentro do ovo. A manutenção deste check no estatólito adulto promove uma maneira de estimar o tamanho de eclosão, através da relação linear entre o tamanho

do corpo e o raio do check de eclosão, promovendo informações importantes a respeito do efeito de fatores ambientais na determinação do tamanho de eclosão (IKEDA et al., 1999; STEER et al., 2003). No entanto, os exemplares observados de *L. brevis* não apresentaram variações no comprimento do raio do check de eclosão. Apesar de esse check ser bem marcado em alguns indivíduos, em grande parte dos estatólitos observados não foi possível diferenciá-lo das demais marcas de crescimento, inviabilizando a medida.

Outros checks foram observados ao longo da estrutura de alguns estatólitos. ARKHIPKIN (2005) sugere que alguns estímulos ambientais, como tempestades, choque de temperatura, ou insucesso no ataque de predadores sejam capazes de promover *stress* suficiente para induzir a formação de um check na microestrutura do estatólito. Outro fator que parece estar associado à formação de checks é o ciclo lunar, já demonstrado em *A. lesueurii* (ARKHIPKIN, 1991), em *Loligo opalescens* (SPRATT, 1978) e *Gonatus fabricii* (KRISTENSEN, 1980) que apresentam bandas com 28 incrementos e sub-bandas com 14 incrementos, período correspondente ao número de dias no mês e ao ciclo quinzenal lunar dependente das marés, respectivamente (ARKHIPKIN, 1991). As marcas de *stress* podem estar ainda envolvidas com o início do processo de maturação, em ambos os sexos (p.e. *Illex argentinus*, *I. coindetti*). Para *L. brevis*, essas marcas parecem estar mais associadas a eventos acidentais do que a eventos de maturação ou ciclo lunar, já que não seguiram um padrão de deposição regular e estiveram ausentes em muitos indivíduos.

A verificação da periodicidade diária na deposição de anéis de crescimento é um aspecto fundamental na utilização da estrutura como ferramenta para determinar a idade. Em loliginídeos, os incrementos do estatólito têm sido validados através de marcadores químicos com exemplares mantidos em aquário, através de comparações do número de incrementos formados entre a marca química e a borda do estatólito e o período de tempo de manutenção do animal no aquário após o tratamento (LIPINSKI, 1986; JACKSON, 1989, 1990a, b, NAKAMURA & SAKURAI, 1991; JACKSON 1994). A periodicidade diária, já foi confirmada anteriormente por JACKSON et al. (1997) e para outros loliginídeos como *Loligo plei* (JACKSON & FORSYTHE, 2002), *L. vulgaris* (VILLANUEVA, 2000a), *L. vulgaris reynaudii* (LIPINSKI et al., 1998; DURHOLTZ et al., 2002), *L. vulgaris embryos* (VILLANUEVA, 2000b), *L. chinensis* (JACKSON, 1990b), *L. opalescens* (HIXON & VILLOCH, 1984; YANG et al., 1986; JACKSON, 1994b; JACKSON & DOMEIER, 2003), *Loliolus noctiluca* (DIMMLICH

& HOEDT, 1998; JACKSON, 1990b), *Sepioteuthis lessoniana* (BALGOS & PAULY, 1998; JACKSON & MOLTSCHANIWSKYJ, 2001; JACKSON, 1990a; JACKSON *et al.*, 1993; GONZALEZ *et al.*, 1996), *Alloteuthis subulata* (LIPINSKI, 1986), *Loligo sanpaulensis* (AGUIAR, 2006). Assim, assumiu-se que essa periodicidade se mantém para *L. brevis* ocorrente em águas do sul do Brasil.

Não existem evidências diretas para a deposição diária dos incrementos nos *gladii* de lulas, porém a correspondência observada na deposição de incrementos do gladius e estatólito neste e em outros estudos (*e.g.*, *I. illecebrosus* por PEREZ *et al.* (1996), *Sepioteuthis oualaniensis* por JACKSON *et al.*, 1993, *I. argentinus* por SCHROEDER, 2006, *L. plei* por PEREZ *et al.*, 2006) é um indício de que os mesmos processos cíclicos, incluindo ritmos endógenos e estímulos externos devem atuar no processo de deposição de material em ambas as estruturas rígidas (CAMPANA & NEILSON, 1985).

Assumindo que a deposição dos incrementos do gladius de *L. brevis* é diária e que a legibilidade foi razoavelmente alta a estrutura se mostra apropriada para a reconstrução do crescimento diário individual, ainda que a legibilidade das marcas de crescimento dentro de cada gladius se limite à porção média anterior. Essa restrição se deve ao fato do crescimento do *ostracum*, nas fases iniciais do ciclo de vida (região posterior do gladius), ser “mascarado” pelo sobre-crescimento das camadas de quitina, sendo já descrita para outras espécies como *Sthenoteuthis oualanensis* 75% CG em média (ARKHIPKIN & BIZIKOV, 1991), *Sepioteuthis lessoniana* 66% (JACKSON *et al.*, 1993), *Illex illecebrosus* 49% (PEREZ *et al.*, 1996), *Illex argentinus* 57% (SCHROEDER, 2006) e *Loligo plei* 78% (PEREZ, *et al.*, 2006).

As estruturas do estatólito e do gladius são viáveis para estudos de idade e crescimento. Os estatólitos permitem determinar o número total de incrementos e assim determinar a idade individual. Já o gladius, é indicado para determinar o crescimento diário, com base na espessura dos incrementos.

## Capítulo 2

---

### COMPORTAMENTO DA LULA *Lolliguncula brevis*

#### RESUMO

---

Os aspectos comportamentais da lula *Lolliguncula brevis* foram observados em ambiente confinado. As coletas dos animais vivos foram realizadas utilizando-se atratores luminosos e rede elevadiça na Armação do Itapocoroy, Penha, Santa Catarina. No Laboratório de Produção de Moluscos, os indivíduos foram distribuídos em tanques circulares com capacidade de 250L, com aeração constante proporcionada por meio de mangueiras plásticas perfuradas e fixada no fundo dos mesmos. Os animais foram alimentados com camarões e peixes vivos. Para as observações comportamentais, foram realizadas 120 minutos de filmagens, as imagens foram analisadas quadro a quadro em monitor colorido e sinais cromáticos, posturais, locomotores foram registrados através do método de “*ad libitum*” e “*sequence sampling*”. Foram observados cinco padrões cromáticos de luz, o sinal claro, olhos sombreados, manchas brancas dorsais, órgãos reprodutivos, brilhante. Dentre os sinais cromáticos escuros destacam-se: todo escuro, nadadeiras escuras, cabeça e braços escurecidos, ponta dos braços e tentáculos escura, bandas, sinais escuros longitudinais (listras nas nadadeiras, listras nas margens do manto, listras nos braços), sinais de manchas escuras, passagem de nuvem. Os sinais posturais e locomotores observados foram jateamento, braços abaixados, braços para cima, braços estirados, braços rígidos, apontando para cima, apontando para baixo, flamboyant, posicionamento paralelo, dilatação peristáltica dos braços. Foram observados 10 padrões corporais, os quais se caracterizam pela ocorrência simultânea dos sinais cromáticos e posturais. O padrão claro ou dourado, que se caracterizou por apresentar animais em movimentos natatórios suaves e a coloração do corpo clara ou dourada, foi observado em lulas calmas e sem perturbação. O flash branco ocorreu em situações de ameaça, no qual a lula apresentava um maior brilho do corpo de curta duração, em algumas situações o padrão foi observado intercalado com o flash escuro, que é a rápida expressão escura do sinal todo escuro, com duração de poucos segundos, se repetindo sucessivamente de 2 a 3 vezes. Ambos os padrões são intermitentes e tem um aspecto pulsante e os braços ficam rígidos. No padrão flecha, ocorreu um escurecimento da região anterior do corpo os braços e tentáculos ficam rígidos apontando para o objetivo que pode ser um alimento ou potenciais ameaças. O padrão captura do alimento envolveu três fases: atenção (observação da presa), posicionamento (atinge uma posição ideal para o ataque) e por fim o ataque, quando a lula lança os tentáculos em direção à presa. No padrão alimentação, a lula segura o alimento pelos braços e começa a se alimentar pela região dorsal. O padrão intimidação ocorre entre um par de lulas disputando um alimento, e o padrão ataque ocorre quando a lula realiza comportamento ofensivo a potenciais perigos. Todos os sinais identificados tiveram uma duração média inferior a 60 seg, e foram considerados “agudos”, uma subclassificação determinou que 80% dos sinais cromáticos, 45% dos sinais posturais/locomotores e 60% dos aspectos comportamentais são agudos médios. O repertório de padrões corporais observados na espécie é superior ao reportado na literatura para a mesma, contudo esse número deve crescer já que as observações se restringiram à ambiente confinado e a maioria das observações esteve relacionada aos hábitos alimentares. A maior diversidade dos padrões comportamentais observada em *L. brevis* poderia ser relacionada à complexidade do habitat, contudo não foram realizadas análises que levasse em conta a diversidade de estímulos do ambiente. Os aspectos comportamentais de *L. brevis* podem atuar como ferramenta diagnóstica auxiliar na resolução da taxonomia do gênero, indicando diferenças entre os espécimes norte e sul americanos.

**ABSTRACT**

---

**BEHAVIOURAL OF THE SQUID *Lolliguncula brevis***

The behavioral aspects of the squid *Lolliguncula brevis* were observed in a confined environment. Sampling of living animals were done using light attraction at night and inset network at Itapocoroy's Frame, Penha, Santa Catarina. In the Laboratory for Production of Mollusks the specimens were distributed in circular tanks of 250L with constant aeration through plastic perforated hoses fixed in their bottom. Animals were fed with live shrimps and fishes. For the behavioral observations 120 minutes of film were shot and images were afterwards analyzed square by square in a color screen. Chromatic, postural, locomotory components were registered through the "ad libitum" and "sequence sampling" methods. There were five light chromatic patterns: bright component, shady eyes, dorsal white spots, reproductive organs, bright. Among dark chromatic components one can stress out entire dark, dark fins, darkened head and arms, dark in the tip of arms and in tentacles, bands, strip, longitudinal dark components (stripes in fins, stripes in the mantle margins and stripes in arms), components of dark spots, cloud passage. Postural and locomotory components observed were jetting, drooping arms, raised arms, lowered arms, arms outstretched, rigid arms, pointing up, pointing down, flamboyant, parallel positioning, swelling peristaltic arms. Ten body patterns were identified and they are characterized by a simultaneous occurrence of chromatic and postural components. The light or golden pattern, which is displayed by animals in gentle natatory moves and a light or golden body color, was seen in calm and undisturbed squids. A white flash occurred in situations of menace in which the squid presented a lighter brightness of short time-length. In some situations this pattern was observed merged with a dark flash, which is the quick dark expression of the entirely dark component with a duration of few seconds, being successively repeated two or three times. Both patterns are intermittent and have a pulsating aspect, and the arms become rigid. In the arrow pattern the anterior region of the body was darkened; arms and tentacle become rigid and directed to a target, which can be food or a potential threat. The pattern food capture involved three phases, attention (observation of a prey), positioning (an ideal position for attack) and finally the attack itself when the squid ejects its tentacles towards the prey. In the pattern feeding, the squid holds the prey with the arms and starts feeding by the dorsal region. The pattern intimidation occurs between a pair of squids fighting for food and the pattern attack when the squid performs an offensive behavior to potential dangers. All identified components lasted in average less than 60 seconds and were considered "acute". A subclassification determined that 80% of the chromatic components, 45% of the postural/locomotory components and 60% of the behavioral displays are medium acute. The repertoire of corporal patterns detected in the species is larger than it is reported in the literature. However, this number must increase since the observations were related to feeding habits. The major diversity of behavioral patterns observed in *L. brevis* could be linked to the complexity of the habitat. Nevertheless, no analyses which took into account the diversity of stimuli in the environment were conducted. The behavioral displays of *L. brevis* may be applied as an auxiliary diagnostic tool to unravel the taxonomy of the genus, pointing out the dissimilarities between North and South American species.

## 1. INTRODUÇÃO

Os cefalópodes são reconhecidos por sua dinâmica comportamental, apresentando elaboradas exibições caracterizadas por uma série de mudanças rápidas na aparência devidas principalmente ao controle neural dos cromatóforos (MOYNIHAN & RODANICHE, 1982; HANLON, 1988; HANLON *et al.*, 1994, 1999; HANLON & MESSENGER, 1996). A modificação na forma e cores do corpo é utilizada essencialmente para cripse ou para comunicação, podendo esses animais adotar uma “forma ilusória”, assemelhando-se a plantas ou outros animais, despistando assim seus predadores (HANLON & MESSENGER, 1996) ou armando uma tocaia para suas presas. Cada padrão corporal adotado resulta de uma combinação de sinais posturais, locomotores e cromáticos constituindo juntos, a aparência final do animal (PACKARD & SANDERS, 1969, 1971; PACKARD & HOCHBERG, 1977; HANLON, 1982; ROPER & HOCHBERG, 1988; HANLON *et al.*, 1994, 1999; HANLON & MESSENGER, 1996). As possibilidades de combinações desses sinais podem permanecer de segundos até minutos (“padrão agudo” *sensu* PACKARD & HOCHBERG, 1977; HANLON & MESSENGER, 1996) ou de minutos até horas (“padrão crônico” *sensu* HANLON & MESSENGER, 1996).

Dentre esses três tipos de sinais comportamentais, o mais visível e ao mesmo tempo mais “estranho” aos observadores humanos são os sinais cromáticos (BOYCOTT, 1953; HANLON, 1982; PACKARD, 1982; MESSENGER, 2001). Cada sinal cromático pode ser apresentado sozinho, ou combinado com outros (simultaneamente ou em seqüência), gerando os padrões comportamentais de um indivíduo (HANLON *et al.*, 1994, 1999; MATHER & MATHER, 1994). A detecção desses estímulos depende essencialmente da visão, principal sentido de ligação dos cefalópodes com o meio exterior. Se por um lado essa sinalização visual é efetiva para a comunicação intra e inter específica, tem a desvantagem de informar um sinal a todos os espectadores da vizinhança aos quais, a informação não era destinada. Além de ser efetiva somente em ambientes de águas claras e durante o dia (HANLON & MESSENGER, 1996).

A comunicação em cefalópodes é realizada pela adequada expressão dos sinais e dos padrões comportamentais, entretanto para que ocorra a comunicação HANLON & MESSENGER (1996) consideram que o animal deve ser capaz de transferir uma

determinada informação para um público apropriado utilizando-se de sinais (sinais comportamentais) e o receptor, por sua vez, deve ser capaz de receber e interpretar esse sinal.

Para analisar o comportamento natural em lulas, os sinais do corpo devem ser inicialmente catalogados e, então, cada combinação analisada em relação às circunstâncias nas quais elas ocorrem (MATHER & MATHER, 1994). No entanto, a classificação desses padrões do corpo em lulas não é uma tarefa simples (JANTZEN & HAVENHAND, 2003), dada a infinidade de composições possíveis.

Os aspectos comportamentais nos cefalópodes têm sido registrados por muitos séculos. Aristóteles, em 330 a.C., descreveu aspectos de espécies comumente encontradas no Mediterrâneo como *Loligo*, *Sepia* e *Octopus* (HANLON & MESSENGER, 1996). Em 1875, Henry Lee (*apud* HANLON & MESSENGER, 1996) traz uma excelente e precisa descrição da biologia de cefalópodes, incluindo aspectos comportamentais. Posteriormente, os estudos receberam maior destaque, baseando-se em trabalhos realizados para outros grupos (HANLON, 1988). Dentre as atividades descritas destacam-se alimentação, padrões sociais (MARTINS & PEREZ, 2006; NUNES et al. 2007), reprodutivos (HANLON et al., 1994; JANTZEN & HAVENHAND, 2003), encontros agonísticos (DIMARCO & HANLON, 1997; KING et al., 1999), mecanismos de defesa (HANLON, 1988; WOOD et al., 2008) e outros (HANLON et al., 1983; DUBAS et al., 1986 *a e b*; FERGUSON et al., 1988; HANLON et al., 1999; BARTOL et al., 2002; TUBLITZ et al., 2006).

A riqueza de comportamentos exibidos por um animal depende primeiramente de sua habilidade em coletar informações do ambiente, por meio de seu aparato sensorial e de sua organização cerebral e pela resposta produzida pelos efetores (HANLON & MESSENGER, 1996). Nas lulas, as estruturas responsáveis pela recepção dos estímulos são agrupadas, segundo HANLON & MESSEGER (1996), em mecano, quimio e fotorreceptoras. Dentre os mecanorreceptores, destacam-se (i) os estatocistos que promovem informações sobre a gravidade, aceleração e manutenção da orientação, realizam o controle da intensidade luminosa, sendo ainda capazes de detectar o infrassom; (ii) a linha lateral, já foi detectada em nove gêneros de cefalópodes e sua função até o momento, está relacionada com identificação de predadores e da presa e com a manutenção do grupo durante períodos escuros; (iii) por fim os receptores de toque e

pressão, mais sensíveis nos polvos (HANLON & MESSENGER, 1996). Os receptores químicos estão presentes em todo o corpo dos cefalópodes, em particular nas margens das ventosas, onde há um elevado número de células sensitivas (GRAZIADEI, 1964). Em *Octopus*, por exemplo, há aproximadamente 10.000 desses receptores primários em cada ventosa (GRAZIADEI, 1964). Os fotorreceptores, por sua vez, constituem uma das mais conspícuas características dos cefalópodes. Com raras exceções os representantes apresentam olhos bastante grandes e desenvolvidos, assemelhando-se ao dos vertebrados (MESSENGER, 1991).

Dentre os efetores, os órgãos cromatóforicos são os que mais se destacam no grupo. Cada uma dessas estruturas está sob controle direto do sistema nervoso, podendo ser expandido ou contraído rápida e independentemente (HANLON & MESSENGER, 1996). Os cromatóforos participam de todos os comportamentos dos indivíduos (HANLON & MESSENGER, 1996) e são específicos, determinados geneticamente. O número e a densidade de cromatóforos variam ainda com a região do corpo e com o estágio ontogenético (PACKARD, 1985).

A descrição do comportamento de cefalópodes depende da combinação de expressões corporais que formarão a aparência final do animal e alguns autores (PACKARD & SANDERS, 1969; 1971; PACKARD & HOCHBERG, 1977) convencionaram chamá-la de padrões corporais ou ainda exhibições. Estes envolvem componentes (ou sinais) cromáticos, texturais, posturais e locomotores, os quais podem ser recombinaados a qualquer momento (HANLON & MESSENGER, 1996).

Apesar da grande dificuldade em se nomear os padrões corporais, que se deve em parte a problemas inerentes ao reconhecimento desses padrões e em parte à sua dinâmica (HANLON & MESSENGER, 1996), estes têm sido descritos para uma variedade de espécies de lulas (e.g. *Sepioteuthis sepioidea*, MOYNIHAN & RODANICHE, 1982; *Loligo vulgaris reynaudii*, HANLON et al., 1994; *Loligo pealeii*, HANLON et al., 1999; e outras, HANLON & MESSENGER, 1996). No Brasil, estudos desse tipo em lulas são pouco frequentes, sendo conhecidos o trabalho de MARTINS & PEREZ (2006), que realizaram descrições do comportamento de *L. plei* e *L. sanapulensis* e *L. brevis* sob atração luminosa, e NUNES et al. (2007) que relataram a associação entre peixes e *Sepioteuthis sepioidea*, em ambientes de coral.

Os aspectos comportamentais de *L. brevis* foram verificados em ambiente confinado por HANLON et al. (1983). LONG et al. (1989) que compararam a capacidade de aprendizagem da espécie testando diferentes estímulos. Já DUBAS et al. (1986) e FERGUSON et al. (1988) verificaram o funcionamento dos cromatóforos e HANLON et al. (1990) dos iridóforos. Esse estudo apresenta o etograma dos padrões corporais de *L. brevis* em cativeiro, destacando-se o comportamento alimentar.

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1. Objetivo Geral**

Descrever o comportamento de *L. brevis* em ambiente confinado.

### **2.2. Objetivos específicos**

- Reconhecer e descrever os sinais cromáticos, posturais e locomotores e as exibições corporais de *Lolliguncula brevis* em cativeiro;

## **3. MATERIAL E MÉTODOS**

### **3.1 Área de estudo**

As observações comportamentais e as coletas dos animais vivos foram realizadas utilizando-se atratores luminosos e rede elevadiça na Armação do Itapocoroy, Penha, Estado de Santa Catarina. A profundidade aproximada nos locais de coleta foi de 4m e o distanciamento da costa em torno de 400m. Para maiores detalhes ver prefácio.

### **3.2 Coletas**

O período de coleta ocorreu entre abril de 2006 e novembro de 2008 (Tabela I). As coletas foram realizadas em balsas destinadas ao manejo de mariscos cultivados na região. Para o apoio e o transporte foram utilizadas as embarcações CEPSUL I (CEPSUL/ICMBio), Star Line e Astyanax (UNIVALI).

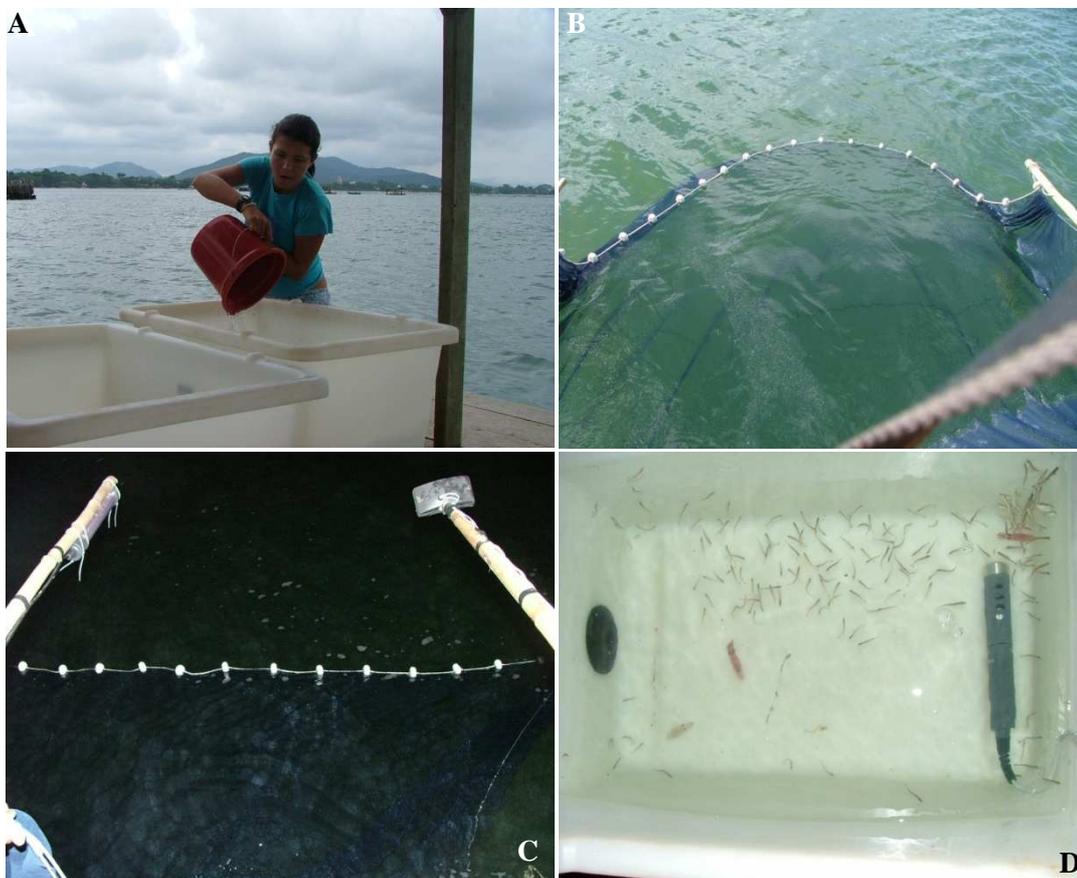
A atração das lulas foi realizada com auxílio de luzes fluorescentes de 60 W e luzes brancas de 100 W ligadas a uma bateria automotiva de 12 V. As luzes foram posicionadas sobre a água com distância aproximada de 1,0 m entre a lâmpada e a superfície do mar. A rede utilizada durante as capturas possui abertura de malha de 5

mm entre nós opostos, altura de 3,8 m e comprimento de 4,7 m, sendo seu funcionamento do tipo elevadiça (Figura 1B e 1C). No procedimento, a tralha inferior é suspensa confinando os indivíduos, mas mantendo sua permanência na água até o momento da retirada com o balde (Figura 1A). As lulas foram transferidas da rede, para um tanque aberto contendo aproximadamente 100 litros de água do mar com aeração constante (Figura 1D). As variáveis abióticas (temperatura, salinidade, pH, oxigênio dissolvido) foram mensuradas através da sonda multiparâmetros HANNA 9828, e após um período entre uma e duas horas os animais chegaram vivos ao Laboratório de Produção de Moluscos (LPM) – UNIVALI.

**Tabela I:** Coletas noturnas utilizando atração luminosa para observação e captura de *L. brevis*. São apresentadas as datas das coletas, o número de indivíduos coletados, a temperatura do ar (T ar), temperatura da água (T água), a direção e intensidade do vento predominante e outras informações pertinentes.

<b>Data</b>	<b>N. indivíduos</b>	<b>T ar (°C)</b>	<b>T água (°C)</b>	<b>Vento</b>	<b>Outros</b>
20/11/2006		25,0	22,0	sem vento	lua crescente
12/12/2006		24,7	22,9	nordeste fraco	sem ondulação
15/02/2007	12	27,8	25,5	nordeste moderado	ondulação ocasionada pelo vento
28/03/2007	8	29,0	28,0	nordeste fraco	lua crescente
23/04/2007	6	26	24,3	sul fraco	
12/11/2007		24,0	21,0	sem vento	
15/12/2007	9	25	22,4	nordeste fraco	
08/03/2008	4	27	25,2	leste fraco	
22/03/2008		29,0	26,0	sem vento	Madrugada (período entre 4:00 e 6:00 hs)
29/03/2008	6	28,5	25,7	leste fraco	Madrugada
03/04/2008		29,0	25,0	leste fraco	Madrugada
12/04/2008		28,3	25,3	sul fraco	madrugada
07/04/2008	22	27	24,6	sudeste moderado	grande qtde de cnidários
22/04/2008	9	26	23,6	sudeste moderado	

Durante todas as coletas evitou-se que os primeiros indivíduos capturados permanecessem nos tanques de transporte por longo período, para impedir ferimentos devido ao choque com as paredes do tanque.



**Figura 1:** Observação e captura de *L. brevis* na Armação de Itapocoroy. **A-** Tanques utilizados no transporte de lulas. **B-** Rede elevadiça armada durante o dia. **C-** Rede elevadiça e atratores luminosos. **D-** Lulas e fauna acompanhante em tanque de transporte; condições abióticas monitoradas por sonda multiparâmetros.

### 3.3 Manutenção

No LPM, os indivíduos foram distribuídos em 2 tipos de tanques. Primeiramente foram utilizados tanques retangulares brancos com capacidade de 300 l com aeração constante, entretanto, todos os indivíduos colocados nesses tanques morreram após, no máximo, 3 dias. Tentou-se escurecer esses tanques utilizando-se lonas plásticas pretas, mas a sobrevivência não ultrapassou 5 dias. Num segundo momento, utilizaram-se tanques circulares verdes escuros, com capacidade de 250 l. A aeração nesses tanques foi proporcionada por um soprados de 3 HP's. A ligação dos canais principais de ar com os tanques se deu por meio de mangueiras plásticas perfuradas e fixadas no fundo dos

tanques de forma a acompanhar toda a extremidade circular do tanque. Esse tipo de aeração formava uma cortina de pequenas bolhas, reduzindo o choque dos animais com a parede dos tanques e liberando oxigênio na água.

A água dos tanques era sifonada a cada dois dias, substituindo o volume do tanque em 50%. A água utilizada para renovação era proveniente do Laboratório e o pré-tratamento consistia em filtração e esterilização por luz ultravioleta (UV). Os tanques ficavam expostos à luz ambiente, com fotoperíodo de 12 horas luz/ 12 escuro. As condições abióticas foram monitoradas com a sonda multiparâmetros HANNA 9828. A temperatura foi de  $24\text{ °C} \pm 1,6$ ; a salinidade foi de  $31\text{ pss} \pm 0,42$ ; o pH foi  $7,6 \pm 0,07$  e a saturação de oxigênio foi superior a 96%.

Durante as primeiras 24 horas as lulas permaneciam em adaptação, os indivíduos que não resistiam ao processo eram removidos. Após essa fase, era fornecida a primeira alimentação constituída de pequenos peixes pelágicos (clupeídeos e engraulídeos) e camarões vivos, a alimentação viva foi bem aceita. Foram fornecidos também, filés de peixes e camarões congelados, como fonte alternativa de alimentação, no entanto, esses alimentos não foram aceitos e esse tipo de alimentação foi então descartado.

A captura de peixes e camarões utilizados como alimento foi realizada nas imediações do LPM, utilizando-se a rede elevadiça para captura dos peixes e peneiras para capturas dos camarões nas estruturas de cultivo (cabos, bóias e balsas). Esses peixes e camarões eram mantidos em tanques separados e fornecidos diariamente às lulas. As principais espécies de peixes oferecidas foram juvenis de *Sardinella brasiliensis*, *Harengula clupeola*, *Engraulis anchoita*. Os restos de alimento eram retirados após cada refeição através de sifonamento; as lulas mortas eram retiradas imediatamente do tanque, à medida que eram detectadas. Tais procedimentos garantiam um ambiente limpo e uma boa qualidade da água, evitando os efeitos do acúmulo de excretas e detritos.

### **3.4 Observações em tanque e no ambiente natural**

Comportamentos foram observados diretamente e através de filmagens com uma filmadora Sony, totalizando 120 minutos de filmagens. A terminologia utilizada para descrever os padrões corporais foi baseada em HANLON & MESSENGER (1996).

O método de amostragem adotado foi animal focal e “*sequence sampling*” na qual a ordem dos eventos foi anotada. As imagens filmadas foram analisadas quadro a quadro em monitor colorido. Cada vídeo foi analisado diversas vezes para identificar os sinais postural, locomotor e cromático de cada indivíduo isoladamente. Posteriormente, esses quadros foram re-analisados para determinação do tempo de duração de cada sinal e para tentar identificar a situação em que ocorre. A todos os sinais foram atribuídos nomes baseando-se na nomenclatura estabelecida para outras espécies de cefalópodes (CORNER & MOORE, 1980; HANLON, 1982; 1988; MOYNIHAN & RODANICHE, 1982; MOYNIHAN, 1985; YANG et al., 1986; PORTEIRO et al., 1990; HANLON et al., 1994; 1999; JANTZEN & HAVENHAND, 2003) e no guia proposto por HANLON & MESSENGER (1996).

Cada sinal (cromático, postural e locomotor) foi pontuado individualmente (presente, ausente ou dados ausentes) para cada lula. Dados ausentes foram classificados como qualquer ponto quando o corpo da lula (ou parte dele) não estava no campo de visão e foram eliminados das análises.

## 4. RESULTADOS

Primeiramente serão apresentadas descrições dos padrões e os sinais corporais de *L. brevis* observados nas filmagens. Muitos desses sinais e padrões já estão descritos para outras espécies e foi utilizada a nomenclatura já conhecida, mas as características específicas foram consideradas e descritas.

### 4.1 Sinais cromáticos claros

Foram observados cinco padrões cromáticos de luz, o sinal **Claro** (Figuras 2A; 3A; vídeo - quadro 1) caracteriza-se pela retração de todos os cromatóforos, dando ao animal uma aparência clara ou translúcida. **Olhos sombreados** caracterizam-se por uma região mais sombreada entre os olhos (Figura 3C), camuflando seu brilho quando as lulas são vistas de cima, em *L. vulgaris* (HANLON et al., 1994) esse sinal foi visualizado também abaixo dos olhos. As **Manchas (nódulos) brancas dorsais** são manchas claras e ou com aspecto brilhante e se localizam na superfície dorsal do manto e variam na intensidade e tamanho (Figura 2C; 3E). Este sinal frequentemente inicia-se na região anterior e pode expandir-se para a parte posterior.

No sinal **Órgãos Reprodutivos** ocorre a acentuação da cor branca do órgão acompanhada pela expansão da maioria dos cromatóforos do manto, enquanto simultaneamente ocorre a retração seletiva dos cromatóforos sobre e até mesmo além da borda do ovário (Figuras 2J; 4F; vídeo quadro 4).

O sinal **Brilhante** caracteriza-se por uma coloração levemente amarela brilhante em todo o manto e cabeça (Figura 2E vídeo quadro 2). O sinal brilhante foi observado principalmente quando a lula alimentava-se ou não sofria perturbação.

**Tabela II:** Padrões corporais e seus sinais (cromáticos e locomotores/posturais), com a respectiva duração (máxima e mínima em segundos) observados na lula *L. brevis*, confinadas em tanque. O n corresponde ao número de vezes que cada sinal foi observado nas filmagens, considerando todos os indivíduos observados.

			Duração dos sinais (seg)		
	Comportamento	n	máximo	mínimo	
<b>Sinal Cromático</b>	1	Claro	124	240	1
	2	Olhos sombreados	2	5	1
	3	Manchas brancas dorsais	7	23	4
	4	Órgãos Reprodutivos	7	18	1
	5	Brilhante	21	80	1
	6	Todo escuro	64	38	1
	7	Braços e cabeça escurecidos	9	20	1
	8	Ponta dos braços e tentáculos negros	10	29	1
	9	Bandas transversais	4	26	1
	10	Banda transversal na região central	5	13	1
	11	Escurecimento lateral	12	25	1
	12	Listras na margem da nadadeira	1	60	60
	13	Listras na margem do manto	6	60	4
	14	Listras nos braços	8	60	1
	15	Sinais de manchas escuras	16	23	1
	16	Passagem de nuvem	12	1	1
<b>Sinal Postural/ Locomotor</b>	17	Jateamento	35	1	1
	18	Braços abaixados	22	26	2
	19	Braços voltados para cima	7	60	2
	20	Braços estirados	99	97	1
	21	Braços rígidos	43	22	1
	22	Apontando para cima	7	6	1
	23	Apontando para baixo	2	9	4
	24	Dilatação peristáltica dos braços	4	29	9
	25	Posicionamento paralelo	9	22	1
<b>Padrão corporal</b>	26	Claro	66	97	1
	27	Dourado	7	30	5
	28	Flash Branco	6		
	29	Flash Escuro	67		
	30	Flamboyant	6	15	2
	31	Flecha	12	8	1
	32	Alimentação	50	240	2
	33	Intimidação	46		
	34	Ataque	75	36	1

## 4.2 Sinais cromáticos escuros

As descrições a seguir referem-se ao modo que os sinais cromáticos escuros influenciam na aparência total sem fazer referências às contribuições individuais dos cromatóforos amarelos, marrom, preto. A intensidade de coloração dos sinais cromáticos escuros é bastante variável, aumentando a quantidade de sinais que são emitidos, entretanto, é impossível ao olho humano identificar todas essas gradações, portanto, aqui foi indicado sua presença e não sua intensidade.

O comportamento **Todo Escuro** apresenta-se com uma coloração escura, com intensidades diferenciadas de todo o corpo da lula, resultado da expansão de todos, ou de grande parte dos cromatóforos (Figura 2F; 4G; vídeo quadro 3). Este sinal foi visualizado geralmente quando a lula encontrava-se numa situação de alarme ou agitação, como por exemplo, no caso de aproximação inesperada de peixes (presentes no tanque para serem utilizados como presas), pela aproximação de pessoas ao tanque ou em situações de disputa de alimento e interação agonística com outra lula. Essa situação já foi descrita para *Loligo vulgaris reynaudii* sendo relacionada a comunicação intra-específica durante encontros agonísticos e também na comunicação de machos e fêmeas (HANLON et al., 1994). O sinal foi observado também quando as lulas foram pescadas e levadas para a caixa de transporte, uma situação altamente não-natural, HANLON et al. (1994) atribuíram a essa reação uma forma extrema de estresse e alarme.

O sinal Escuro apresentou variações como, **Nadadeiras escuras**, que ocorre quando a parte posterior do manto torna-se escurecida. Ao contrário, o sinal **Cabeça e braços escurecidos** (Figura 4H) apresenta o efeito oposto e somente os braços e eventualmente a cabeça ficam escurecidos. Ocasionalmente, os tentáculos ou a ponta dos braços tornam-se escurecidas, sendo denominado **Ponta dos braços e tentáculos escura** (Figura 2H e 4I).

As **Bandas** (ou também denominados Anéis) foram os únicos sinais transversalmente orientados observados (Figuras 2I; 5J). Caracteriza-se por faixas (ou bandas) transversais escuras intercaladas com faixas claras. Foram visualizadas de 3 a 4 faixas transversais escuras ao longo do manto, além de uma região escurecida na região entre os olhos. Uma variação desse padrão é a presença de uma única banda na região central do manto (**Banda transversal na região central**; Figura 5L). O aparecimento

das bandas esteve associado com a passagem de peixes sobre elas ou com a formação de sombra, pela aproximação de pessoas ao tanque. Esse sinal é comumente observado em outros loliginídeos (HANLON et al., 1994; SAUER & SMALE, 1993), os autores associam-no com: (a) eclipse (HANLON et al., 1994); a presença da banda entre os olhos, por exemplo, teria o objetivo de desviar o ataque. (b) Defesa secundária, quando a lula já foi reconhecida por um potencial predador e assume essa coloração associando-a a algumas posturas de braços, que pretende intimidar o predador.

Os **Sinais escuros longitudinais** podem ser de diferentes tipos. O sinal “listras” aqui observado caracterizam-se por uma seqüência de cromatóforos expandidos dando a impressão de uma listra, diferentemente do observado nos demais loliginídeos que apresentam linhas longitudinais de coloração variada. HANLON (1982; 1988). HANLON & MESSENGER (1996) sugerem que esse sinal auxilie no comportamento deimático devido à mescla de cores escuras e claras, gerando uma coloração disruptiva (quebra a forma do corpo), cobrindo alguns órgãos brilhantes, como os testículos, a glândula oviducal e o saco de tinta. O mais simples desses sinais, aqui observado, é a formação de uma faixa escura e estreita na região dorsal, sobre o gladius, que se estende da região anterior até a posterior, foi visualizado quando as lulas estão calmas.

Os sinais, **Listras nas nadadeiras, listras nas margens do manto, listras nos braços**, são variações do sinal escuro longitudinal. No primeiro caso, *Listras nas nadadeiras* se observa uma listra estreita contornando as nadadeiras; foi pouco observado nesse estudo (Figura 3D). Já o sinal *listras nas margens* caracteriza-se pela expressão de cromatóforos com pequeno tamanho em uma das laterais do manto (Figura 6P). Esse sinal foi observado em situações que ocorriam a disputa de alimento por duas lulas, geralmente logo após a captura do peixe ou do camarão por uma delas. O sinal era emitido pela lula que estava com o alimento quando a outra se aproximava e intercalava com o sinal todo escuro. As *listras na margem do manto* são muito comuns entre as espécies de *Loligo* (HANLON et al., 1994) e geralmente são mostradas posteriormente como uma linha abaixo da inserção da nadadeira e associa-se a uma reação leve ao distúrbio ou alarme de encontros intra-específicos. O sinal listra nos braços (Figura 6P) caracteriza-se pela pigmentação do primeiro ou do terceiro par de braços e foi visualizado quando o indivíduo aproximava-se de outro ou de um peixe, parece ser uma reação de alerta leve a um possível perigo.

Os **Sinais de manchas escuras** (Figura 6Q) caracterizam-se por manchas escuras de tamanhos variados que podem aparecer em diversas partes do corpo. Segundo JANTZEN & HAVENHAND (2003) esses sinais são expressos durante situações de alarme ou perigo, principalmente intra-especificamente, e geralmente são apresentados de um lado para o outro da lula.

O sinal **Passagem de nuvem** caracteriza-se pela passagem rápida de ondas escuras através do corpo (Figura 6R). O sinal foi visualizado em aproximações de peixes que antecediam o ataque e também em situações de ameaça, como aproximação de pessoas do tanque. O sinal foi observado em *S. officinalis* quando ocorria a aproximação de peixes, entretanto somente juvenis apresentaram esse display (JANTZEN & HAVENHAND, 2003).

### 4.3 Sinais posturais e locomotores

Os sinais posturais e locomotores são caracterizados pelas diferentes posturas dos braços, tentáculos e do corpo apresentadas pelos indivíduos, sem levar em consideração os sinais cromáticos.

O **Jateamento** caracteriza-se pelo movimento rápido do corpo gerado pela expulsão de água do funil (i.e., propulsão a jato). O movimento pode ocorrer quando a lula desloca-se para trás (nesses casos a velocidade atingida é maior) ou quando a lula desloca-se para frente. Em *L. vulgaris reynaudii* esse comportamento permite que o animal movimente-se por até 1 m de distância para trás (HANLON et al. 1994).

O sinal **Braços abaixados** ocorre quando os tentáculos e os braços dos indivíduos não estão numa postura definida e parecem flexíveis ou soltos (Figura 7S). Foi observado em movimentos natatórios suaves e quando o animal estava se mantendo na coluna d'água. Este sinal já foi reportado por HANLON et al. (1999) em *L. pealei* quando em natação e por JANTZEN & HAVENHAND (2003) em *Sepioteuthis australis* quando parada na coluna d'água. Na postura **Braços para cima** os braços e tentáculos ficam inclinados em aproximadamente 90° para cima (Figura 7T). Foram observados intercalando-se com a postura braços rígidos, especialmente quando observavam as presas, antes da captura. Esses sinais são comumente descritos em outras espécies de loliginídeos como *L. pealei*, *L. plei*, *S. sepioidea* (HANLON et al., 1994; HANLON et al., 1999; JANTZEN & HAVENHAND, 2003). **Braços estirados** refere-

se à manutenção dos braços voltados na frente do corpo (Figura 7U); é utilizado durante a natação suave e a manutenção na coluna d'água. Este comportamento intercala-se com braços abaixados e difere da postura **braços rígidos** (Figura 8V), pois nessa postura todos os braços e tentáculos são mantidos juntos e firmes na frente do animal que apresenta uma natação rápida na horizontal. **Apontando para cima** (Figuras 2G e 8W; vídeo quadro 5) e **Apontando para baixo** (Figura 8X) são posturas registradas quando a orientação de todo o corpo excede 45° da posição horizontal na respectiva direção. **Flamboyant** caracteriza-se pelos braços levantados e num ângulo de aproximadamente 45°, lembrando a letra “J” (Figuras 2L e 9Y; vídeo quadro 6). Esta postura já detectada por MARTINS & PEREZ (2006) e HANLON & MESSENGER (1996) e relaciona-se à defesa primária, com o animal assumindo o aspecto de algas flutuantes (defesa primária), ou a uma defesa secundária quando o animal foi detectado e assume uma postura de ameaça. Segundo HANLON & MESSENGER (1996) a lula nessa posição que passar a mensagem “Veja minhas armas”, por isso mostra seus braços e o bico.

O **Posicionamento paralelo**, nesse trabalho, refere-se ao simples posicionamento paralelo e lateral de duas lulas, com os braços na mesma direção (Figura 10E). E a **Dilatação peristáltica dos braços** envolve o alargamento peristáltico dos tentáculos e dos braços desde a base até as pontas e o animal simultaneamente pulsa um jato de água através dos braços. É possível visualizar também a pulsação do manto nessa postura, segundo JANTZEN & HAVENHAND (2003) este comportamento parece estar associado com a remoção de excessos de matéria entre os braços.

#### 4.4 Padrões Corporais

Os padrões corporais são caracterizados pela ocorrência simultânea de sinais cromáticos e posturais e podem ser agudos quando a duração é de segundos até um a dois minutos no máximo. E os padrões crônicos têm duração de minutos até horas (HANLON & MESSENGER, 1996).

Nos padrões corporais **claro** e **dourado** os animais apresentam movimentos natatórios suaves ou somente movimentam as nadadeiras para se manterem na coluna d'água, os braços podem estar estirados ou abaixados. A coloração do corpo varia de todo claro, com os pigmentos contraídos, com uma pequena faixa dorsal de pigmentos que se estende desde a ponta do gladius (próximo a cabeça) até a extremidade posterior.

A coloração de todo corpo pode ficar, ainda, dourada. Este padrão corporal é observado em lulas calmas e sem perturbação.

O **Flash Branco** é utilizado em situações de aparente ameaça e encontros agonísticos, esse padrão difere do padrão claro pelo maior brilho de todo o corpo e pela curta duração, o qual se intercala com Flash Escuro. HANLON et al. (1994) sugerem que o maior brilho do corpo deve-se à expressão dos iridóforos<sup>1</sup> refletivos, em adição a retração dos cromatóforos. Em algumas situações de disputa de alimento flashes brilhantes também se intercalaram com o flash claro e escuro. O **Flash Escuro** é a rápida expressão escura do sinal todo escuro, com duração de poucos segundos, se repetindo sucessivamente de 2 a 3 vezes em poucos segundos. A expressão dos padrões flash branco e flash escuro é intermitente e tem um aspecto pulsante. O corpo em ambos os sinais apresentam os braços rígidos e movimentos rápidos com vários “jateamentos”.

O padrão **Flecha** caracteriza-se pelo escurecimento da região anterior do corpo (cabeça, braços e parte anterior do manto; Figura 9Z); intercalando-se com a emissão de flashes escuros; os braços e tentáculos ficam rígidos direcionados para frente e apontando para o objetivo que pode ser um alimento ou potenciais ameaças.

A **captura do alimento** (Figura 12) envolve três fases: atenção, posicionamento e ataque (vídeo quadros 7 e 9). Na primeira fase, a lula aproxima-se do peixe ou camarão (em geral por baixo ou lateralmente no caso de peixes e acima no caso de camarões), os acompanhando com os olhos. A postura dos braços e tentáculos nessa fase intercala-se entre a postura braços rígidos (direcionados à presa), com a postura braços voltados para cima. A coloração do corpo varia do sinal ponta dos braços escuros a corpo todo escuro (a intensidade da pigmentação, nesse caso, geralmente é suave). O sinal passagem de nuvens também foi visualizado, em geral, quando a lula passava mais próxima ao peixe, o mesmo não foi observado em capturas de camarões. Durante a fase de posicionamento a lula nada com deslocamentos curtos para frente e para trás, próxima da presa até atingir uma distância ideal de ataque, para *Sepia officinalis* essa distância é equivalente a aproximadamente um comprimento do manto (MESSENGER, 1968). Os braços ficam rígidos e apontados para a presa. Por fim na captura, os tentáculos são movimentados

---

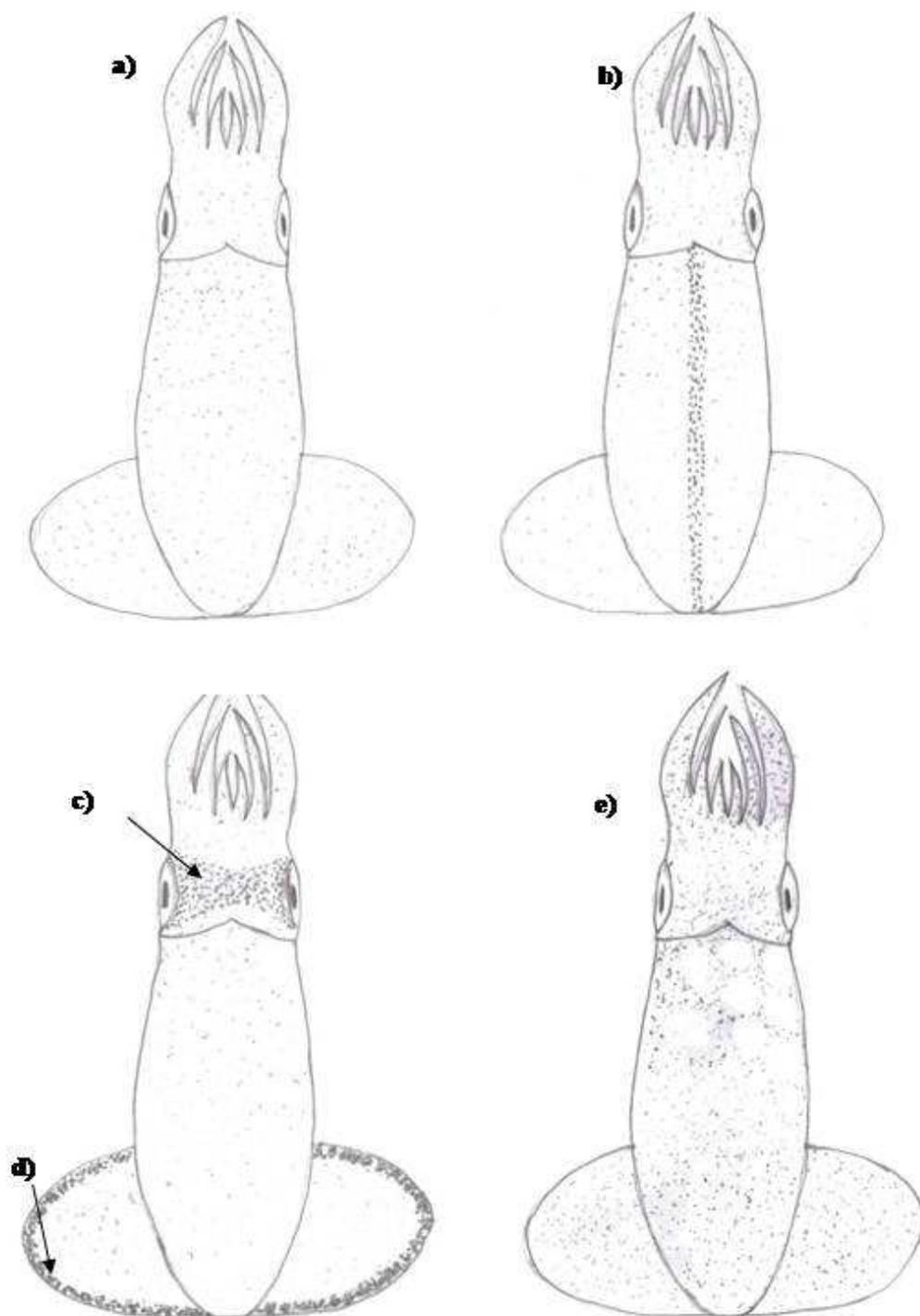
<sup>1</sup> Iridofóros são células que produzem coloração estrutural ou refletiva ao contrário da coloração pigmentar; seu controle parece ser controlado ativamente pelo animal (HANLON et al., 1990).

em direção à presa que é imobilizada com o auxílio dos braços, tanto os peixes como os camarões são manobrados para que o lado dorsal fique voltado para a boca da lula e a alimentação começa pela porção abaixo da cabeça. MESSENGER (1968) sugere que as fases de atenção e posicionamento estão sob controle de circuito visual fechado, mas a alta velocidade atingida na captura é balística, ou seja, está sob controle aberto.

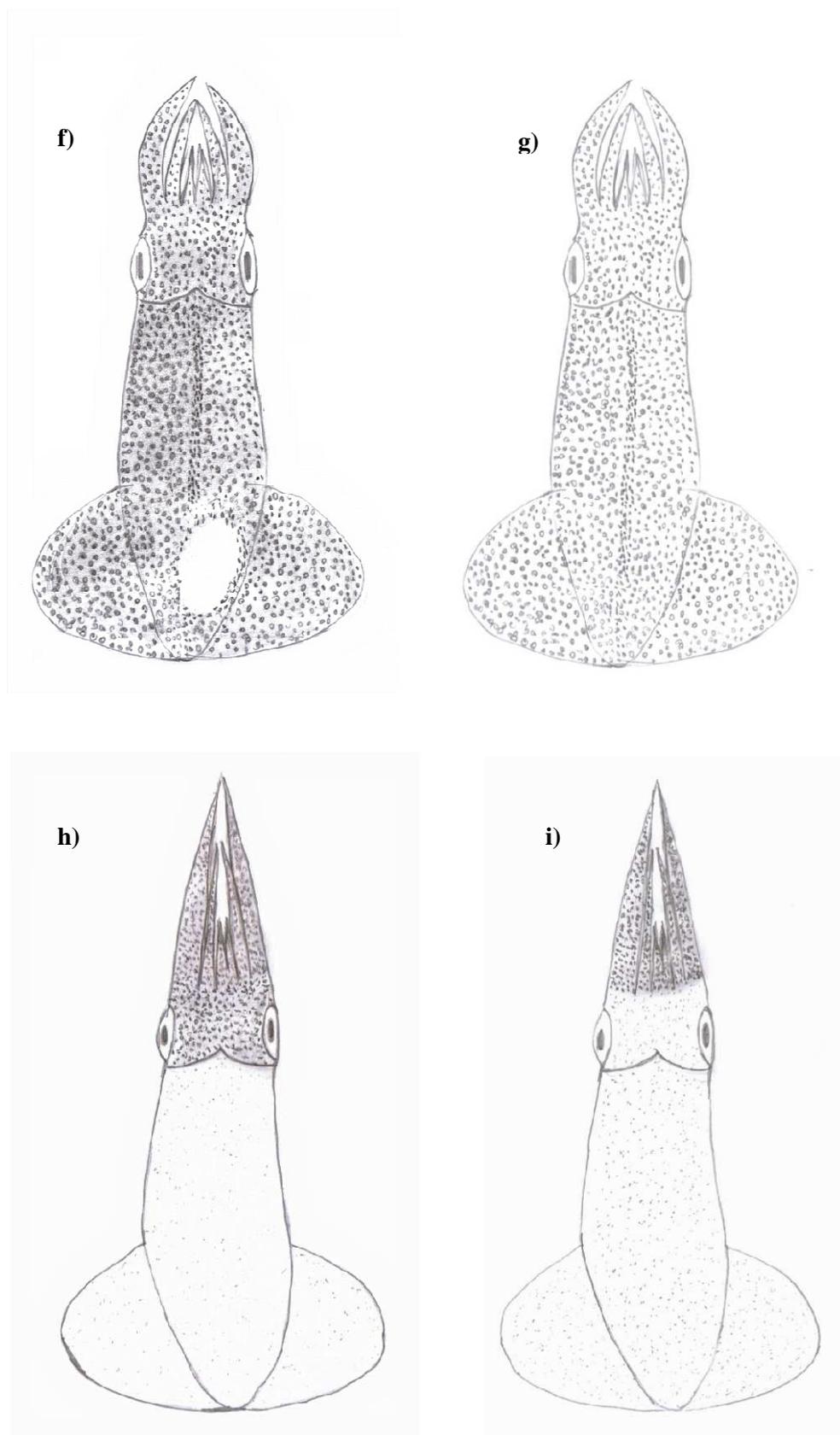
O estado denominado **Alimentação** inicia quando o alimento já foi capturado e manobrado, e a lula o segura pelos braços, sendo que os tentáculos podem auxiliar a segurar o alimento ou ficar soltos ao lado deste (Figuras 2D; vídeo quadro 8). O sinal cromático empregado é o claro ou claro com listra dorsal, o sinal dilatação peristáltica dos braços também ocorre, entretanto o jato de água passa por entre os braços e o alimento. É possível visualizar o estômago se enchendo de alimento. Foram observadas situações em que duas lulas se alimentavam de um mesmo peixe, se posicionaram frente a frente e seguravam o peixe com os braços e os tentáculos caídos ao lado do corpo. Chegaram a permanecer nessa posição por até 4 minutos (Figura 10A). Após a alimentação é possível observar a quantidade de peixe consumida (Figura 11).



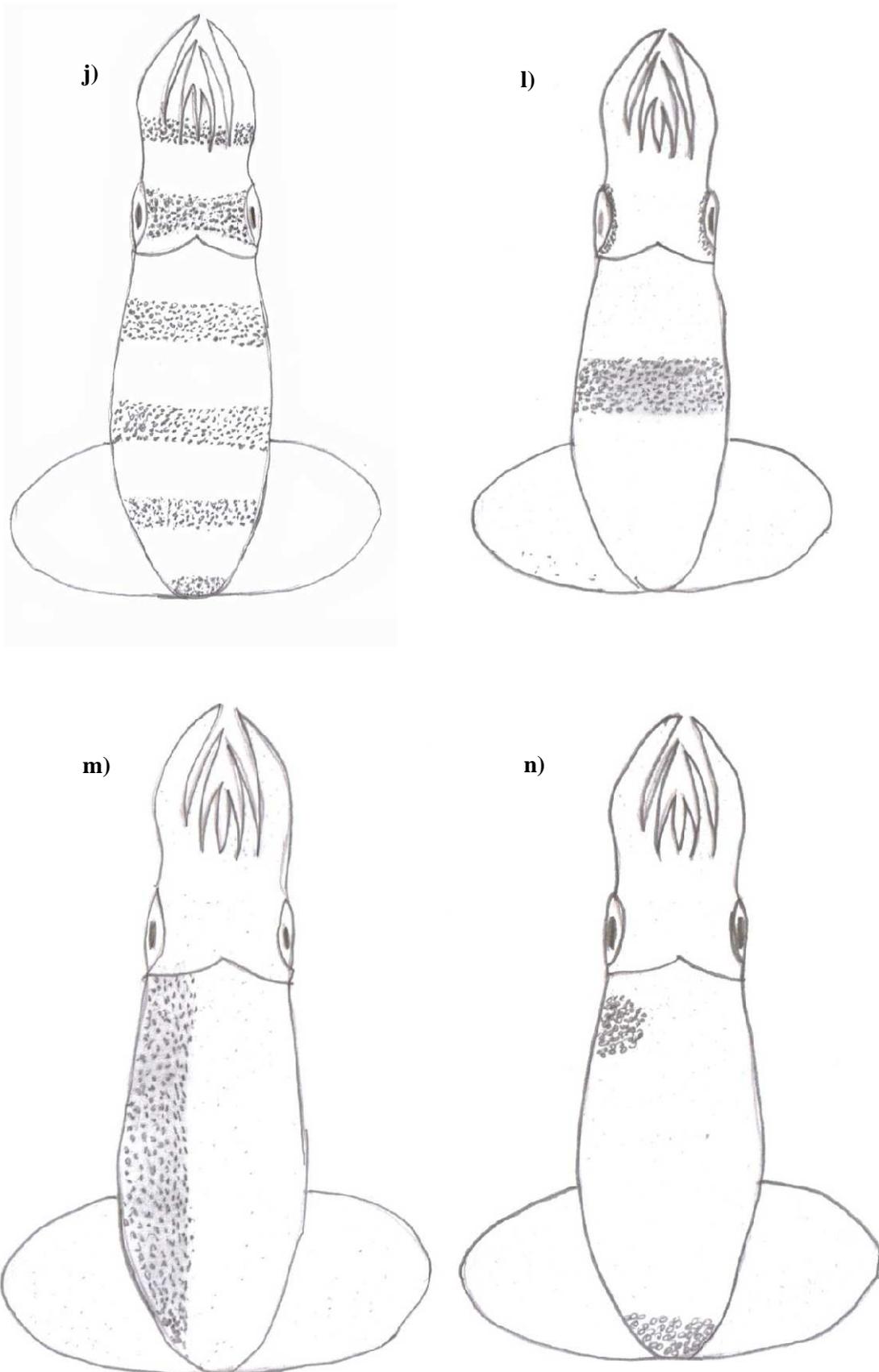
**Figura 2:** Sinais cromáticos (SC), posturais/locomotores (SPL) e padrões corporais (PC) de *L. brevis* em cativeiro. a) SC Claro; b) SC Todo Escuro e SPL Braços rígidos; c) SC Manchas brancas dorsais; d) SC Claro e PC Alimentação; e) SC Dourado; f) SC Todo escuro e SC Alimentação; g) SPL Apontando para cima; h) SC Ponta dos braços escurecida; i) SC Bandas transversais; j) SC Órgãos reprodutivos; l) PC Flamboyant.



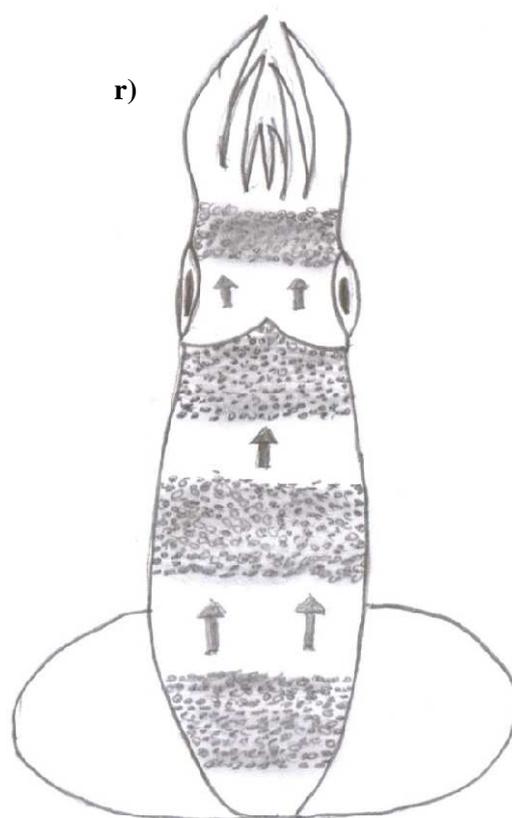
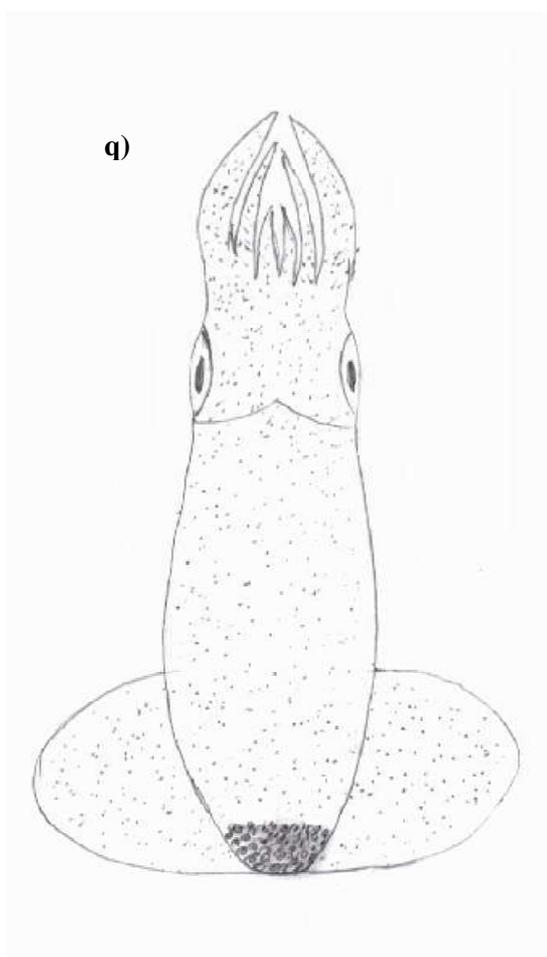
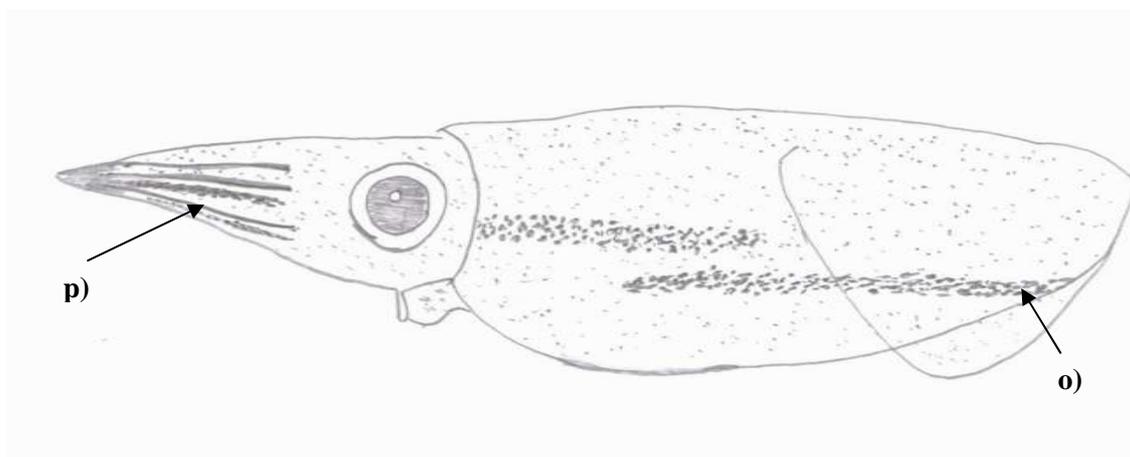
**Figura 3:** Sinais cromáticos na lula *L. brevis* observados em cativeiro. a) Claro; b) Claro com faixa longitudinal dorsal; c) Olhos sombreados; d) Listras na margem da nadadeira; e) Manchas brancas dorsais.



**Figura 4:** Sinais cromáticos na lula *L. brevis* observados em cativeiro. f) Órgãos reprodutivos; g) Todo Escuro; h) Braços e cabeça escurecida; i) Ponta dos braços escurecida.

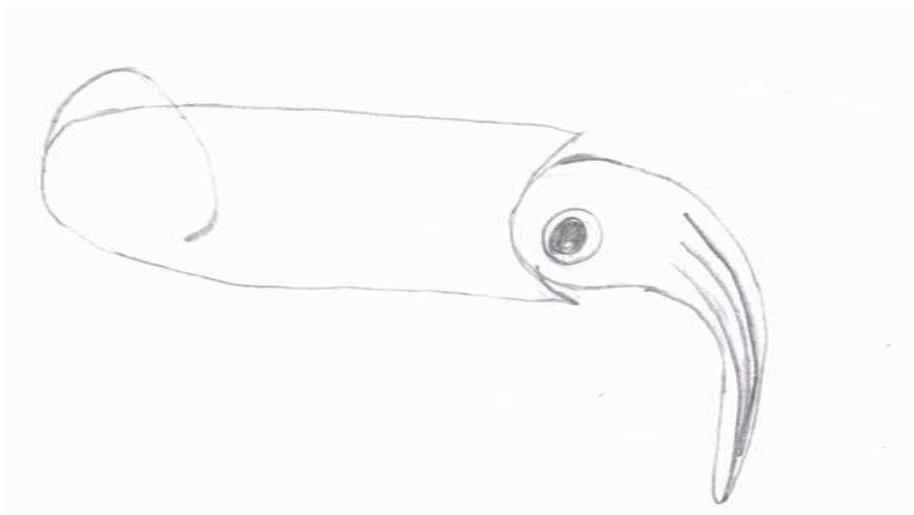


**Figura 5:** Sinais cromáticos na lula *L. brevis* observados em cativeiro. j) Bandas transversais; l) Banda transversal na região central; m) Escurecimento lateral; n) Componente de mancha escura.

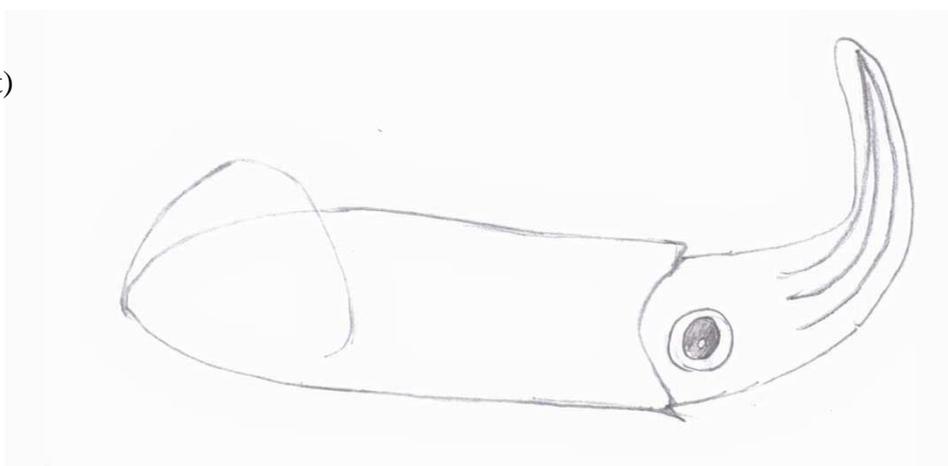


**Figura 6:** Sinais cromáticos na lula *L. brevis* observados em cativeiro. o) Listras na margem do manto; p) Listras no braço; q) Extremidade posterior escurecida; r) Passagem de nuvem.

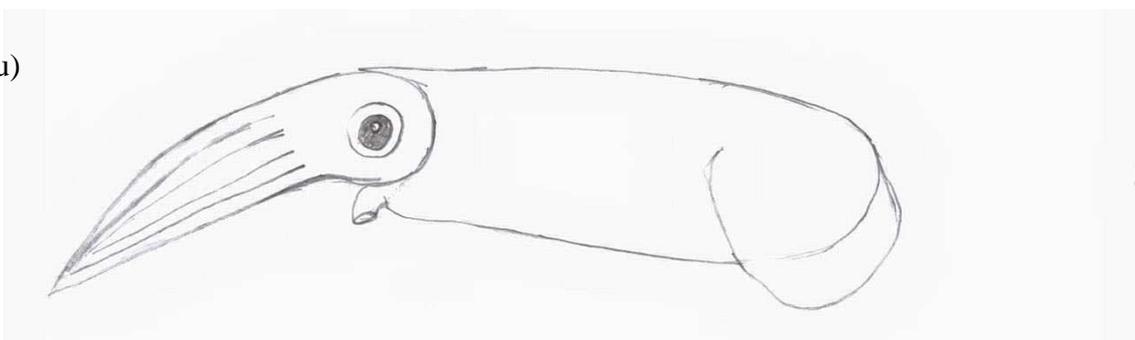
s)



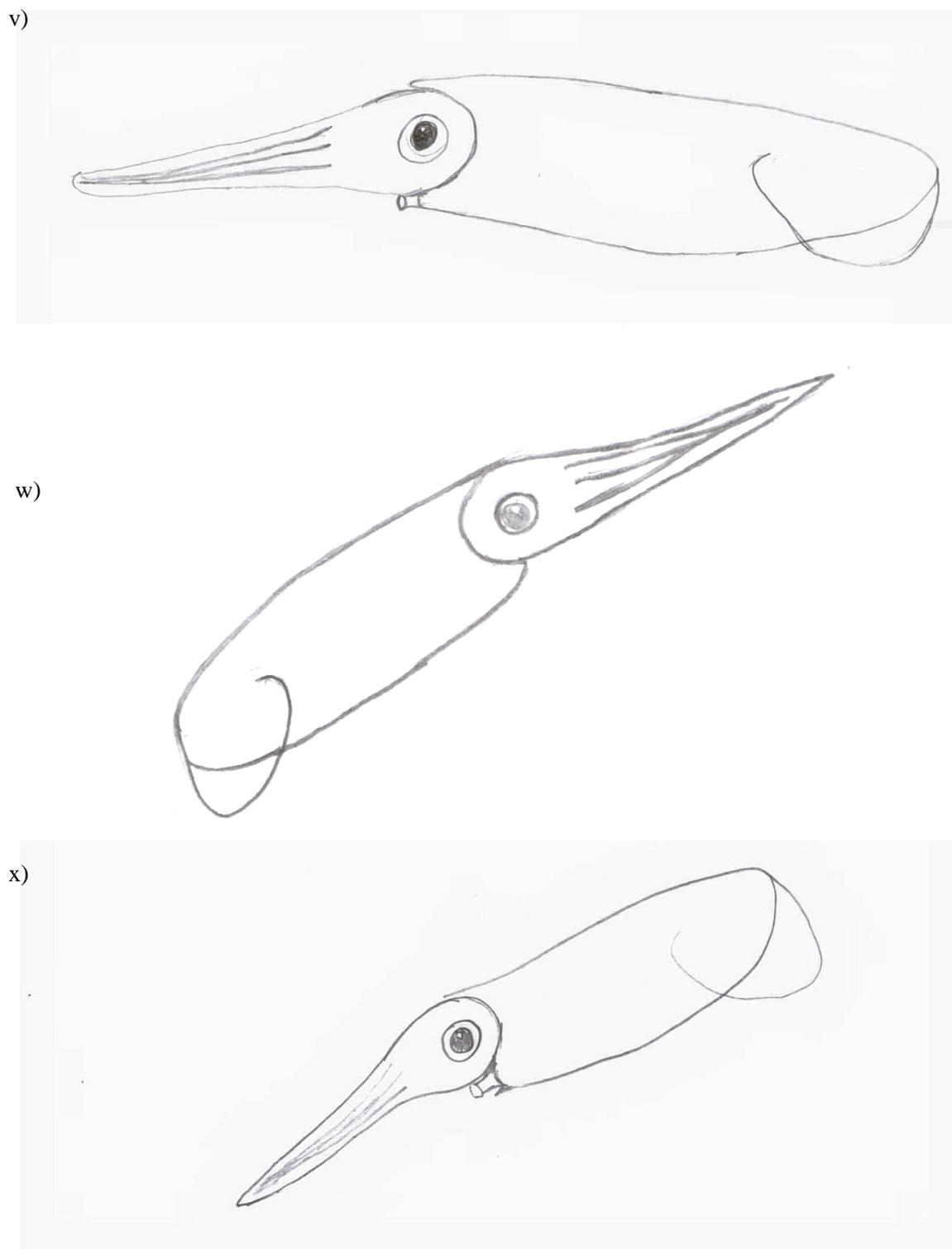
t)



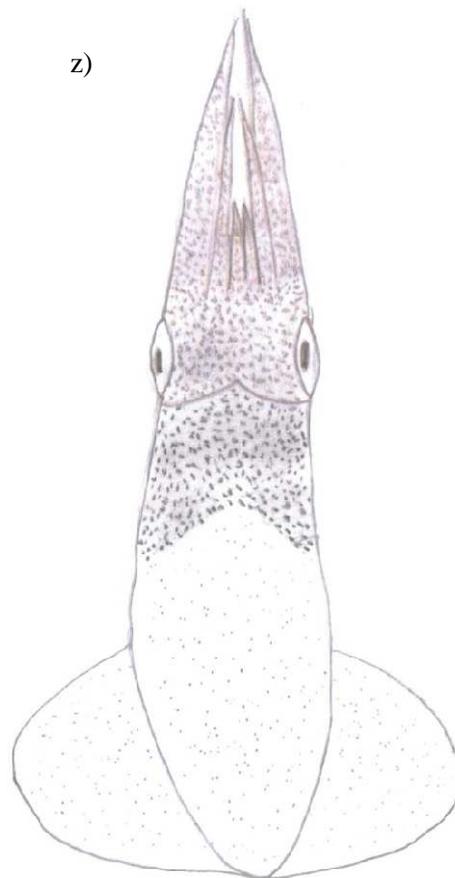
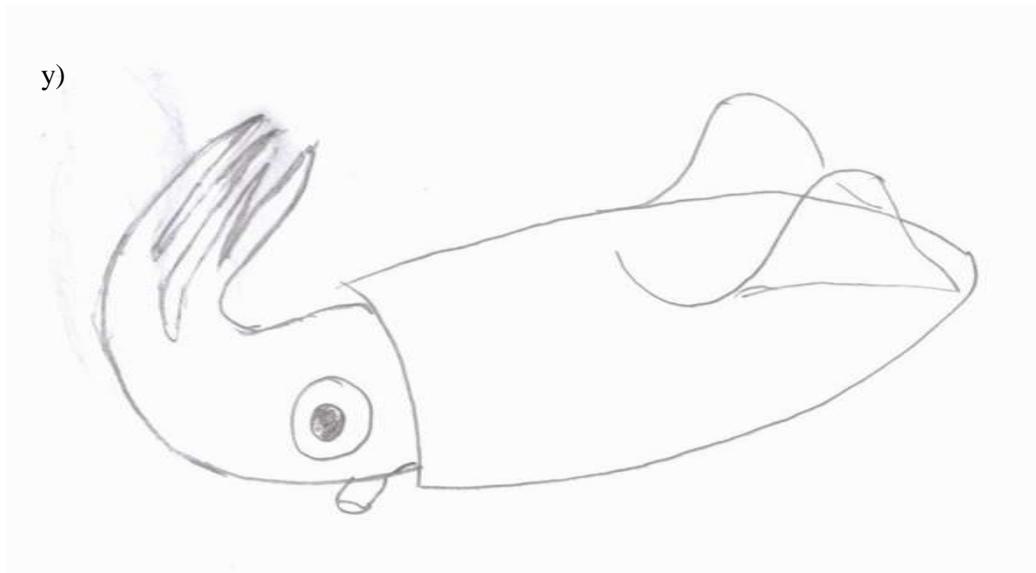
u)



**Figura 7:** Sinais posturais/locomotores de *L. brevis* observados em cativeiro. s) Braços abaixados; t) Braços para cima; u) Braços esticados.



**Figura 8:** Sinais posturais/locomotores de *L. brevis* observados em cativeiro. v) Braços rígidos; w) Apontando para cima; x) Apontando para baixo.



**Figura 9:** Padrões corporais de *L. brevis* observados em cativeiro. y) Flamboyant; z) Flecha.



**Figura 10:** Padrões corporais de *L. brevis* em cativeiro; a) duas lulas se alimentando do mesmo peixe; b, c e d) Intimidação; e) Posicionamento paralelo.



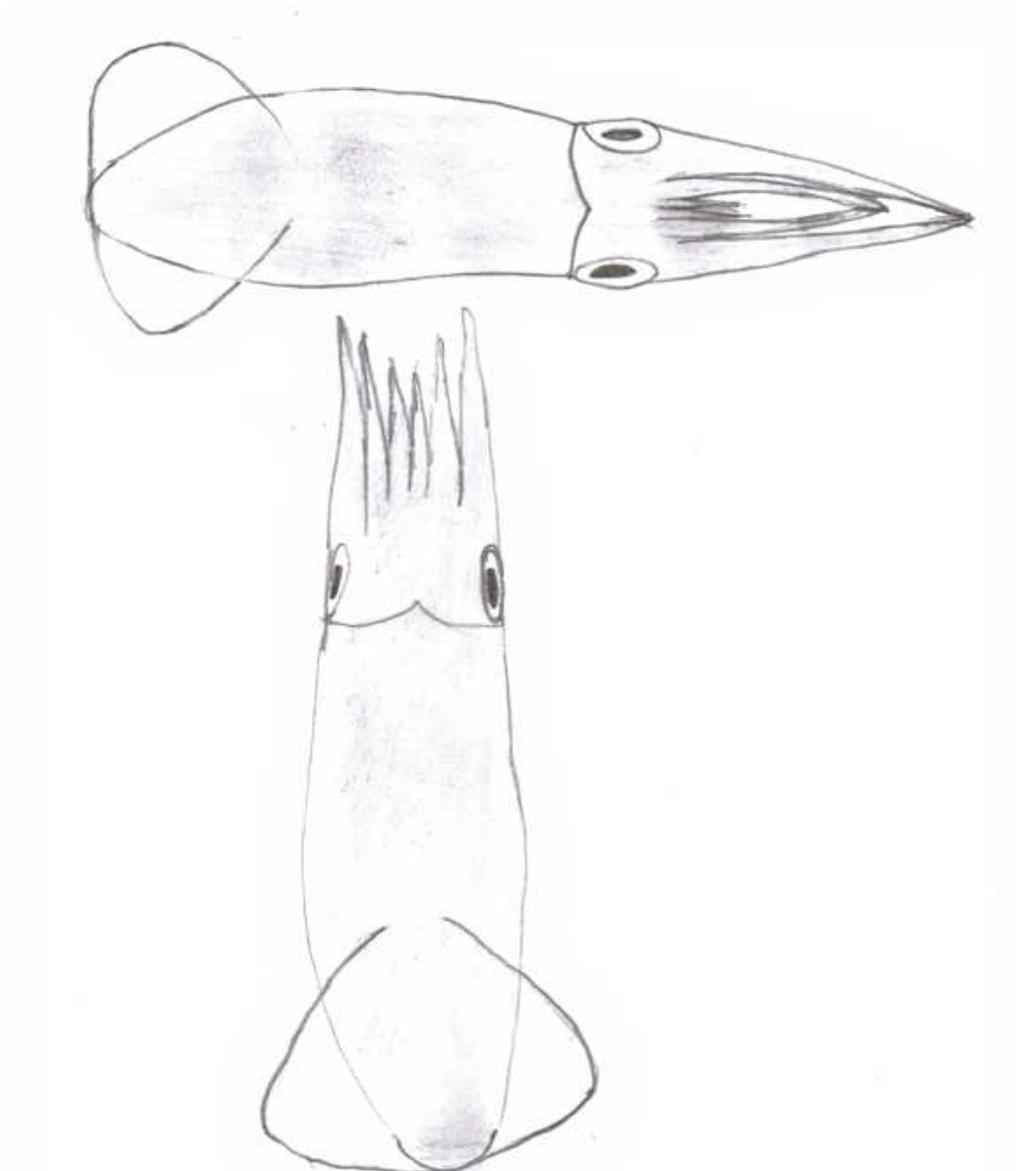
**Figura 11:** Exemplos de juvenis de sardinha após alimentação de *L. brevis*.



**Figura 12:** Seqüência de captura de peixe de *L. brevis* em cativoiro.



**Figura 13:** Seqüência de ataque de *L. brevis* em tanque, no esquema apresentado a ameaça é o observador. As setas indicam a direção do movimento.



**Figura 14:** Intimidação de *L. brevis* a co-específico em ambiente confinado. O aspecto foi observado quando a lula que sofria o ataque estava se alimentando.

O padrão **Intimidação** ocorre entre um par de lulas, denominamos aqui como primeira aquela que está de posse do alimento e segunda aquela que tenta “roubar” o alimento (Figuras 13; 10b, c, d; vídeo quadro 10). A segunda lula persegue a primeira, aproxima-se e emite flash escuro ou assume o padrão todo escuro. A primeira lula larga o peixe, na maioria dos ataques, realizando jateamento; em alguns casos pode ocorrer contato físico, com a segunda lula realizando ataques à primeira lula na região média do manto (Figura 10D).

O padrão **Ataque** (Figura 14) ocorre quando a lula realiza comportamento ofensivo a potenciais perigos, aqui esse comportamento foi observado em direção ao observador (posicionado na lateral do tanque). A lula posiciona-se no lado do tanque oposto ao observador e desloca-se na direção deste por jateamento para trás, desloca-se em direção a superfície podendo retirar a parte posterior do corpo da água (duração média inferior a 2 seg) e o sinal cromático é todo escuro. Em seguida direciona-se ao lado oposto mais lentamente (6 seg) e com coloração clara. Essa seqüência se repete por 5 a 6 vezes consecutivamente.

#### 4.5 Duração dos Sinais

O sinal cromático predominante foi o Claro aparecendo em quase 60% do tempo de filmagens, seguido pelo sinal Brilhante. Nove dos sinais cromáticos tiveram duração média inferior a 10 seg, cinco deles com duração inferior a 20 seg e somente um com duração de 60 seg (Tabela III).

“Braços estirados” foi o sinal postural mais abundante, ocorrendo em aproximadamente 36% do tempo das filmagens, seguindo pelo sinal Braços voltados para cima em 22%. O sinal Jateamento, ainda que tenha representado pouco tempo de ocorrência, foi o terceiro mais freqüente (Tabela III).

Os aspectos corporais mais abundantes em tempo de ocorrência foram Alimentação (56%) e Claro (aproximadamente 23% do tempo de observações). Os padrões corporais mais freqüentemente ocorrentes foram Ataque, Flash Escuro e Claro.

Todos os sinais identificados para *L. brevis* tiveram uma duração média inferior a 60 seg (Tabela III) e devem ser classificados como “agudos” (ou seja, duração de segundos a minutos; segundo HANLON & MESSENGER, 1996). JANTZEN & HAVENHAND (2003) propuseram uma classificação mais refinada, criando três subdivisões de duração dos sinais agudos, (i) agudo curto (< 10 seg); (ii) agudo médio (11-60 seg) e (iii) agudo crônico (> 60 seg). Utilizando essa classificação, 80% dos sinais cromáticos e 45% dos sinais posturais/locomotores são agudos médios. Já em relação aos aspectos comportamentais 60% deles são considerados agudos médios (Tabela III). Os autores sugerem que a utilização desse sistema de classificação permitirá identificar diferenças nos sinais de duração aguda que podem ser biologicamente significativos.

**Tabela III:** Classificação dos sinais cromáticos, postural/locomotor e padrões corporais segundo o tempo de duração dos sinais agudos segundo JANTZEN & HAVENHAND (2003).

	<b>Comportamento</b>	<b>Tempo de duração</b>
<b>Sinal Cromático</b>	Claro	Médio
	Olhos sombreados	Curto
	Manchas brancas dorsais	Médio
	Órgãos reprodutivos	Médio
	Brilhante	Médio
	Todo escuro	Médio
	Braços e cabeça escurecidos	Médio
	Ponta dos braços e tentáculos negros	Médio
	Bandas transversais	Médio
	Banda transversal na região central	Curto
	Escurecimento lateral	Médio
	Listras na margem da nadadeira	Médio
	Listras na margem do manto	Médio
	Listras nos braços	Médio
Sinais de manchas escuras	Médio	
Passagem de nuvem	Curto	
<b>Sinal Postural/ Locomotor</b>	Jateamento	Curto
	Braços abaixados	Médio
	Braços voltados para cima	Médio
	Braços estirados	Médio
	Braços rígidos	Curto
	Apontando para cima	Curto
	Apontando para baixo	Curto
	Dilatação peristáltica dos braços	Médio
Posicionamento paralelo	Curto	
<b>Padrão corporal</b>	Claro	Médio
	Dourado	Médio
	Flash Branco	Curto
	Flash Escuro	Curto
	Flamboyant	Médio
	Flecha	Médio
	Intimidação	Curto
Ataque	Médio	

## 5. DISCUSSÃO

*Lolliguncula brevis* apresentou um repertório comportamentos superior, ao que é retratado na literatura: treze sinais cromáticos e seis padrões corporais e locomotores (DUBAS, et al., 1986; FERGUSON et al., 1988; HANLON & MESSENGER, 1996). As observações nesse estudo detectaram a ocorrência de 16 sinais cromáticos, nove posturas; além de 9 estratégias corporais. O etograma de *L. brevis* aqui apresentado apresenta similaridades e divergências em relação ao estudo já realizado para a espécie no Hemisfério Norte (DUBAS et al., 1986) e para outros loliginídeos (p.e., *Loligo opalescens* YANG et al., 1986; *Loligo forbesii* PORTEIRO et al., 1990; *Loligo vulgaris reynaudii* HANLON et al., 1994; *Loligo pealei* HANLON et al., 1999; *Sepioteuthis australis* JANTZEN & HAVENHAND; 2003). Por exemplo, o padrão claro (ocorre em situações em que as lulas estão nadando sem perturbações) e o padrão todo escuro (resposta a um estímulo altamente perturbador) são amplamente difundidos. Já os padrões flecha, alimentação, intimidação e ataque, amplamente observados nesse estudo, não são descritos para outras espécies. Comportamentos análogos para esses aspectos, sem dúvida, ocorrem em outras espécies, contudo, as variações de cada sinal, a seqüência e duração são espécie-específicas. O padrão corporal *Flamboyant* foi registrado poucas vezes nesse estudo e não esteve associado a nenhuma função aparente. MARTINS & PEREZ (2006), detectaram esse comportamento para *L. brevis* e ROPER & HOCHBERG (1988) para *Hapalochlaena*. Em ambos os estudos o comportamento esteve associado ao mimetismo para evitar a predação (já que predadores estavam presentes na área de estudo). Já HANLON et al. (1979) relacionaram o comportamento observado em *S. sepioidea*, *Abralia verani* e *Ommastrephes* sp. também à cripse, mas como estratégia de caça (a “caça disfarçada”, na qual o animal se camufla no meio das algas e ao visualizar uma presa realiza o ataque). A baixa frequência de ocorrência desse display pode estar associada à ausência de predadores no tanque e de macroalgas que permitiriam que o animal se camuflasse no meio delas.

Nas lulas a elevada riqueza de “aparências”, promovida pelo sistema de cromatóforos produz uma infinidade de informações imperceptíveis ao olho e ao entendimento humano. Esses sinais são particularmente importantes para os cefalópodes, pois, diferentemente dos cromatóforos de outras espécies, eles constituem verdadeiros órgãos (DUBAS et al., 1986) e estão sob o controle direto do sistema

nervoso central. A importância comportamental, nesse caso, está relacionada a geração de padrões de cor variados na pele que aparecem e desaparecem em segundos, e transferem diferentes informações (HANLON et al., 1994). Os sinais cromáticos permitem que grandes contrastes de cor ocorram, como é o caso dos sinais Claro e Todo Escuro ou como o sinal Passagem de Nuvem o qual gera uma onda de intensidade luminosa variada que percorre o corpo em menos de um segundo. A ação dos sinais cromáticos é uma importante ferramenta dos estudos de etologia nos cefalópodes e tem sido utilizada para comparar a diversidade comportamental entre loliginídeos (HANLON et al., 1994; HANLON & MESSENGER, 1996).

A riqueza de sinais cromáticos para os gêneros *Lolliguncula* e *Alloteuthis* é considerada baixa quando comparada às espécies do gênero *Loligo* (HANLON et al., 1994), como *Loligo vulgaris reynaudii*, que apresenta 23 sinais cromáticos (observada na África do Sul; AUGUSTYN, 1990; SAUER et al., 1992; SAUER & SMALE, 1993) e *Loligo plei* com 20 (Caribe; HANLON et al., 1983). Contudo, nesse estudo foram identificados 16 sinais cromáticos (Tabela II) para *L. brevis*, valores semelhantes aos reportados para outras espécies do gênero, e. g., *Loligo forbesi* com 17 (Europa; PORTEIRO et al., 1990), *Loligo vulgaris vulgaris* com 16 (Europa), *Loligo pealei* com 14 (Nordeste EUA; HANLON et al., 1983), *Loligo opalescens* com 13 (Oeste EUA; HURLEY, 1977). A menor riqueza de padrões cromáticos de *Lolliguncula* e *Alloteuthis* justifica-se, em parte, pelo fato destes gêneros apresentarem somente duas classes de cromatóforos (amarelos e marrons), comparados com as três classes (amarelo, marrom e vermelho) presentes nos *Loligo* e *Sepioteuthis* (LIPINSKI, 1985; DUBAS et al., 1986; HANLON & MESSENGER, 1996). Entretanto, não podemos nos esquecer que a riqueza de sinais cromáticos e conseqüentemente de padrões corporais emitidos por uma espécie estão diretamente relacionados à complexidade de seu habitat, aos seus ciclos de atividade, predadores, sistema social, estratégias reprodutivas e outros fatores ecológicos (MOYNIHAN & RODANICHE, 1982; MOYNIHAN, 1985; HANLON & MESSENGER, 1996). Dessa forma, a riqueza, baseado no número de sinais cromáticos, é crescente conforme maior for o conhecimento sobre a espécie em questão. *Sepioteuthis sepioidea*, por exemplo, apresenta 23 sinais cromáticos, uma riqueza cromática maior que a observada em qualquer lula conhecida (MOYNIHAN & RODANICHE, 1982). Essa grande riqueza de sinais cromáticos deve-se, em parte, a complexidade do habitat ocupado (recifes de coral), mas também as intensivas

observações comportamentais já realizadas para a espécie por MOYNIHAN & RODANICHE (1982) e MOYNIHAN (1985).

A maior riqueza de sinais cromáticos obtidas nesse estudo, em relação aos trabalhos de DUBAS et al. (1986) e FERGUSON et al. (1988) pode estar relacionada: (i) aos diferentes enfoques dos trabalhos, pois enquanto esses autores preocuparam-se mais com a ação neural (localização, estimulação cerebral) dos cromatóforos, nos atentamos à descrição da expressão dos sinais cromáticos; e (ii), à realização do registro comportamental em vídeo nesse estudo. HANLON et al. (1994) enfatizam a importância das gravações para maximizar a aquisição de dados, permitindo a análise dos padrões corporais precisamente. O autor detectou um aumento de sete para 23 padrões cromáticos em *Loligo vulgaris reynaudii* comparando seu estudo onde realizou filmagens, com o valores obtidos anteriormente por SAUER et al. (1992) que realizaram observações comportamentais estacionários na mesma espécie utilizando-se de ROV (Remote Operated Vehicle).

A maior riqueza de padrões comportamentais observada em *L. brevis* ocorrente em águas brasileiras não deve ser relacionada, a princípio, com diferenças de complexidade dos habitats já que as observações foram realizadas exclusivamente em ambiente confinado, com a ausência de diversos estímulos presentes no ambiente natural. Além disso, tanto as populações de *L. brevis* ocorrentes nos EUA (BARTOL et al., 2002) quanto no sul do Brasil (ZALESKI, 2005) habitam águas relativamente escuras e ambientes amenos (poucas cores, formas e texturas), característicos de baixa riqueza de repertórios cromáticos (HANLON & MESSENGER, 1996).

A riqueza de aspectos comportamentais encontrada para *L. brevis*, ainda que superior a reportada anteriormente na literatura, deve crescer, em observações futuras, já que os comportamentos aqui observados estiveram relacionados especialmente ao comportamento alimentar da espécie. Comportamentos reprodutivos, de defesa (primária e secundária), de formação e manutenção de grupos para caça entre outros não foram visualizados. Observações em ambiente natural, ainda que sejam mais complicadas de serem realizadas, poderão enriquecer fundamentalmente a compreensão dos comportamentos da espécie.

Aspectos comportamentais podem atuar como valiosas ferramentas taxonômicas para distinguir espécies (e.g. HANLON, 1988; ROPER & HOCHBERG, 1988) e

subespécies (HANLON et al., 1994). Os sinais cromáticos, bem desenvolvidos nos cefalópodes, têm uma importante contribuição já que são entidades fisiológicas codificadas geneticamente e podem ser consideradas tão apropriadas quanto qualquer características morfológicas. O etograma de *L. brevis* poderá atuar como uma ferramenta auxiliar na confusa taxonomia do gênero, auxiliando a identificar diferenças entre os espécimes norte e sul americanos. Ainda que os espécimes apresentem diferenças morfológicas (SIMONE, 1997; ZALESKI, 2005) a aparência geral é semelhante, em especial depois de fixados; assim os sinais cromáticos nos animais vivos podem atuar como características diagnósticas da espécie até mesmo mais importantes do que as tradicionais descrições morfológicas. HANLON et al. (1994) sugerem que uma combinação de dados morfológicos associados com aspectos comportamentais e dados moleculares devem ser requeridos na resolução de questões taxonômicas.

## Capítulo 3

---

### DIETA DA LULA *Lolliguncula brevis* NA ARMAÇÃO DE ITAPOCOROY, SANTA CATARINA

#### RESUMO

---

A alimentação natural da lula *Lolliguncula brevis* capturada como *by-catch* da pesca artesanal direcionada ao camarão-sete-barbas na Armação de Itapocoroy, Penha, Santa Catarina foi verificada. Foram extraídos 3340 estômagos, conservados em formol 4% e classificados de acordo com o grau de repleção estomacal numa escala de 6 estágios (vazio, 25% cheio, 50% cheio, 75% cheio, 100% cheio e distendido). Os conteúdos foram examinados em microscópio estereoscópico em aumentos de 6,7 a 4,0x. A frequência de ocorrência, a repleção estomacal foram comparadas entre sexos, adultos e juvenis, estágios de maturação gonadal, classes de tamanho e ao longo das estações do ano. Os itens alimentares encontrados foram crustáceos decápodes (48%), peixes ósseos (33%), lulas (2%), poliquetas (0,3%). Outros itens como sedimento, fragmentos de macroalgas pedaços de nylon e filamentos plásticos que juntos constituíram 5%, foram atribuídos à ingestão acidental, em 12% das amostras não foi possível identificar o conteúdo. O elevado grau de maceração das amostras não permitiu a identificação a menores níveis taxonômicos, situação que só ocorreu nas ocasiões em que foram encontrados fragmentos maiores ou que permitissem a identificação. Em 72% das amostras somente um item alimentar foi reconhecido, em 16% delas estiveram presentes um ou mais tipos de presas, a proporção de estômagos com uma presa ou mais entre machos e fêmeas não apresentou variações significativas. Os crustáceos foram o item encontrado mais abundantemente tanto nos machos quanto nas fêmeas nos diferentes estágios de maturação sexual e também nos juvenis. E foi o item predominante nos estômagos coletados em todas as estações. Fragmentos de lulas foram observados em 14 estômagos, predominantemente nas fêmeas, em três desses estômagos foram encontrados os bicos da mesma espécie, *Lolliguncula brevis*. Algas e sedimento foram encontrados exclusivamente ou associados com outros materiais em 54 estômagos. Os peixes foram identificados pela presença de vértebras, raios de nadadeiras, escamas e cristalino, os crustáceos decápodes foram identificados pela presença de carapaças quitinosas, formato dos apêndices serrilhados e com cerdas, apêndices ramificados, membrana pigmentada, olho pedunculado e pela presença de estatólito característico dos misidáceos. Os cefalópodes foram identificados pela presença de membranas pigmentadas e tentáculos com anéis quitinosos. O índice de repleção indicou que 76% dos estômagos estavam vazios, 12% com índice de repleção estomacal de 25%; 7% tinham 50% do estômago preenchido, 3% com índice de repleção 75% e 2% apresentaram o estômago completamente cheio. O predomínio de peixes e crustáceos não difere do padrão observado para o grupo, a presença de fragmentos de lulas nos estômagos indica a ocorrência de canibalismo na espécie que não foi associada a ausência de alimentos na região e sim a disponibilidade de mais um item alimentar presente em grande quantidade. O pequeno número de estômagos com conteúdo observado é comumente observado no grupo e atribuído à digestão rápida. A ocorrência de juvenis e adultos com estômagos com alimento indica que a espécie não cessa a alimentação durante a reprodução.

**ABSTRACT**

---

**DIET OF THE SQUID *Lolliguncula brevis* IN ITAPOCOROY'S FRAME, SANTA CATARINA**

Natural feeding of the squid *Lolliguncula brevis* captured *by-catch* in the artisanal fishing for the shrimp camarão-sete-barbas Itapocoroy's Frame, Penha, Santa Catarina was assessed. Stomachs were taken out, preserved in formalin 4% and classified according to repletion degree in a 6-level scale (empty, 25% full, 50% full, 75% full, 100% full and distended). The contents were examined in a dissecting microscope in magnification 6,7 to 4,0x. The frequency of occurrence, stomach repletion were compared between gender, age (adults and juveniles), gonad maturation stages, size classes and along the seasons of the year. Feeding items found were decapod crustaceans (48%), bony fishes (33%), squids (2%) and polychaetes (0,3%). Other items such as sediment, macro algae fragments, nylon and plastic fragments together represented 5% and were attributed to incidental ingestion. It was not possible to identify 12% of the sampled contents. The elevated degree of maceration of samples did not allow the identification to the lowest taxonomic levels. This was only possible in occasions when larger fragments were encountered and more safely identified. In 72% of samples only one single feeding item was identified, in 16% of them one or more kinds of prey were found. The proportion of stomachs with one prey or more between males and females did not present any significant variations. Crustaceans were the item more abundantly found in males and females in different stages of maturation and also in juveniles. They were the predominant item observed in the sampled stomachs throughout the seasons. Squid fragments were encountered in 13 stomachs, predominantly in females, and in three of them beaks of the same species (*Lolliguncula brevis*) were found. Algae and sediment were found associated with other material or exclusively in 54 stomachs. Fishes were identified by the presence of vertebrae, fin rays, scales and crystalline lens. Crustaceans were identified by the presence of chitinous carapaces, appendices with serrated shaped and with chaetae, ramified appendices, pigmented membrane, pedunculate eyes and mysidacean statolith. Cephalopods were identified by the presence of pigmented membranes and tentacles with chitinous rings. The repletion index indicated that 76% of the stomachs were empty, 12% had stomachal repletion of 25%, 7% had 50% of repletion, 3% had 75% of repletion and 2% had a completely empty stomach. The feeding preference of this species for fishes and crustaceans corroborates the pattern determined for the group. The presence of squid fragments in stomachs indicates cannibalism in the species, which should not be associated to the absence of food in the region, but rather in the availability of one more feeding item in large amounts. The small number of stomachs with items is commonly detected in the group and is related to quick digestion. The occurrence of stomach with food both in juveniles and adults suggests that the species does stop feeding during reproduction.

## 1. INTRODUÇÃO

Contando com um pouco mais de 700 espécies viventes, os cefalópodes apresentam uma biomassa considerável (HANLON & MESSENGER, 1996), exercendo um importante papel nas relações tróficas dos oceanos e um grande interesse pesqueiro. Em 1999, a captura chegou a atingir 3,4 milhões de toneladas (BOYLE & RODHOUSE, 2005). Caracterizados por uma vida curta e pela semelparidade, cefalópodes apresentam taxas de crescimento rápidas para completar seu ciclo de vida, sendo portanto, dotados de uma grande voracidade devido ao seu ciclo de vida curto (O'DOR & WELLS, 1987; RODHOUSE & NIGMATULLIN, 1996; WELLS & CLARKE, 1996; PEREZ & O'DOR, 1998). Assim, populações de lulas principalmente as que formam “cardumes”, como os Loliginidae e Ommastrephidae, podem potencialmente devastar as concentrações locais de suas presas (RODHOUSE & NIGMATULLIN, 1996) enquanto disponibilizam rapidamente grande biomassa para níveis superiores da cadeia trófica. Em escala regional, a capacidade de predação dessas lulas sobre peixes e crustáceos pode ter conseqüências econômicas, pois age sobre a sobrevivência e sobre o recrutamento de espécies exploradas comercialmente. Reciprocamente, a condição dos estoques de peixes predadores pode influenciar no recrutamento de cefalópodes (DAWE & BRODZIAK, 1998).

A importância do grupo nas cadeias tróficas é reforçada por serem constituintes da dieta de várias espécies marinhas (CLARKE, 1962, 1987, 1996; VOSS, 1973; AMARATUNGA, 1983; MANGOLD, 1983). CLARKE (1987) estimou, por exemplo, que somente as baleias eram responsáveis pelo consumo de 100 milhões de toneladas de lulas por ano. Atuam como uma importante fonte de alimento para cetáceos (YOUNG & COCKCROFT, 1994), em especial, para fêmeas lactantes devido ao seu elevado conteúdo de água, importante na produção e manutenção da lactação (COOPER, 1979; CROXALL & PRINCE, 1982, OLIVEIRA, 2003). Devido ao hábito demersal diurno e à dispersão na coluna d'água durante a noite, as lulas representam um elo de transferência energética fundamental entre as cadeias tróficas bentônicas e pelágicas (CADDY, 1983).

As presas capturadas são ingeridas, de forma geral, em pedaços incluindo o exoesqueleto, ou somente as partes moles dos animais (NIXON, 1987). A boca relativamente pequena associada com um poderoso bico quitinoso pica o alimento em

pequenos pedaços antes de ingeri-lo, para que possa atravessar o esôfago, limitado pela caixa craniana rígida do cérebro (BOYLE & RODHOUSE, 2005). A digestão rápida, a elevada eficiência de absorção, associada a adaptações do sistema digestivo (a presença de um divertículo do esôfago inferior) compensam o reduzido tamanho dos fragmentos alimentares que podem ser engolidos durante as refeições em períodos de fartura alimentar (BOUCHER-RODONI et al., 1987).

A dieta de loliginídeos ocorrentes na costa do Brasil tem sido tema de alguns trabalhos descritivos enfocando principalmente *L. sanpaulensis* na costa sul do Brasil ANDRIGUETTO FILHO (1989), na região de Cabo Frio (RJ) (COSTA, 1994) e no entorno da Ilha de Santa Catarina (MARTINS, 2002). SANTOS & HAIMOVICI (1998) também identificaram o papel da espécie nas relações tróficas da mesma região, revelando que a espécie serve de alimento para cetáceos (*Pontoporia blainvillei*, *Delphinus delphis*), pinípedes (*Arctocephalus australis*, *A. gazella* e *A. tropicalis*), o pingüim de magalhães (*Spheniscus magellanicus*), o caçã demersal (*Mustelus canis*) e diversas espécies de peixes ósseos demersais e bentônicos.

Os hábitos alimentares de lulas do gênero *Lolliguncula*, de uma forma geral, são pouco conhecidos (MARTINS, 2002), podendo-se citar os trabalhos de SQUIRES & BARRAGÁN (1979) para *Lolliguncula panamensis*, realizados na costa Pacífica da Colômbia e, os trabalhos realizados para *L. brevis* por DRAGOVICH & KELLY (1964), LIVINGSTON et al. (1976), LAUGHLIN & LIVINGSTON (1982) e OGBURN-MATTHEWS & ALLEN (1993), na Flórida, sendo que os três últimos fizeram apenas inferências do predomínio dos itens alimentares da espécie sem averiguar seus conteúdos estomacais. No Brasil, MARTINS (2002) fez inferências a respeito da dieta da espécie, avaliando o conteúdo estomacal de 10 indivíduos e detectou que a espécie seria predominante piscívora.

O presente capítulo é resultado do estudo da alimentação natural de *L. brevis* presente no *by-catch* da pesca artesanal do camarão-sete-barbas (*Xiphopenaeus kroyeri*) na Armação de Itapocoroy, Estado de Santa Catarina. Os resultados foram agrupados de modo a representar os componentes da dieta em relação à variação do comprimento, do sexo, do estágio de maturidade e épocas do ano.

## 2. OBJETIVOS

### 2.1 Objetivo Geral

Analisar a composição do conteúdo estomacal da lula *Lolliguncula brevis*, proveniente do rejeito da pesca do camarão-sete-barbas na Armação de Itapocoroy.

### 2.2 Objetivos Específicos

- Identificar os itens alimentares ocorrentes nos estômagos de *Lolliguncula brevis*;
- Determinar a contribuição de cada item na dieta;
- Verificar o item alimentar predominante entre sexos;
- Verificar se há variação ontogenética na dieta;
- Verificar variação sazonal na dieta da espécie.

## 3. MATERIAL E MÉTODOS

### 3.1 Obtenção das amostras

As amostras foram obtidas do “by-catch” do camarão sete-barbas na Armação de Itapocoroy, no período de fevereiro de 2006 a março de 2008. Para maiores detalhes de coleta, amostragem biológica, descrição da área de estudo consultar prefácio.

### 3.2 Processamento das amostras

Durante a amostragem biológica, os estômagos foram removidos e, por vezes, os intestinos, quando esses também apresentavam algum conteúdo e, conservados em formol a 4%. O grau de repleção estomacal (GR) foi inferido numa escala de 6 estágios (0= vazio; 1= 25% cheio, 2= 50% cheio; 3= 75% cheio; 4= 100% cheio; 5= distendido), segundo método proposto por PIERCE et al. (1994).

O excesso de água dos estômagos foi removido com papel toalha (Figura 1a) para serem então pesados ao em balança analítica (Figura 1b). Após a remoção do conteúdo, a parede estomacal foi novamente pesada. Os conteúdos foram examinados com auxílio de microscópio estereoscópico com aumentos de 6,7 a 4,0x (OLYMPUS® SZ-PT; Figura 1c). Os peixes foram reconhecidos a partir de escamas, disco intervertebrais, raios das nadadeiras, cristalinos, restos de nadadeiras. No caso dos crustáceos foram

reconhecidos olhos compostos, somitos e fragmentos de apêndices do exoesqueleto; os cefalópodes foram reconhecidos a partir fragmentos de tecidos, pedaços de gladii, braços, resíduos de tinta, anéis quitinosos e bicos, os quais permitiram chegar ao nível específico. Os poliquetas foram reconhecidos por fragmentos de segmentos e acículas.



**Figura 1:** Processamento de estômagos de *L. brevis* coletados na Armação de Itapocoroy, Penha, SC. a) Remoção do excesso de água com papel toalha; b) Pesagem em balança de precisão; c) Avaliação do conteúdo em microscópio estereoscópico; d) Conteúdo estomacal.

### 3.3 Análise de Dados

A análise dos conteúdos estomacais foi feita através do cálculo da frequência de ocorrência ( $Fo_i$ )

$$Fo_i = \frac{Ni}{Nt} \quad (1)$$

onde,  $Ni$  é o número de estômagos com um tipo de presa  $i$  e  $Nt$  é o número total de estômagos com algum conteúdo (HYSLOP, 1980; HERRAN, 1988).

A frequência de ocorrência das presas na dieta de *L. brevis* foi comparada nos diferentes sexos, estágios de maturação, adultos e juvenis, classes de comprimento de manto com intervalos de 10 mm e estações do ano através dos testes de qui-quadrado ( $\chi^2$ ) ao nível de significância de 5% (ZAR, 1996).

Os índices de repleção estomacal foram comparados através do teste de frequência qui-quadrado, com um nível de significância de 5% entre machos e fêmeas e adultos e juvenis. Os cálculos estatísticos foram feitos através dos programas Excel e BioEstat 5.0.

#### 4. RESULTADOS

Dos 3340 indivíduos avaliados 76% apresentaram estômagos vazios, 12% parcialmente vazio ou com índice de repleção estomacal de 25%; 7% deles tinham 50% do estômago preenchido, 3% parcialmente cheio (índice de repleção 75%) e 2% apresentaram o estômago completamente cheio. Os machos apresentaram um maior número de estômagos com alimento, nos índices de repleção de 25%, 50% e 100%. As fêmeas apresentaram um maior número de estômagos vazios (Tabela I). Comparando-se adultos e juvenis, em todos os índices de repleção estomacal, os adultos predominaram, inclusive quando o estômago encontrava-se vazio (Tabela I).

**Tabela I:** Valores de qui-quadrado e respectivo p comparando o índice de repleção estomacal entre machos e fêmeas e adultos e juvenis de *L. brevis* coletados na Armação de Itapocoroy. \*Indica variação significativa.

Índice de repleção	Machos	Fêmeas	$\chi^2$	p	Adultos	Juvenis	$\chi^2$	p
0 %	679	1256	172,1	<0,001*	1935	606	696,4	<0,001*
25 %	220	113	34,4	<0,001*	333	70	171,6	<0,001*
50 %	119	62	17,9	<0,001*	181	51	49,1	<0,001*
75 %	39	31	0,9	0,34	70	24	9,7	0,002*
100 %	32	16	5,3	0,02*	48	22	8,8	0,003*
<b>Total</b>	1089	1478			2567	773		

Dos 799 estômagos de *Lolliguncula brevis* que continham resquícios de alimentos 48% eram constituídos por crustáceos decápodes, 33% peixes ósseos, 2% lulas e 0,3% poliquetas. Outros itens encontrados, como sedimento (areia e silte), fragmentos de macroalgas pedaços de nylon e filamentos plásticos estiveram presentes em aproximadamente 5% dos estômagos e foram atribuídos à ingestão acidental. Em 12% das amostras não foi possível identificar o conteúdo, devido ao elevado grau de digestão das amostras (Tabela II). Como não foram encontrados itens que permitissem a identificação de níveis taxonômicos específicos foram criados dois grandes agrupamentos: peixes e crustáceos, para os quais foram realizados os demais testes. Nas ocasiões em que foram encontrados fragmentos maiores ou que permitissem a identificação o item foi identificando em um nível taxonômico mais preciso.

**Tabela II:** Ocorrência (%) dos itens alimentares encontrados em 799 estômagos com conteúdo em *Lolliguncula brevis* coletados na Armação de Itapocoroy.

Presas	Frequência de ocorrência (%)
<b>Crustacea Decapoda</b>	47,12
<b>Teleostei</b>	32,73
<b>Sedimento</b>	4,55
<b>Cephalopoda (Loliginidae)</b>	1,96
<b>Algas</b>	0,91
<b>Mysidacea</b>	0,76
<b>Polychaeta Nereididae</b>	0,30
<b>Outros</b>	0,30
<b>Não identificado</b>	11,36

Em 72% dos estômagos somente um item alimentar foi reconhecido (em 24% deles foram encontrados peixes e em 40% crustáceos), em 16% dos estômagos com conteúdo estiveram presentes um ou mais tipos de presas (Tabela III), sendo os peixes e os crustáceos a mistura de itens mais comumente encontrada. Outros itens, como por exemplo, peixes e lulas, peixes e algas, crustáceos e lulas, crustáceos e sedimentos, peixes e sedimentos também foram encontrados simultaneamente. A proporção de estômagos com uma presa ou mais entre machos e fêmeas não apresentou variações significativas (Tabela III).

**Tabela III:** Comparação do número de estômagos contendo mais de um item alimentar identificados nos estômagos de fêmeas, machos e juvenis de *L. brevis* capturados na Armação de Itapocoroy. Está indicado o resultado ( $\chi^2$  e do p) da tabela de contingência aplicado entre machos e fêmeas (g.l= 1).

	F	M	$\chi^2$	p	Indeterminado	Total
1 presa	253	104	2,80	0,25	85	442
2 presas ou mais	65	19			14	98

O maior consumo de crustáceos foi observado tanto para os machos quanto para as fêmeas (Tabela IV) nos diferentes estágios de maturação sexual (Figura 2) e também nos juvenis (Tabela IV). Contudo, o teste de qui-quadrado comparando a frequência desses dois itens revelou que o predomínio de crustáceos foi significativo somente para as fêmeas (Tabela V). Em relação as estações, os crustáceos foram mais abundantemente consumidos pelas fêmeas no outono de 2006 e no verão de 2007 (Tabela VI). Os machos e juvenis consumiram os dois itens (peixes ósseos e crustáceos) na mesma frequência ao longo do ano (Tabela VI).

**Tabela IV:** Frequência de ocorrência (% Foi) das presas encontradas em 617 estômagos com conteúdo nos diferentes estágios de maturação de fêmeas, machos e em juvenis de *Lolliguncula brevis* coletados na Armação de Itapocoroy.

Tipo de presa	Fêmeas					Machos					J
	I	II	III	IV	Total	I	II	III	IV	Total	
<b>Crustacea Decapoda</b>	4,38	3,57	22,37	2,11	3,41	0,81	1,62	5,83	1,13	9,40	9,4
<b>Peixes ósseos</b>	2,59	4,54	11,83	0,65	19,61	0,32	2,11	5,51	0,81	8,75	6,65
<b>Cephalopoda (Loliginidae)</b>	0,16	-	1,50	0,32	1,95	-	0,32	-	-	0,32	0,16
<i>Lolliguncula brevis</i>	0,16	-	0,32	-	0,49	-	-	-	-	-	-
<b>Polychaeta Nereididae</b>	-	-	0,49	-	0,49	-	-	-	-	-	-
<b>Algas</b>	0,16	-	0,16	0,16	0,49	-	-	0,32	-	0,32	0,16

Fragmentos de lulas foram observados em 14 estômagos, predominantemente nas fêmeas (11 estômagos). Em três desses estômagos foram encontrados os bicos que permitiram identificar que se tratava da predação da mesma espécie, *Lolliguncula brevis*. As lulas começaram a ser predadas a partir de 26 mm de CM (Figura 3), mas não constituíram um item importante na dieta. Fragmentos de poliquetas da família Nereididae foram encontrados em três estômagos de fêmeas. Algas e sedimento foram encontrados exclusivamente ou associados com outros materiais em 54 estômagos.

A identificação de presas do conteúdo estomacal de *L. brevis* foi bastante limitada devido ao estado de maceração em que se encontram os conteúdos estomacais. Os peixes foram identificados pela presença de vértebras, raios de nadadeiras, escamas e cristalino (Figura 4) e não foram encontrados otólitos. Os crustáceos decápodes foram identificados pela presença de carapaças quitinosas, formato dos apêndices serrilhados e com cerdas, apêndices ramificados, membrana pigmentada, olho pedunculado (Figura 4) e pela presença de estatólito característico dos misidáceos. Os cefalópodes foram identificados pela presença de membranas pigmentadas e tentáculos com anéis quitinosos (Figura 4). Em três estômagos foram encontrados bicos superior e inferior que permitiram identificar a espécie *L. brevis*. Os poliquetas foram reconhecidos como pertencentes a Família Nereididae pela coloração e forma das acículas.

**Tabela V:** Comparação da ocorrência dos principais itens alimentares (crustáceos e peixes) nos estômagos de *L. brevis* coletados na Armação de Itapocoroy, por sexo e em juvenis. São apresentados os valores de qui-quadrado e o respectivo p (gl= 1). \*Indica variação significativa.

	Crustáceos	Peixes	$\chi^2$	P
F	199	114	23,08	<0,001*
M	57	54	0,08	0,76
J	57	41	2,60	0,11

**Tabela VI:** Número de estômagos contendo os itens alimentares mais abundantes (crustáceos e peixes) em fêmeas, machos e juvenis de *L. brevis* coletados na Armação de Itapocoroy, por estação. São apresentados os valores de qui-quadrado e o respectivo p entre os dois itens mais abundantes. \*Indica variação significativa. – Teste não pode ser aplicado.

Estações	Crustáceos	Peixes	$\chi^2$ / p	Lulas	Outros	2 itens
<b>Fêmeas</b>						
<b>Inverno</b>	52	48	0,16/0,69	4	7	27
<b>Outono</b>	65	31	12,04/ <0,01*	4	5	19
<b>Primavera</b>	7	3	-	3	1	5
<b>Verão</b>	75	32	17,28/ <0,01*	0	0	9
<b>Machos</b>						
<b>Inverno</b>	24	21	0,20/0,65	0	6	9
<b>Outono</b>	19	22	0,22/0,64	2	8	9
<b>Primavera</b>	2	5	-	0	0	1
<b>Verão</b>	12	6	2,00/0,16	0	0	0
<b>Juvenis</b>						
<b>Inverno</b>	23	12	3,46/0,06	0	2	4
<b>Outono</b>	19	21	0,1/0,75	0	4	9
<b>Primavera</b>	3	3	-	1	0	1
<b>Verão</b>	12	5	2,88/0,09	0	0	0

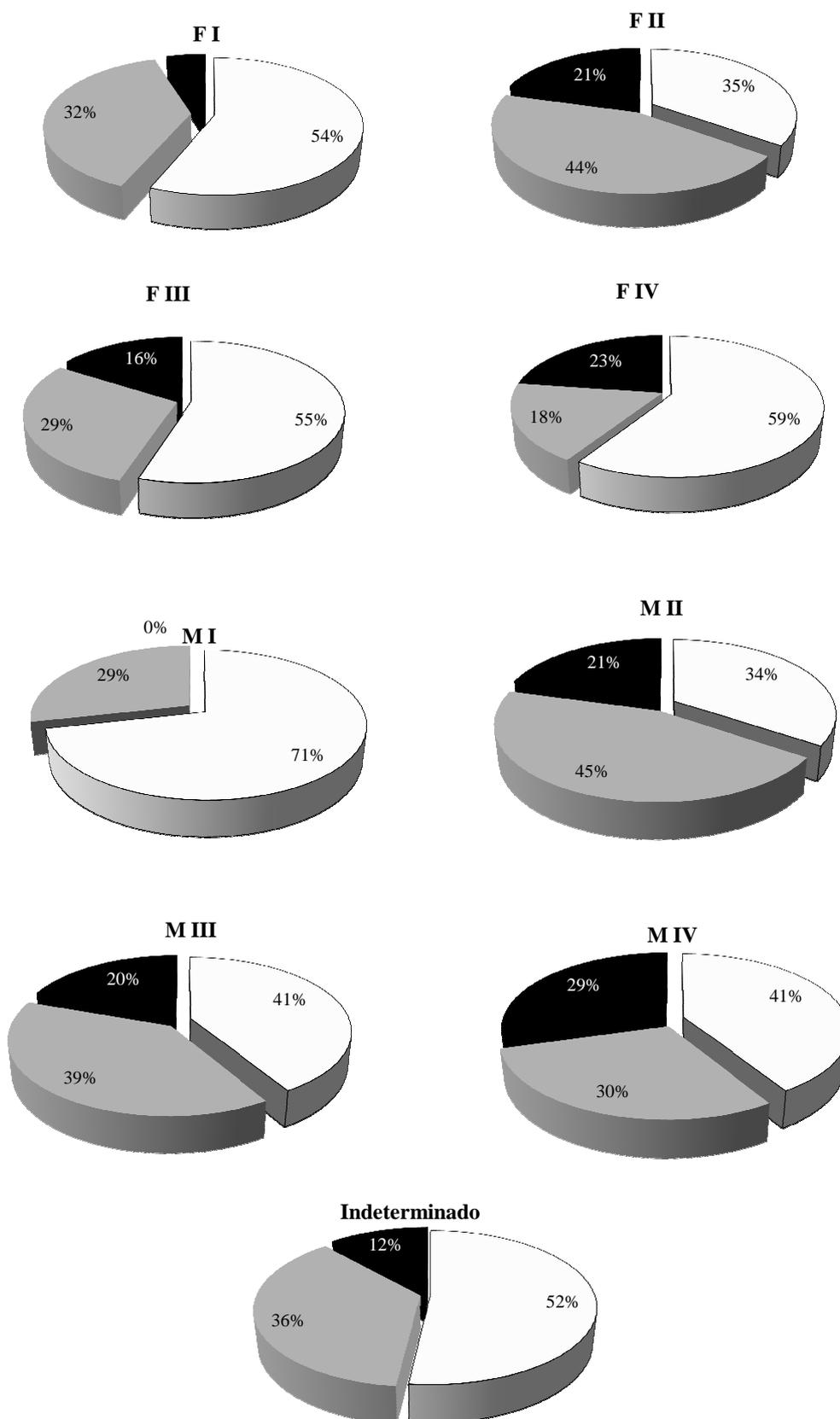
Os crustáceos foram o item mais abundante para as classes de CM de 26-36; 36-46 e 46-56 mm (Tabela VII). A proporção de consumo de peixes e crustáceos por indivíduos com comprimentos de manto anteriores e posteriores ao tamanho de maturação (capítulo 4) não variaram significativamente (Tabela VIII). Os tamanhos de maturação considerados foram 39 mm CM para as fêmeas, na primavera-verão; 49 mm de CM no outono-inverno. Para os machos, 28 mm de CM na primavera-verão e 30 mm de CM outono-inverno.

**Tabela VII:** Ocorrência dos itens alimentares mais consumidos por *L. brevis* (crustáceos e peixes ósseos) na Armação de Itapocoroy, agrupados por classes de comprimento. São apresentados o qui-quadrado e o respectivo p. \* Indicam variação significativa.

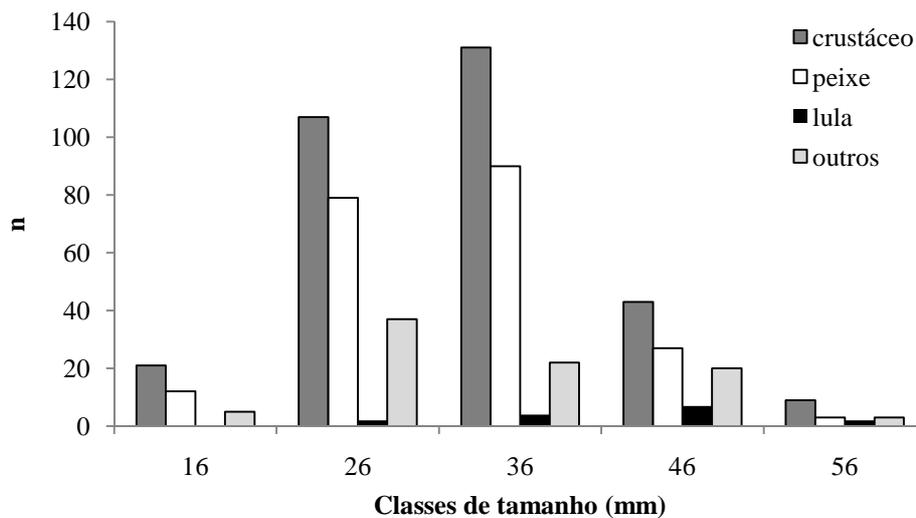
<b>Classes de comprimento</b>	<b>16-26</b>	<b>26-36</b>	<b>36-46</b>	<b>46-56</b>	<b>56-66</b>
<b>Crustáceo</b>	21	107	131	43	9
<b>Peixes ósseos</b>	12	79	90	27	3
$\chi^2$	2,45	4,21	7,60	3,66	3,00
<b>P</b>	0,12	0,04*	<0,01*	0,06*	0,08

**Tabela VIII:** Tabela de Contingência comparando o consumo de peixes e crustáceos em comprimentos anteriores e após 50% dos indivíduos estarem aptos a se reproduzirem. Os tamanhos de maturação considerados foram: Fêmeas – primavera-verão: 39 mm CM; outono-inverno: 49 mm de CM; Machos - primavera-verão: 28 mm CM; outono-inverno: 30 mm de CM (para maiores detalhes ver capítulo 4). Indivíduos com CM maiores que os apresentados foram considerados maduros e indivíduos com CM inferiores foram considerados imaturos. n (I-M): número de indivíduos imaturos (I) e maduros (M), contendo um único tipo de alimento; são apresentados ainda os resultados do teste ( $\chi^2$  e seu respectivo p. \* Indica variação significativa.

		<b>Fêmeas</b>			<b>Machos</b>		
		<b>n (I-M)</b>	$\chi^2$	<b>P</b>	<b>n (I-M)</b>	$\chi^2$	<b>P</b>
<b>Primavera-Verão</b>	<b>Peixes</b>	11-19	1,26	0,26	4-6	Não atende	
	<b>Crustáceos</b>	19-55			6-7	às premissas	
<b>Outono-Inverno</b>	<b>Peixes</b>	50-14	0,005	0,95	9-30	4,59	0,03*
	<b>Crustáceos</b>	77-21			18-21		



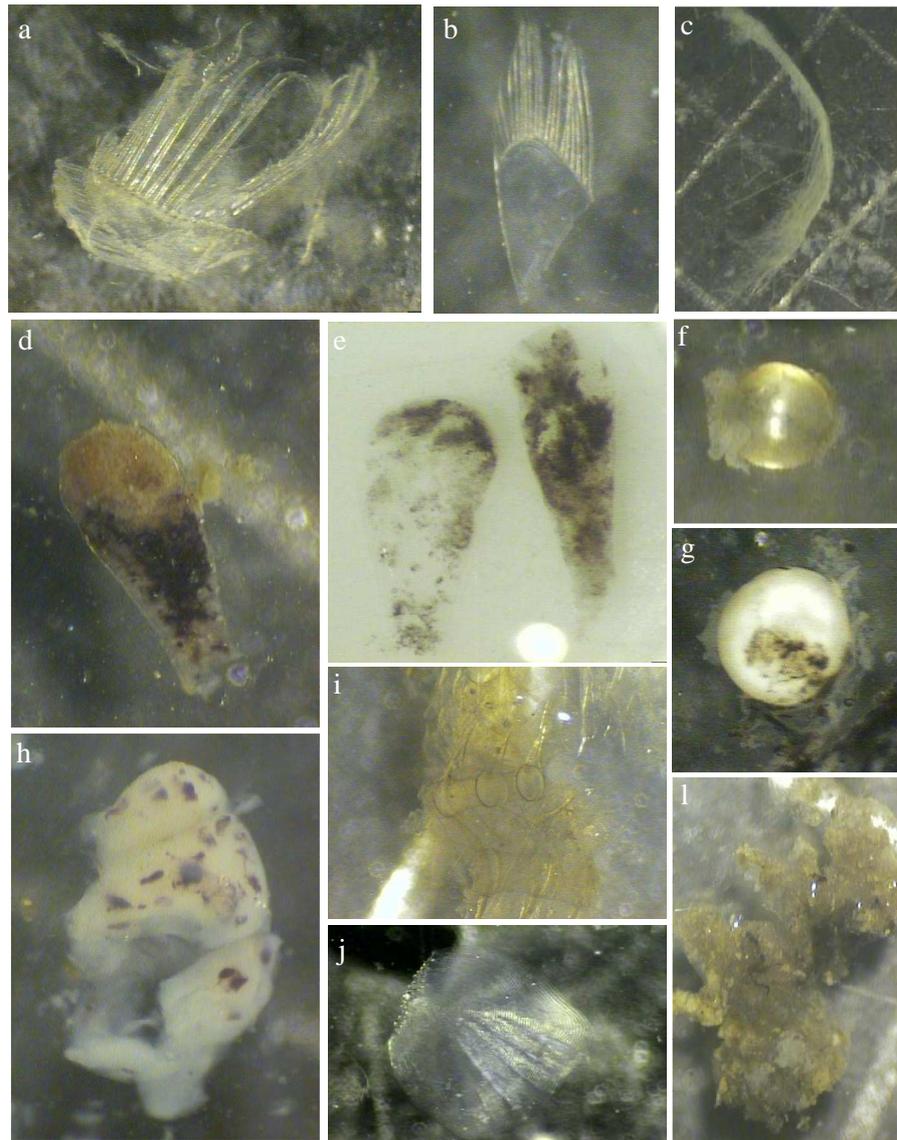
**Figura 2:** Proporção de crustáceos, peixes ósseos e outras presas menos frequentes nos estômagos (n=617) de *L. brevis*, coletadas na Armação de Itapocoroy, por sexo e estágio de desenvolvimento gonadal. Branco= crustáceos; Cinza= peixes ósseos; preto= outros itens.



**Figura 3:** Número de estômagos contendo peixes, crustáceos, lulas e outros itens em diferentes classes de comprimento de manto em *Lolliguncula brevis* (n= 617) coletadas na Armação de Itapocoroy.

## 5. DISCUSSÃO

*Lolliguncula brevis* ocorrente na Armação do Itapocoroy é essencialmente carcinófaga, os peixes ósseos foram o segundo item mais consumido pela espécie. Outros itens também são encontrados, mas como a incidência foi baixa sua ocorrência foi atribuída a ingestão casual. MARTINS (2002) ao estudar a dieta da espécie na Enseada do Pântano do Sul revelou que a espécie consome predominantemente peixes, entretanto, essa distinção deve ser avaliada com ressalvas já que o estudo de MARTINS teve a oportunidade de avaliar apenas 10 estômagos. Além disso, a diferença pode estar associada ao tipo de amostragem realizada, nos dois estudos. MARTINS (2002) realizou coletas noturnas utilizando atração luminosa e sarico, a presença de *L. brevis* nessa situação está associada a cardumes de pequenos peixes pelágicos, com os quais apresentam uma relação do tipo predador-presa como demonstrado por OGBURN-MATTHEWS & ALLEN (1993) em estuários da Flórida e pelo próprio MARTINS (2002). Já os espécimes utilizados nesse estudo, que apresentam uma dieta essencialmente carcinófaga são provenientes do *by-catch* do camarão-sete-barbas, assim *L. brevis* poderia estar predando o alimento disponível em maior quantidade.



**Figura 4:** Amostras de itens alimentares encontrados nos estômagos de *L. brevis* coletadas na Armação de Itapocoroy. **a, b, c** fragmentos de carapaças de crustáceos. **d, e** olhos pedunculados de crustáceos. **f, g** cristalino de peixes; **h** membrana pigmentada de lulas. **i** discos intervertebrais de peixes ósseos, **j** escamas ciclóides. **l** sedimento.

Ainda que não se tenha se chegado ao nível específico das presas consumidas pela espécie, pode-se fazer uma aproximação das espécies consumidas tendo por base os levantamentos faunísticos realizados na região. Algumas dessas possibilidades estão apresentadas na Tabela IX (extraído de BRANCO & VERANI, 2006; VAQUERO, 2006). Está sendo considerada a presença das espécies e a possibilidade de servirem de presa em alguma fase da vida (larva ou adulto).

O maior consumo de alimentos ricos em proteínas pela espécie se justifica, pela eficiência digestiva desse tipo de alimento, já que os cefalópodes são capazes de metabolizar mais de 85% do alimento ingerido (O'DOR & WELLS, 1987) e pela habilidade na captura de presas (NIXON, 1987). Estudos que tratem das necessidades dietéticas dos cefalópodes são raros, contudo O'DOR & WELLS (1987) sugerem que uma aproximação razoável dessas necessidades pode ser obtida a partir da composição do organismo. CLARKE et al. (1994) analisaram os tecidos de *I. argentinus* e verificaram que são compostos por 78-80% de água, 10-17% de proteínas, 12% de lipídeos e uma pequena quantidade de carboidratos. Tomando por base a composição dessa espécie e comparando-a com peixes e crustáceos (itens mais abundantes na dieta de *L. brevis*) observa-se que a proporção de proteínas é bastante similar, já a proporção de carboidratos e lipídeos é menor, assim como a capacidade dos cefalópodes em metabolizar e digerir estes compostos comparativamente a digestão protéica (MOMMSEM & HOCHACHKA, 1981).

A presença de lulas nos estômagos de *L. brevis*, foi encontrada em pequena quantidade e não pode ser atribuída a um item importante na dieta da espécie. Contudo, indica a ocorrência de canibalismo, praticado principalmente pelas fêmeas, contrastando com o padrão geral observado nos loliginídeos, no qual os machos são os maiores responsáveis pelo canibalismo (MACY III, 1982; LIPINSKI, 1985; SAUER & LIPINSKI, 1991). Corroborando com os resultados obtidos por MARTINS (2002) que detectou para *L. plei* ocorrentes no entorno da Ilha de Santa Catarina, o predomínio desse comportamento pelas fêmeas. O canibalismo é bastante importante energeticamente, em condições de alta densidade populacional e durante as migrações de longa-distância quando há condições de escassez de alimento, permitindo a sobrevivência de pelo menos uma parte do agrupamento (ENNIS & COLLINS, 1979; O'DOR & WELLS, 1987). Entretanto, *L. brevis* não realiza longas migrações e a presença de lulas no conteúdo estomacal, associada a outros itens alimentares, não

sugere ausência de presas na região. O canibalismo detectado parece ser mais bem explicado por COELHO et al. (1997) que o relacionam à elevada presença de juvenis ao longo de todo ano (ZALESKI, 2005), os quais serviriam como mais uma fonte alimentar, disponível em grande quantidade. Pode ser ainda resultado de uma situação não natural ocasionada pela arte de pesca utilizada, BREIBY & JOBLING (1985) consideram que o canibalismo é superestimado na pesca com atração luminosa e na pesca de arrasto as quais geram uma “euforia alimentar”, desencadeando o comportamento canibal não natural. Assim, deve-se tomar cuidado na interpretação dos dados de conteúdos alimentares encontrados na dieta de uma espécie, já que esta pode não refletir a dieta natural, levando a um erro de interpretação (BREIBY & JOBLING, 1985; BOYLE & RODHOUSE, 2005).

O pequeno número de estômagos com conteúdo observado em *L. brevis* (24% do total observado) é comumente observado em outros loliginídeos, como *Loligo vulgaris reynaudii* (LIPINSKI, 1987), *Loligo vulgaris* (AUGUSTYN, 1990; 1991; GUERRA & ROCHA, 1994), *Loligo plei* e *Loligo sanpaulensis* (MARTINS, 2002). Segundo LIPINSKI (1990), a baixa porcentagem de estômagos com conteúdo, bem como a alta incidência de estômagos com baixos índices de repleção gástrica, é resultado da digestão rápida característica dos cefalópodes. A alta porcentagem de estômagos com somente um item corrobora o comportamento observado por MARTINS (2002) de que a espécie segue grandes agrupamentos de presas similares e assim maximiza o esforço de captura. Segundo COELHO et al. (1997) esta conduta permite que as lulas gastem menos energia na captura e aumenta a probabilidade de sucesso na caça. As baixas porcentagens de uma mistura de itens no estômago foram também encontradas por LIPINSKI (1987) e SAUER & LIPINSKI (1991) para *L. vulgaris reynaudii* e para *Loligo vulgaris* (GUERRA & ROCHA, 1994; ROCHA et al., 1994 e PIERCE et al., 1994) e *L. sanpaulensis* (ANDRIGUETTO FILHO, 1989; ANDRIGUETTO FILHO & HAIMOVICI, 1997; SANTOS & HAIMOVICI, 1998).

A ocorrência de estômagos com alimento em indivíduos imaturos e adultos na área de estudo sugere que *L. brevis* não cessa a alimentação durante a reprodução, como já observado para *L. opaslescens* (FIELDS, 1965), *L. vulgaris* (WORMS, 1983), *L. plei* (MARTINS, 2002). MARTINS (2002) sugere que a diminuição do grau de alimentação em indivíduos maduros de Loliginidae parece ser mais uma exceção do que regra, já que a alimentação continuada em indivíduos maduros é documentada para várias

espécies da família (MARTINS, 1982; ANDRIGUETTO FILHO, 1989; SAUER & LIPINSKI, 1991; COELHO et al., 1997; ANDRIGUETTO FILHO & HAIMOVICI, 1997; SANTOS & HAIMOVICI, 1998) e parece funcionar como um auxiliar do incremento da fecundidade (ANDRIGUETTO FILHO & HAIMOVICI, 1997 e SANTOS & HAIMOVICI, 1998).

A ausência de estruturas rígidas nos estômagos de *Loliguncula* e o elevado grau de maceração impossibilitaram a identificação do conteúdo em nível de espécie. HANLON & MESSENGER (1996) destacam que a identificação de presas no conteúdo estomacal de cefalópodes é bastante difícil, já que o potente bico e rádula trituram o alimento potencializando o processo de digestão, que se inicia na boca pela ação das glândulas salivares (BOUCHER-RODONI et al., 1987). Além disso, as partes duras utilizadas na identificação geralmente não estão presentes, visto que ocorre uma rejeição seletiva; com as partes duras das presas sendo rejeitadas (BOYLE & RODHOUSE, 2005). Apesar disso, é possível inferir que *L. brevis* forrageie em toda coluna d'água já que foram encontrados nos estômagos juntamente com poliquetas, resquícios de areia, silte e fragmentos de macroalgas, resquícios de peixes e crustáceos nectônicos. Assim a espécie não teria seus hábitos restritos somente ao fundo, como poderia se pensar já que a espécie ocorre juntamente com o camarão-sete-barbas (associado ao fundo). O forrageio por toda coluna d'água tem sido amplamente documentado na família como, por exemplo, para *L. plei*, no sudeste-sul do Brasil (JUANICÓ, 1979) e no litoral catarinense (MARTINS, 2002), para *L. forbesii* na costa da Irlanda (COLLINS et al., 1995). Assim, *L. brevis* parece variar suas estratégias de predação de acordo com os

níveis de oferta de alimento encontrado no ambiente, possuindo uma estratégia alimentar relativamente flexível, o que condiz com a natureza alimentar oportunista comum a todos os Loliginidae (BOYLE, 1990).

**Tabela IX:** Espécies ocorrentes na Armação de Itapocoroy, que podem ser potenciais presas de *L. brevis* em alguma fase de vida. Dados extraídos de BRANCO & VERANI (2006) e VAQUERO (2006).

CLASSE	ORDEM	FAMÍLIA	ESPÉCIE
Actinopterygii	Perciformes	Mullidae	<i>Mullus surmuletus</i>
		Haemulidae	<i>Anisotremus virginicus</i> ; <i>Conodon nobilis</i> ; <i>Orthopristis ruber</i> ; <i>Pomadasys corvinaeformis</i>
		Ephippidae	<i>Chaetodipterus faber</i>
		Carangidae	<i>Trachinotus falcatus</i>
		Sciaenidae	<i>Cynoscion leiarchus</i> ; <i>Isophistus parvipinnis</i> ; <i>Micropogonias furnieri</i> ; <i>Paralanchurus brasiliensis</i> ; <i>Stellifer spp</i> ; <i>Isopisthus parvipinnis</i>
		Sparidae	<i>Diplodus argenteus</i> ; <i>Pagrus pagrus</i>
		Monacanthidae	<i>Monacanthus ciliatus</i>
		Blenniidae	<i>Parablenius pilicornis</i> ; <i>Scartella cristata</i>
		Diodontidae	<i>Chilomycterus spinosus</i>
		Syngnathidae	<i>Halicampus crinitus</i> ; <i>Hippocampus reidi</i> ; <i>Balanus amphitrite</i> ; <i>Balanus improvisus</i> ; <i>Megabalanus coccopoma</i>
Malacostraca	Decapoda	Porcellanidae	<i>Pachycheles ackleianus</i> ; <i>Pachycheles chubutensis</i> ; <i>Petrolisthes armatus</i> ; <i>Petrolisthes galathinus</i>
		Portunidae	<i>Callinectes danae</i> ; <i>Callinectes ornatus</i>
		Menippidae	<i>Mennipe nodifrons</i>
		Panopeidae	<i>Panopeus occidentalis</i>
		Grapsidae	<i>Pachygrapsus transversus</i>
		Alpheidae	<i>Alpheus sp.</i>
		Penaeidae	<i>Xiphopenaeus kroyeri</i>
	Amphipoda	Caprellidae	<i>Caprella penantis</i> ; <i>Caprella danilevskii</i>
		Melitidae	<i>Elasmopus pecteniscrus</i>
		Nereididae	<i>Pseudonereis palpata</i>
Polychaeta	Aciculata	Eunicidae	<i>Eunice sp.</i>
		Polynoidae	<i>Lepidonotus cf sp</i>
		Terebellidae	<i>Nicolea sp.</i> ; <i>Pista sp.</i> ; <i>Loimia medusa</i>
	Canalipalpata	Sabellidae	<i>Branchimma sp.</i>
		Spionidae	<i>Polydora websteri</i>

A impossibilidade de identificação das presas no conteúdo estomacal de lulas através de métodos usuais impede um melhor entendimento do papel do grupo nas cadeias tróficas dos oceanos e de suas necessidades metabólicas. Assim, a adoção de outros métodos para estudos de dieta são necessários, GRISLEY & BOYLE (1988) sugerem a análise de amostras sorológicas da dieta para identificar espécies de presas específicas. O método utiliza anticorpos de um vertebrado hospedeiro injetado com proteínas (antígeno) de uma determinada espécie de presa. O método tem a grande vantagem que as proteínas mantêm sítios antigênicos por algum tempo durante a digestão, permitindo a detecção da presa quando esta não pode ser reconhecida visualmente (KEAR & BOYLE, 1992). O método foi utilizado por BOYLE et al. (1986) para identificar a dieta do polvo *Eledone cirrhosa* e demonstrou que a espécie preda sobre diversas espécies de crustáceos e por KEAR (1992) para demonstrar que lulas antárticas predam o krill antártico *Euphasia superba*. Contudo o método tem um custo elevado e depende do reconhecimento prévio de potenciais presas.

Outra técnica que vem sendo utilizada para se entender a dinâmica das cadeias alimentares é a análise de isótopos estáveis. A técnica permite identificar a origem do alimento, baseando-se no fato de que os sinais de isótopos estáveis nos tecidos de um animal são acumulados nos níveis tróficos superiores, determinando a seqüência nas cadeias tróficas (HOBSON, 1999). Estudos desse tipo têm dado novos direcionamentos para o entendimento do papel das lulas nas cadeias tróficas marinhas.

## Capítulo 4

---

### IDADE, CRESCIMENTO E MATURAÇÃO DO LOLIGINÍDEO *Lolliguncula brevis* EM ÁGUAS RASAS DO SUL DO BRASIL.

#### RESUMO

---

Os modelos de crescimento exponencial, potencial, Gompertz e Schnute foram testados através do Critério de Informação de Akaike, para explicar o crescimento de *L. brevis* ocorrente na Armação de Itapocoroy. Assim o modelo que apresentou o maior peso de Akaike foi considerado melhor em relação aos demais. Os dados de idade (leitura do estatólito; n= 463) versus comprimento do manto e aos dados de crescimento diário (leitura do gladius; n=146) versus comprimento do gladius foram utilizados para explicar o crescimento da espécie para os sexos separadamente e para as estações do ano. Os dados foram utilizados também para verificar a estrutura populacional da espécie na região. Para tanto, se assumiu que cada incremento do estatólito e do gladius tinha periodicidade diária. A trajetória de crescimento dependente do tamanho foi construída baseando-se nos incrementos de crescimento do gladius filtrados e retro-calculados. A população de *L. brevis* avaliada na região possuiu idade máxima de 145 dias, sendo a média de 93 dias para fêmeas maduras e de 83 dias para os machos. As fêmeas estão aptas a se reproduzirem com 94 dias de idade e 40 mm de CM e os machos com 83 dias e 30 mm de CM. Os nascimentos ocorreram ao longo do ano e as maiores taxas de crescimento foram observadas nos indivíduos nascidos entre os meses de setembro e novembro. Foram encontradas lulas com o mesmo comprimento de manto e capturadas numa mesma data, mas nascidas em meses diferentes, indicando que elas respondem de formas diferentes aos estímulos ambientais. O modelo que apresentou o melhor ajuste foi o de Schnute indicando um crescimento acelerado, do tipo exponencial nas fases iniciais da vida seguido por um crescimento mais lento, tanto para os dados de idade como para os de crescimento diário. As curvas demonstraram uma tendência à estabilização nas fases finais da vida em especial para as fêmeas, a partir de 40 mm de comprimento. O modelo de Schnute ainda que não tenha apresentado o melhor ajuste em todas as situações consideradas, como o caso de machos agrupados por estações, deve ser adotado para explicar o crescimento da espécie já que mostrou plasticidade para se ajustar na maioria dos casos, mesmo na ausência de juvenis de pequeno tamanho. As trajetórias de crescimento dependente do tamanho foram semelhantes para as fêmeas no outono-inverno e na primavera-verão e o crescimento foi mais acelerado até aproximadamente 30 mm de CG, de 30 a 47 mm ocorreu uma redução e a partir daí parece haver uma tendência a estabilização. Para os machos, o crescimento foi acelerado até aproximadamente 22 mm de CG tanto na primavera-verão como no outono-inverno, contudo no agrupamento de primavera-verão os machos apresentam uma redução da aceleração a partir desse comprimento até aproximadamente 30 mm de CG e a partir daí há uma tendência a estabilização. No agrupamento de outono-inverno os indivíduos atingem maiores tamanhos e se mantiveram crescendo até aproximadamente 40 mm de CG. A análise de crescimento recente revelou que não houve diferenças significativas no crescimento entre os sexos e as estações do ano. Ainda que a espécie não tenha apresentado grandes diferenças no crescimento ao longo do ano, parece haver uma tendência de crescimento acelerado para os nascidos entre setembro e novembro, períodos de águas mais quentes, padrão comumente observado para loliginídeos tropicais costeiros. O monitoramento das taxas de crescimento e maturação de cefalópodes pode fornecer importantes informações sobre como esses organismos reagem às alterações climáticas.

**ABSTRACT**

---

**AGE, GROWTH AND MATURATION OF THE LOLIGINID *Lolliguncula brevis* IN SHALLOW WATERS IN SOUTHERN BRAZIL.**

The models of exponential, potential, Gompertz and Schnute growth were tested with the Information Criterion Akaike, to explain the growth of *L. brevis* occurring in the Itapocoroy's Frame. Then, the model that presented the greater weight Akaike was considered the best in comparison to the remaining ones. Age data (obtained from statoliths) *versus* mantle length and daily growth data (obtained from gladii) *versus* length of gladius were applied in order to explain the growth of the species for each gender and for the seasons of the year. The data were also used to verify the population structure of the species in the region, in which one assumed that each increment in the statolith and gladius had a daily periodicity. The growing path dependent on size was established based on the growth increments gladius filtered and back-calculated. The analyzed population from Armação of *L. brevis* is at most 145 days old, being 93 days the average for mature females and 83 days for males. Females are able to breed with 94 days old and 40 mm of ML and males with 83 days old and 30 mm of ML. Births take place along the year and the fastest birth speeds were noticed in individuals born between September and November. Squids with the same mantle length were captured in the same date, but were born in different months, indicating that they respond differently to environmental stimuli. The model that presented the best adjustment was the Schnute, indicating an accelerate growth, with exponential type in the initial phases of life followed by a slower growth for both age and daily growth data. Curves indicated a trend to stabilization in last phases of life especially for females starting from 40 mm length. Although the model of Schnute did not point out the best adjustment in all deliberated situations, such as in the case of males grouped by seasons, it should be followed in order to explain the growth of the species for it showed plasticity in adjusting to most cases, even in the absence of juveniles of the same size. Besides, it does not make sense using other models to explain the growth of the species. The growth paths dependent of size were similar for females in fall-winter and in spring-summer. Growth was faster till approximately 30 mm of GL; from 30 to 47 mm a reduction occurred and from this point there seems to be a tendency for stabilization. For males, growth was fast till approximately 22 mm of GL both in spring-summer as in fall-winter, yet in the spring-summer grouping males presented a reduction in the acceleration from this length to till approximately 30 mm of GL and from this point there is a tendency of stabilization. In the fall-winter grouping individuals reach larger sizes and keep growing till about 40 mm of GL. The recent growth analysis revealed that there were no significant discrepancies in growth between genders and seasons of the year. Even though this species did not showed great differences in growth along the year, it seems to exist a tendency for accelerate growth in individuals born between September and November, period of warmer waters, a pattern commonly observed for coastal tropical loliginids. Monitoring growth and maturation rates of cephalopods may provide important information regarding how these organisms react to climate changes.

## 1. INTRODUÇÃO

O crescimento é um dos mais complexos processos de um organismo, representando o resultado líquido de uma série de atividades comportamentais e fisiológicas, como a procura por alimento, captura da presa, ingestão, digestão, absorção, assimilação, custos metabólicos e excreção (BOYLE, 1987). As taxas de crescimento atuam como uma importante ferramenta ecológica indicadora da disponibilidade de recursos e avaliam as condições dos indivíduos e do ambiente (MOLTSCHANIWSKYJ, 2004). Os cefalópodes apresentam taxas de crescimento excepcionalmente elevadas quando comparadas a outros invertebrados e peixes (BOYLE & RODHOUSE, 2005). A manutenção dessas elevadas taxas de crescimento exige que uma grande quantidade de alimento seja consumida, tornando o grupo responsável pela conversão de uma elevada quantidade de biomassa que fica disponível em níveis tróficos mais elevados, inclusive o homem (BOYLE & RODHOUSE, 2005).

O crescimento é influenciado por uma série de fatores intrínsecos ao organismo e também por fatores exógenos (bióticos e abióticos). Dentre os fatores abióticos que interferem no crescimento destacam-se a temperatura, a luminosidade, a salinidade, a qualidade da água, dentre outros. Considerando que o suprimento alimentar seja abundante, a temperatura é o principal fator que afeta a taxa de crescimento em qualquer tamanho e idade antes da maturação sexual (ARKHIPKIN, 2004). De uma forma geral, temperaturas mais elevadas aumentam as taxas de crescimento (FORSYTHE & VAN HEUKELLEN, 1987).

A duração luminosa e o comprimento de onda são importantes variáveis que interferem na maturação gonadal e na reprodução de lulas e, conseqüentemente no crescimento desses animais (ARKHIPKIN, 2004). WELLS (1978) e VAN HEUKELLEN (1979) sugerem que em ambiente natural, a luz retarda a maturação sexual em cefalópodes devido à inibição da glândula óptica, secretora de gonadotropina responsável pela maturação gonadal, assim em ambientes e períodos com maior intensidade luminosa os indivíduos atingirão maiores tamanhos máximos. Como a luz varia em qualidade com a profundidade, a latitude, a transparência da água, a hora do dia e a estação do ano, estudos que comparam a taxa de crescimento em cefalópodes em diferentes localidades devem levar a variação da luz em consideração (FORSYTHE & VAN HEUKELLEN, 1987; MOLTSCHANIWSKYJ, 2004).

A diferença sexual é outro aspecto que deve ser considerado em estudos de crescimento já que para muitas espécies, que apresentam dimorfismo, o crescimento é diferenciado (ARKHIPKIN, 2005). Segundo ARKHIPKIN (2004) os indivíduos imaturos apresentam as mesmas taxas de crescimento e o dimorfismo aparece somente quando os animais começam a maturar. Em espécies nas quais os machos atingem tamanhos de maturação menores que as fêmeas, a transferência do investimento energético do crescimento somático para o crescimento reprodutivo ocorre anteriormente neles (RODHOUSE & HATFIELD, 1992). Além disso, o investimento reprodutivo é menor e ocorre ao longo da vida e não em somente uma fase (FORSYTHE & VAN HEUKELLEN, 1987). Em contraste, as fêmeas completam grande parte ou todo seu crescimento enquanto imaturas, com aumento massivo do ovário ocorrendo imediatamente antes da postura dos ovos (MANGOLD, 1987). Em machos maduros o peso do aparelho reprodutivo raramente excede 5% do peso do corpo. Nas fêmeas o aparelho reprodutivo não ultrapassa 1% do peso do corpo quando imaturas, aumentando dramaticamente até 20-30% do peso corporal (podendo chegar a 50%) dentro de um curto período de tempo antes da desova. Esse tipo de maturação resulta na interrupção do crescimento somático e apesar dessas diferenças na maturação, não há evidências de que os machos vivam mais que as fêmeas (FORSYTHE & VAN HEUKELLEN, 1987).

Estimativas de crescimento em um animal requerem medidas de tamanho (dimensão ou massa) e de idade (absoluta ou relativa), contudo, a quantificação de ambos os parâmetros em cefalópodes são problemáticas (BOYLE & RODHOUSE, 2005). De uma forma geral, três métodos têm sido utilizados para obter estimativas de taxas de crescimento e para inferir a longevidade em lulas, (i) análise de frequência de comprimento (PAULY, 1985; LONGHURST & PAULY, 1987; SUPONGPAN, 1988); (ii) monitoramento do crescimento de indivíduos em confinamento (YANG et al., 1983; 1986; FORSYTHE & HANLON, 1989; HANLON et al., 1989), e (iii) estimativas de idade-crescimento derivadas da análise de estruturas rígidas. Cada método empregado gera diferentes tipos de curvas de crescimento e tem suas limitações. As análises de frequência de comprimento, por exemplo, geram curvas assintóticas, subestimando o crescimento e superestimando o ciclo de vida (MANGOLD, 1983; NESIS, 1983; WORMS, 1983; PAULY, 1985; LONGHURST & PAULY, 1987; CADDY, 1991; ARKHIPKIN & ROA-URETA, 2005). Já os dados de tamanho vs idade e experimentos

de confinamento geralmente se ajustam melhor às curvas linear ou exponencial, sugerindo um crescimento rápido e um período de vida curto, sendo portanto, mais indicadas aos cefalópodes (FORSYTHE & VAN HEUKELEM, 1987; RODHOUSE & HATFIELD, 1990). Contudo, não existe até o momento um consenso sobre como descrever matematicamente o crescimento dos cefalópodes em geral (JACKSON, 2004), já que as taxas de crescimento são variáveis ao longo da vida do organismo.

Análises de frequência de comprimento, como por exemplo, o modelo de von Bertalanffy, apesar de serem usados largamente, têm levado a resultados inconclusivos, já que subestimam as taxas de crescimento através da definição de tamanhos modais pouco realistas e que mascaram o crescimento individual (CADDY, 1991). Segundo LANGE & SISENWIN (1980) esse método se mostra útil em situações em que um ou mais eventos de desova curtos e bem-definidos acontecem na área estudada, contudo não devem ocorrer mudanças na estrutura da população devido à migração, uma situação praticamente irreal (ARKHIPKIN, 1991). No caso de *L. brevis* diversas gerações ocorrem na Armação do Itapocoroy simultaneamente (ZALESKI, 2005), assim a curva que será gerada pelo modelo de Von Bertalanffy, irá conectar valores médios do comprimento modal de gerações nascidas em diferentes épocas, e que experimentaram variadas condições ambientais e de crescimento, dessa forma, não será capaz de demonstrar as taxas de crescimento reais para cada ou qualquer uma das gerações.

O método de determinação do crescimento através de observações diretas em aquário fornece uma boa interpretação das taxas de crescimento individual ou em grupo em diferentes estágios ontogenéticos, bem como a influência de fatores bióticos e abióticos (ARKHIPKIN, 1991). Contudo, o método apresenta desvantagens, como a dificuldade de captura, a necessidade de uma estrutura para sua manutenção, a elevada mortalidade em cativeiro. Apesar das curvas de crescimento geradas a partir de animais cativos nos fornecerem uma boa estimativa do crescimento do animal, ela não representa necessariamente a curva de animais em ambiente natural (ARKHIPKIN, 1991).

A utilização de estruturas rígidas como base para estimar idades e taxas de crescimento tem aumentado consideravelmente nas últimas décadas (RODHOUSE & HATFIELD, 1990; ARKHIPKIN, 1991). No caso dos cefalópodes, grande parte das estruturas rígidas, como o estatólito, o gladius, a mandíbula, as lentes do cristalino, os

anéis quitinosos das ventosas, tem sido utilizada com essa finalidade (ARKHIPKIN, 1991). Dentre essas, o estatólito é a mais amplamente utilizada nos estudos (p.ex *Illex illecebrosus*, *Illex argentinus*, *Todarodes pacificus*, *Sepioteuthis lessoniana*, *Alloteuthis subulata*, *Loligo chinensis*, *Loligo vulgaris*, *Loliolus noctiluca*, *Loligo plei*, *Loligo vulgaris reynaudi*, *Loligo opalescens*, *Lolliguncula brevis*, *Idiosepius pygmaeus*). O método apresenta a desvantagem de ser altamente trabalhoso, o preparo de apenas um estatólito de uma lula adulta para leitura, por exemplo, requer aproximadamente 45 minutos; além disso, a periodicidade de deposição deve ser determinada *a priori* para cada espécie, já que esta pode ser variável (ARKHIPKIN, 1991). BOYLE (1990) e JACKSON (2004) enfatizam a necessidade de realização de um maior número de trabalhos de validação, considerando uma maior variabilidade de tamanhos nas amostras para que a informação disponibilizada pelos incrementos seja suficiente para gerar modelos de crescimento confiáveis.

Os estudos laboratoriais e com a utilização de estruturas rígidas demonstraram resultados consistentes a respeito do crescimento em loliginídeos, evidenciando que ele ocorre de maneira distinta em duas fases no ciclo de vida. Na primeira fase ocorre um crescimento acelerado (FORSYTHE, 1984) e na segunda, que se inicia com início do processo de maturação o crescimento é potencial. Nessa fase a taxa de crescimento apresenta um declínio progressivo permanecendo assim até próximo do fim do ciclo de vida. A duração das fases é espécie-específica (BOYLE, 1987; FORSYTHE, 1984) e varia com a temperatura (VAN HEUKELEN, 1976; FORSYTHE & HANLON, 1988 e 1989), a disponibilidade de alimento (MOLTSCHANIWSKYJ, 2004), o sexo (NATSUKARI et al., 1988), a maturidade sexual (MOLTSCHANIWSKYJ, 1995) e outras variáveis bióticas e abióticas (BOYLE, 1987). Em espécies de talude e oceânicas (lulas da Ordem Oegopsina), por exemplo, o crescimento diminui mais cedo durante a ontogênese do que nos loliginídeos de regiões tropicais e subtropicais nos quais a estabilização ocorre somente próxima ao fim do ciclo de vida (ARKHIPKIN & ROA-URETA, 2005).

ARKHIPKIN & ROA-URETA (2005) testaram três modelos de crescimento (exponencial, Gompertz e Schnute) para 12 espécies de lulas das subordens Myopsida e Oegopsida, incluindo *L. brevis*. O modelo exponencial apresenta taxas de crescimento constantes durante toda a ontogênese e modelos que utilizam as funções de Gompertz e Schnute apresentam variações nestas taxas nas fases de desenvolvimento. A diferença

entre os dois últimos modelos está principalmente no número de parâmetros a serem estimados dentro da equação sendo três para equação de Gompertz e quatro na de Schnute. Os autores concluíram que os modelos de Schnute e Gompertz apresentaram os melhores ajustes para descrever o crescimento em todas as espécies consideradas, com exceção para os casos em que as amostras eram pequenas, nessas situações o modelo exponencial simples teve o melhor ajuste a partir dos dados de idade-comprimento.

Nas últimas décadas, a utilização de marcas de crescimento no estatólito e no gladius tem proporcionado estimativas confiáveis de idade e de crescimento em dias (JEREB et al., 1991; JACKSON, 1994a). A partir desses métodos estudos de crescimento individual e coletivo, análise de coortes e a reconstrução do ciclo de vida têm sido realizadas com sucesso para várias espécies de lula, o que, por sua vez, têm permitido a melhor compreensão dos processos populacionais desses organismos (JACKSON, 1994 a; ARKHIPKIN & PEREZ, 1998). Para *L. brevis* avaliações da estrutura do estatólito para determinação da idade foram realizadas por JACKSON (1994 a) na população ocorrente no Golfo do México e os dados de seu trabalho foram aproveitados por ARKHIPKIN & ROA-URETA (2005) para testar diferentes modelos de crescimento. Já para estrutura do gladius não são conhecidos estudos que a tenham usado para determinar o crescimento na espécie. Contudo, a estrutura já foi utilizada para outras espécies de loliginídeos como, por exemplo, *Sepioteuthis lessoniana* (JACKSON et al, 1993), *Loliolus chinensis*, *L. noctiluca* (JACKSON, 1990; JACKSON & CHOAT, 1992), *Loligo plei* (PEREZ et al., 2006), mostrando-se útil para reconstruir a história do crescimento individual, identificar diferenças entre coortes e comparar condições ecológicas de crescimento (BOYLE & RODHOUSE, 2005).

O presente trabalho utiliza as estruturas rígidas do estatólito e do gladius para identificar dentre os modelos de crescimento exponencial, potencial, Gompertz e Schnute o que melhor explica o crescimento da população de *L. brevis* ocorrente na Armação de Itapocoroy. Determinar a idade dos indivíduos capturados pela pesca de arrasto direcionada ao camarão-sete-barbas e descrever sua estrutura etária. Identificar micro-corte através de diferenças nas datas de nascimento e, por conseguinte, no ritmo de crescimento, nos tamanhos de maturação e na longevidade, em função do sexo e grupos de nascimento. Avaliar a variabilidade sazonal dos padrões recentes de crescimento somático.

## 2. OBJETIVOS

### 2.1 Objetivo Geral

Avaliar a estrutura etária, variações intra-específicas dos padrões de crescimento e de grupos populacionais da lula *Lolliguncula brevis* na Armação de Itapocoroy, a partir do uso das estruturas do gladius e do estatólito.

### 2.2 Objetivos específicos

- Determinar a estrutura etária e as datas de nascimento de indivíduos de *Lolliguncula brevis* capturados pela pesca de arrasto direcionada ao camarão-sete-barbas na Armação de Itapocoroy;
- Verificar padrões intra-específicos de crescimento, idade de maturação e longevidade;
- Avaliar a variação do crescimento dependente do tamanho em função do sexo;
- Ajustar modelos matemáticos gerais que descrevam o crescimento em comprimento (baseado na estrutura do gladius) de machos e fêmeas;
- Ajustar modelos matemáticos que descrevam o crescimento em idade (baseado na estrutura do estatólito) de machos e fêmeas;
- Avaliar a variação sazonal dos padrões recentes de crescimento somático individual.

## 3. MATERIAL E MÉTODOS

### 3.1 Amostragem Biológica

As informações a respeito da obtenção das amostras, métodos de coleta, período de amostragem podem ser encontradas no prefácio. As técnicas aplicadas para preparação, visualização e contagem dos incrementos de crescimento do estatólito e do gladius, a periodicidade de deposição das marcas depositadas nessas estruturas, a consistência na contagem dos incrementos estão descritas no capítulo 1.

Dos indivíduos amostrados foram processados os estatólitos de 198 machos, 158 fêmeas e 107 indivíduos com sexo indeterminado (Tabela I) e os gladii de 114 machos, 110 fêmeas e 29 indivíduos indeterminados (Tabela I).

**Tabela I:** Exemplares de *L. brevis* capturados na Armação do Itapocoroy, com número de estatólitos e *gladii* lidos. Amplitude de CM – Comprimento do Manto mínimo e máximo (mm); Amplitude de PT – Peso total mínimo e máximo (g); n – número de exemplares.

Estatólitos	Fêmeas			Machos			Jovens		
	n	CM	PT	n	CM	PT	n	CM	PT
mar-abr/06	14	22,1-52,19	1,15-10,34	12	22,70-38,00	1,28-2,44	3	24,44-37,00	1,42-2,55
jun-jul/06	15	20,14-55,28	0,90-8,82	32	19,65-42,30	0,85-4,15	13	20,39-35,80	0,80-2,94
ago-set/06	29	27,45-58,36	1,72-10,50	44	18,20-42,38	0,64-3,80	46	15,75-38,09	0,67-3,68
jan-fev/07	26	26,06-50,00	2,06-8,88	17	18,00-33,36	0,71-3,30	6	17,40-27,70	0,71-1,49
mar-abr/07	17	24,00-52,68	1,14-9,60	25	17,10-36,87	0,68-3,86	7	15,62-26,60	0,42-1,71
jun-ago/07	16	31,45-52,62	2,37-7,97	42	25,04-47,64	1,25-5,92	23	16,14-41,92	0,66-4,52
dez/07	18	39,35-61,42	3,98-13,85	17	27,66-50,83	1,38-6,39	7	24,82-49,35	1,35-6,73
fev/08	23	39,08-52,78	4,64-13,12	9	27,45-38,34	2,27-4,18	2	35,08-38,18	3,92-4,09
<b>Total</b>	<b>158</b>			<b>198</b>			<b>107</b>		
<b>Gladii</b>									
mar-abr/06	14	22,1-52,19	1,15-10,34	30	24,70-30,00	1,28-2,44	3	28,48-37,00	1,91-3,15
jun-jul/06	16	26,38-54,47	1,46-9,57	15	19,65-40,67	0,85-3,67	4	20,7-31,5	0,78-1,56
ago-set/06	12	22,92-55,73	1,33-9,00	19	19,82-42,38	0,64-4,26	5	19,58-25,9	0,96-1,88
jan-fev/07	17	30,45-50,00	2,40-9,20	17	18,00-34,12	0,71-3,30	5	16,27-30,37	0,49-2,32
mar-abr/07	16	24,93-52,68	1,25-9,60	14	17,10-32,06	0,68-2,69	4	15,62-28,43	0,42-1,95
jun-ago/07	20	29,36-52,62	1,83-9,71	21	25,85-47,64	1,52-5,92	3	30,62-33,32	2,35-2,48
<b>Total</b>	<b>110</b>			<b>110</b>			<b>26</b>		

### 3.2 Periodicidade de deposição dos incrementos, determinação da idade e retrocálculo das datas de nascimento

A determinação da idade foi feita assumindo-se que os anéis de crescimento do estatólito possuem deposição diária, assim “1 incremento do estatólito = 1 dia”. Essa periodicidade foi verificada nesse estudo (capítulo 1), ainda que somente em um indivíduo, e por JACKSON et al. (1997) para a mesma espécie. Já para o gladius, a periodicidade de deposição dos incrementos foi validada indiretamente através do estatólito, como realizado por BIZIKOV (1991), PEREZ et al. (1996) e SCHROEDER (2009). Os incrementos depositados nos estatólitos foram comparados com contagens parciais de incrementos dos seus respectivos gladii, onde uma relação linear ajustada entre as variáveis apresentou declividade próxima ou igual a 1 (maiores detalhes ver capítulo 1).

Para a determinação da idade, cada anel de crescimento do estatólito foi contabilizado, desde o anel de eclosão até o último anel legível na borda da microestrutura. O número de incrementos foi, então, retro-calculado a partir da data de morte (ou captura). Utilizando a data de nascimento, os exemplares foram agrupados

por estações do ano, assim, indivíduos nascidos entre 1 de janeiro e 31 de março pertenceriam a coorte de verão e assim sucessivamente para o outono, inverno e primavera. A estrutura do gladius não permite a determinação da idade, visto que não é possível realizar a leitura de todos os incrementos de crescimento. As análises comparando as estações consideraram os dados dos anos dos animais capturados em 2006 e 2007 e foram agrupadas em outono-inverno e primavera-verão. Os dados foram assim agrupados devido ao pequeno número de indivíduos amostrados por estação por ano de amostragem. Segundo ARKHIPKIN & ROA-URETA (2005) para que tenhamos um bom ajuste estatístico de uma série de dados de comprimento por idade são necessários em torno de 150 pontos, os quais devem incluir uma grande amplitude de tamanhos.

### 3.3 Reconstrução do crescimento individual

A reconstrução do crescimento individual foi realizada utilizando-se a estrutura do gladius através da medição direta do espaçamento entre marcas consecutivas de incremento de crescimento (*Ginc*). As marcas foram visualizadas em microscópio estereoscópico, em aumentos entre 20 e 40x e mensuradas através de ocular milimetrada, iniciando-se pela borda anterior do gladius.

Essas séries foram submetidas a um filtro "passa-baixo" (Ver capítulo 1; item 2.5) para suavizar grandes discrepâncias entre incrementos consecutivos que normalmente são produzidas por erros de interpretação de marcas de crescimento no *gladius*. Cada incremento de crescimento filtrado representou o crescimento absoluto individual durante um dia. Após obter as séries de incrementos de crescimento filtrados o comprimento do gladius foi retro-calculado, para tanto, o primeiro incremento filtrado foi reduzido do valor inicial do CG e assim, sucessivamente até o último incremento medido. O comprimento do gladius retrocalculado foi denominado CG' e representa o crescimento dependente do tamanho do gladius (SCHROEDER, 2009).

Posteriormente foi construída uma trajetória do crescimento dependente do tamanho para machos e fêmeas de *L. brevis*. Separadamente essas foram também construídas para as estações agrupadas em primavera-verão e outono-inverno (foram agrupados dados dos dois anos amostrados). A variável independente em todos os casos foi o comprimento do gladius retro-calculado (CG') e a variável dependente, a média dos valores dos incrementos do gladius para intervalos de 1 mm de CG'.

Para agrupar os CG' em intervalos de 1 mm os valores foram arredondados e truncados no milímetro mais próximo, através da ferramenta truncar do Excel. As trajetórias de machos e fêmeas e entre as estações (primavera-verão; outono-inverno) foram comparadas através de uma análise de covariância (ANCOVA). No primeiro caso, as trajetórias utilizaram o **sexo** como fator e, posteriormente o fator foi **estação**, realizado para os sexos independentemente. A covariante foi CG. As ANCOVA's foram precedidas de um teste de homogeneidade de declividades.

### 3.4 Análise do crescimento recente dependente do tamanho

A análise do crescimento recente foi realizada considerando os últimos 15 incrementos depositados nos gladii (GINC') de lulas maduras (estágios III e IV). Foram realizadas ANCOVA's precedidas por um teste de homogeneidade de declividades, para comparar o crescimento recente entre machos e fêmeas e entre as estações (primavera-verão; outono-inverno). A covariante foi CG retrocalculado para os últimos 15 dias anteriores a morte e os fatores foram **sexo** e **estação**, respectivamente.

### 3.5 Ajuste de modelos de crescimento

A determinação do crescimento de *L. brevis* a partir dos incrementos dos estatólitos e dos gladii depende do ajuste de modelos matemáticos aos dados de comprimento do manto e idade (dias) no caso do estatólito, e do comprimento do gladius e espessura do incremento para os gladii. Em ambos os casos os modelos testados foram o exponencial, o potencial, o de Gompertz e o Schnute, separadamente para machos e fêmeas. No caso do gladius, como a estrutura não permite a determinação da idade, algumas transformações prévias foram necessárias para permitir a realização dos ajustes utilizando os incrementos lidos. Os incrementos medidos diretamente no gladius foram primeiramente filtrados (GInc') (para maiores detalhes ver capítulo 1) e esta foi considerada a variação diária do comprimento do gladius em um período anterior a morte. Posteriormente, foram calculadas as taxas relativas de crescimento do gladius ( $G_i$ ) em relação ao comprimento do gladius retrocalculado (CG').

$$G_i = \frac{GInc'_i}{CG'_i} \quad (\text{eq. 1})$$

O  $G_i$  foi utilizado como função do comprimento do gladius e ajustou-se na forma derivada nos modelos matemáticos, resultando em curvas de crescimento dependentes

do tamanho. As fórmulas dos modelos ajustados para os estatólitos e para os gladii estão representadas abaixo:

### 3.5.1 Estatólito

$$\text{Exponencial: } CM(a) = CM_0(e^{g_1 \cdot a}) \quad (\text{eq. 2})$$

$$\text{Potencial: } CM(a) = CM_0 a^{g_1} \quad (\text{eq. 3})$$

No modelo exponencial, a variação do comprimento em função da idade [CM(a)] é representada pelo parâmetro  $CM_0$ , indica o comprimento inicial, multiplicado pela constante “e” elevada a uma potência composta pela: (i) segunda constante do modelo,  $g_1$ , que indica a taxa instantânea de crescimento e, (ii) idade do animal em dias (“a”). Já no modelo potencial, o parâmetro  $CM_0$  multiplica a idade “a” elevada ao parâmetro  $g_1$ .

Para o modelo de Gompertz foi introduzido mais um parâmetro,  $m_\infty$ , pois, o modelo de Gompertz é assintótico,  $m_0$  é o menor comprimento na série de dados que será ajustada. A equação de Gompertz está representada abaixo:

$$CM(a) = m_\infty e^{-\gamma \exp(-g_1 \cdot a)} \quad (\text{eq. 4})$$

$$\text{Onde, } \gamma = \frac{\ln m_2 - \ln m_1}{1 - e^{-g_1 \cdot a_2}} \quad (\text{eq. 5})$$

No modelo de Schnute, quatro parâmetros devem ser estimados, (i)  $m_1$  e  $m_2$  são os tamanhos estimados para as idades mínimas e máximas respectivamente; (ii)  $g_1$  é a taxa de crescimento numa unidade de tempo e, (iii)  $g_2$  é um valor adimensional que representa a taxa de aceleração do crescimento. Os valores de  $a_1$  e  $a_2$  são as idades mínimas e máximas, respectivamente, esses valores são conhecidos e fixados no modelo. O parâmetro  $\mu$  representa o comprimento no ponto de inflexão da curva. Assim, o modelo de Schnute é representado pela formula:

$$CM(a) = (m_1^{g_2} + \left(\frac{\mu^{g_2}}{(1-g_2)} - m_1^{g_2}\right) (1 - e^{-g_1(a-a_1)})^{1/g_2}) \quad (\text{eq. 7})$$

$$\text{e, } \mu = m_0 e^{\gamma - 1} = m_\infty e^{-1} \quad (\text{eq. 6})$$

### 3.5.2 Gladius

As equações ajustadas para o gladius foram derivadas das equações elaboradas para os estatólitos e foram obtidas em SCHROEDER (2009):

$$\text{Exponencial: } G(t) = b \quad (\text{eq. 8})$$

$$\text{Potencial: } G(t) = \frac{b}{\left(\frac{CG}{a} - \log b\right)} \quad (\text{eq. 9})$$

$$\text{Gompertz: } G(t) = -g1 \ln\left(\frac{CG}{CG_{\infty}}\right) \quad (\text{eq. 10})$$

$$\text{Schnute: } G(t) = \frac{g1}{CG^{g2} (1-g2)} \left(\mu^{g1-CG1^{g2}} (1-g2)\right)^2 (CG^{g2}-CG1^{g2}) \quad (\text{eq. 11})$$

Onde as variáveis são, comprimento do gladius (CG), idade em dias (t) e os demais símbolos correspondem aos parâmetros dos modelos (segundo ARHIPKIN & ROA-URETA, 2005).

Os ajustes para estimar os parâmetros nas curvas de crescimento nos quatro modelos, tanto para o estatólito como para o gladius foram realizados por iteração através do método dos mínimos quadrados e do logaritmo da verossimilhança máxima (HADDON, 2001; SCHWARZ, 2009; SCHROEDER, 2009), utilizando a ferramenta *solver* do programa Excel (Microsoft Corporation, Redmond, WA).

A escolha do melhor modelo foi feita utilizando-se o Critério de Informação de Akaike (AIC) (ARKHIPKIN & ROA-URETA, 2005).

$$AIC = 2.LL + 2.P \quad (\text{eq. 12}),$$

Onde, LL é a verossimilhança máxima e P o número de parâmetros do modelo. O modelo que apresentar o menor AIC é o que melhor descreve a variabilidade dos dados.

Computando os pesos de Akaike (ARKHIPKIN & ROA-URETA, 2005), determinamos o melhor modelo, que podem ser obtidos através da fórmula:

$$AIC_w(M_i|X, \{M_j\}) = \frac{e^{-\frac{1}{2}(AIC_j - AIC_{min})}}{\sum_i^j e^{-\frac{1}{2}(AIC_j - AIC_{min})}} \quad (\text{eq. 13})$$

Sendo,  $\{M_j\}$  os modelos candidatos e o  $AIC_{min}$  é o menor  $AIC$  dentre os modelos comparados. Os pesos de Akaike são interpretados como o peso de evidência a favor do melhor modelo dentre os comparados (AICW), os valores do peso de Akaike variam entre 0 e 1, sendo que 1 representa o melhor ajuste possível (ARKHIPKIN & ROA-URETA, 2005).

Depois de identificado o melhor modelo para representar o crescimento de *L. brevis*, as curvas de crescimento foram reconstruídas separadamente para as estações de primavera-verão e outono-inverno dos anos de 2006 e 2007, para os sexos em separado.

### 3.6 Modelos de Maturação

A proporção de indivíduos aptos à reprodução pode ser determinada em uma categoria de tamanhos, como utilizado convencionalmente, ou através das idades determinadas pelo estatólito. Os indivíduos menores ou os mais jovens são sexualmente imaturos, enquanto os mais velhos e com maiores tamanhos estariam todos aptos a se reproduzirem. Considerando que a proporção de indivíduos maduros aumenta com o tamanho do indivíduo (CM) e/ou com a idade pode-se realizar estimativas de como a maturação ocorre em *L. brevis*. O modelo logístico utilizado para descrever esta relação foi aplicado para os sexos separadamente e esta representado abaixo:

$$S(CM) = \frac{1}{1 + e^{(S_1 - S_2)CM}} \quad (\text{eq. 14})$$

$$S(a) = \frac{1}{1 + e^{(S_1 - S_2)a}} \quad (\text{eq. 15})$$

Sendo, “*a*” a idade (dias), *CM* é o comprimento do manto (mm),  $s_1$  e  $s_2$  os parâmetros que devem ser estimados no modelo. Para esta parte do estudo foram considerados indivíduos maduros fêmeas e machos em estágios de maturação III e IV. Os demais indivíduos, inclusive aqueles que não tiveram o sexo determinado foram

considerados imaturos. O ponto de inflexão da curva,  $\mu$  (representa o comprimento do manto ou a idade onde há 50% de chance do indivíduo estar maturo) foi determinado pela equação:

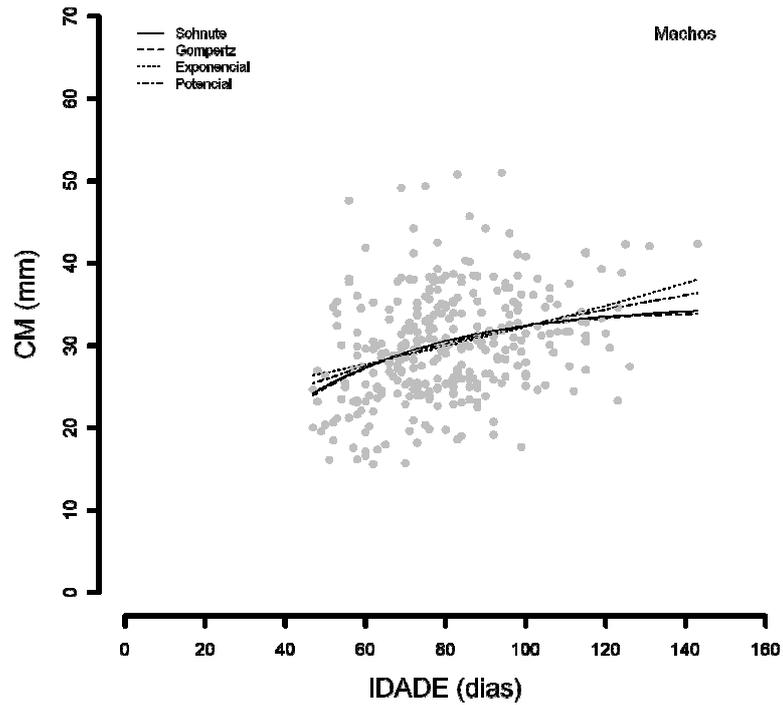
$$\mu_{0,5}; \alpha_{0,5} = \frac{s_1}{s_2} \quad (\text{eq. 16})$$

## 4. RESULTADOS

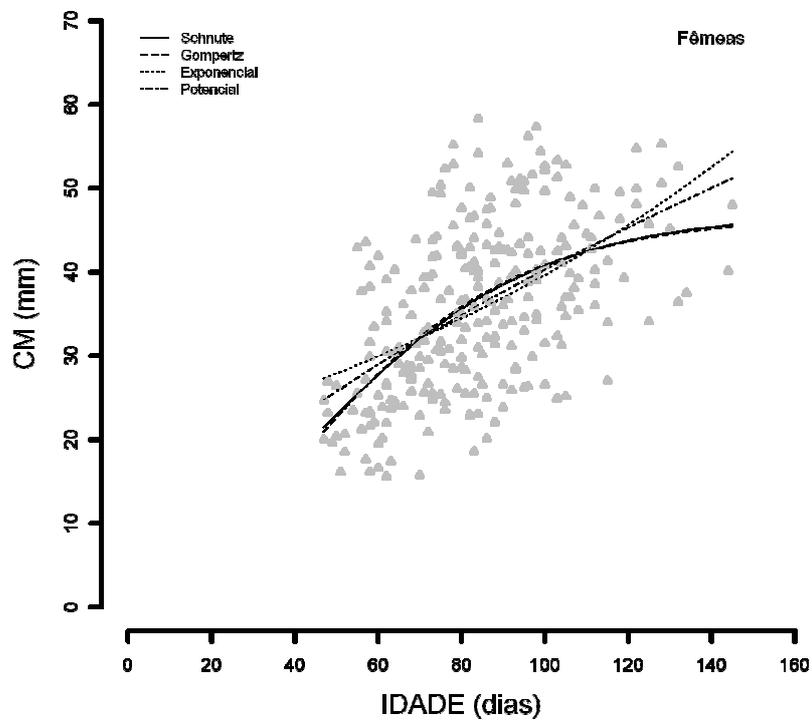
### 4.1 Ajuste dos modelos de crescimento

Dados de idade e comprimento dos 463 estatólitos (198 ♂, 158 ♀ e 107 indeterminados) de *L. brevis* variaram de 46 a 145 dias de idade para comprimentos do manto entre 15 e 62 mm. Os modelos de crescimento (potencial, exponencial, Gompertz e Schnute) ajustados para a dispersão dos dados de idade e comprimento (CM) tiveram ajustes similares para os machos (Figura 1), já para as fêmeas (Figura 2) os modelos de Schnute e Gompertz se distribuíram melhor em relação à dispersão dos dados sugerindo uma redução do crescimento na fase final da vida.

O critério usado para a escolha de modelos foi que aquele que apresentasse o maior peso de Akaike (AICW) deveria ser favorecido, assim o modelo de Schnute foi considerado superior em relação aos demais para explicar o crescimento em ambos os sexos (Tabela II). O ajuste do modelo caracteriza-se por apresentar uma curva assintótica (em forma de S), o que não foi observado nesse estudo, devido a ausência de indivíduos com idades e tamanhos iniciais da ontogênese.



**Figura 1:** Ajustes dos modelos Potencial, Exponencial, Gompertz e Schnute para estatólitos de machos de *L. brevis* capturados na Armação de Itapocoroy



**Figura 2:** Ajustes dos modelos Potencial, Exponencial, Gompertz e Schnute para estatólitos de fêmeas de *L. brevis* capturados na Armação de Itapocoroy.

**Tabela II:** Identificação dos modelos que melhor descrevem o crescimento de *L. brevis* capturadas na Armação do Itapocoroy, baseados nos incrementos do estatólito. Os ajustes foram feitos por verossimilhança máxima e mínimos quadrados. Valores entre parênteses revelam o número de parâmetros para cada modelo. AIC – Critério de informação de Akaike; AICw – Peso de Akaike; Resíduo (CMobservado – CMestimado)<sup>2</sup>; r<sup>2</sup> - Coeficiente de determinação. Valores sublinhados indicam o modelo escolhido, baseados na soma da verossimilhança e no AICw.

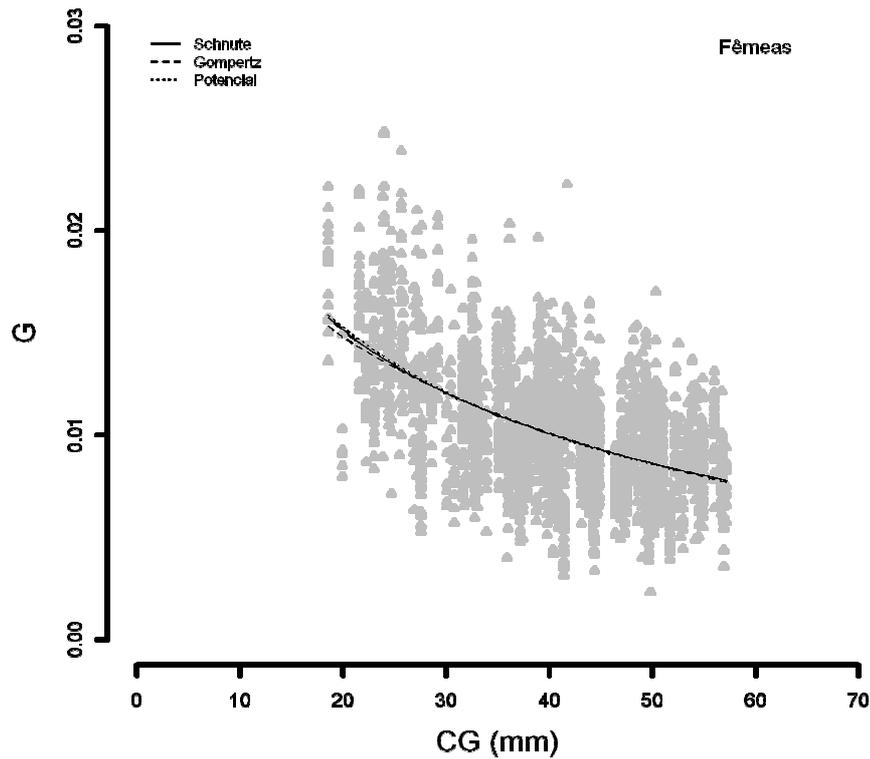
Fêmeas	AIC	Log da Soma Verossimilhança máxima	AICw	r <sup>2</sup>
<b>Potencial (2)</b>	-20,92	950,29	0,135	0,95
<b>Exponencial (2)</b>	-20,99	955,38	0,140	0,95
<b>Gompertz (3)</b>	-22,05	946,77	0,238	0,95
<b>Schnute (4)</b>	-23,39	<u>928,84</u>	<u>0,475</u>	0,95
<b>Machos</b>				
<b>Potencial (2)</b>	-20,06	1035,05	0,133	0,96
<b>Exponencial (2)</b>	-20,07	1036,10	0,134	0,96
<b>Gompertz (3)</b>	-21,24	1034,59	0,241	0,96
<b>Schnute (4)</b>	-22,69	<u>1034,58</u>	<u>0,491</u>	0,96

O comprimento assintótico estimado pelo modelo de Schnute esteve próximo aos 24 mm CM para fêmeas e 3,22 mm para os machos. As estimativas para o comprimento (CM) no ponto de inflexão ( $\mu$ ), o comprimento assintótico ( $m_2$ ) e a aceleração do crescimento ( $g_1$ ) são encontradas na Tabela III.

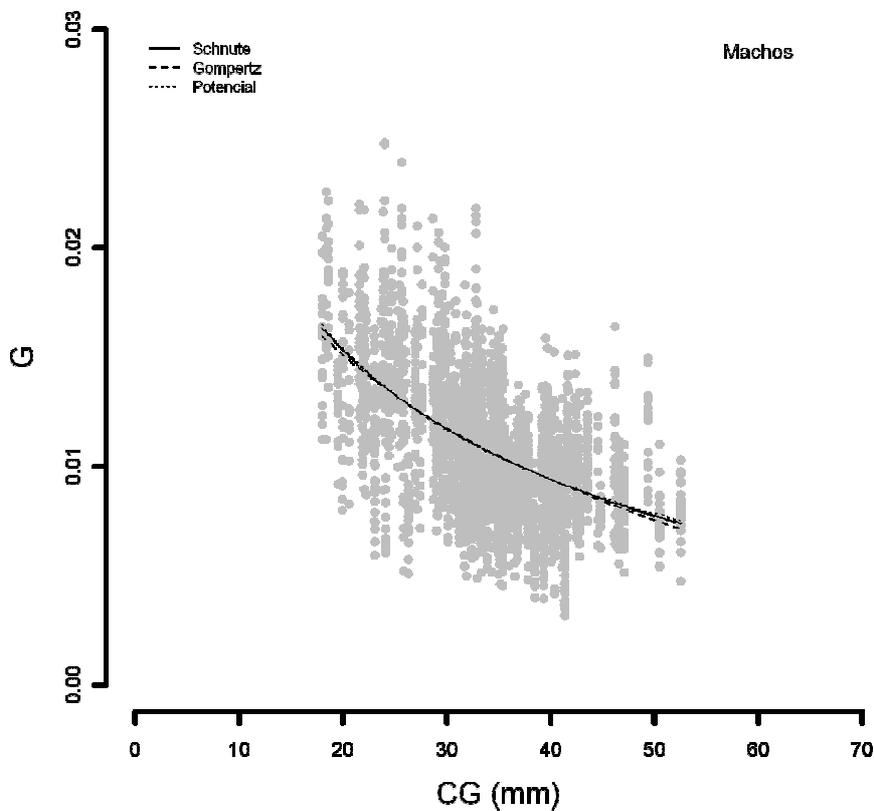
**Tabela III:** Estimativas dos parâmetros para o modelo de Schnute.  $g_2$  - parâmetros de curvatura;  $g_1$  - Taxa de crescimento;  $\mu$  - Comprimento no ponto de inflexão do modelo em milímetros;  $m_1$  - comprimento para idade mínima;  $a^*$ - idade estimada no ponto de inflexão.

Sexo	Idade	$m_1$	$g_1$	$g_2$	$\mu$	$a^*$
<b>Fêmeas</b>	47-145	21,47	0,044	-1,09	23,17	51
<b>Machos</b>	47-143	24,23	0,026	0,8768	3,22	4

Para a estrutura do gladius o modelo de Schnute também se mostrou mais adequado para descrever o crescimento em ambos os sexos (Figuras 3 e 4). Os valores do critério de informação de Akaike, da verossimilhança, os resíduos, o r<sup>2</sup> e o peso de Akaike (AICw) são apresentados na Tabela IV. O modelo exponencial foi desconsiderado, visto que  $g$  é a única constante do modelo, gerando uma reta, que sugere uma taxa de crescimento constante.



**Figura 3:** Ajustes dos modelos Potencial, Exponencial, Gompertz e Schnute para gladius de fêmeas de *L. brevis* capturados na Armação de Itapocoroy, nos anos de 2006 e 2007 (CG= comprimento do gladius; G= espessura do incremento do gladius).



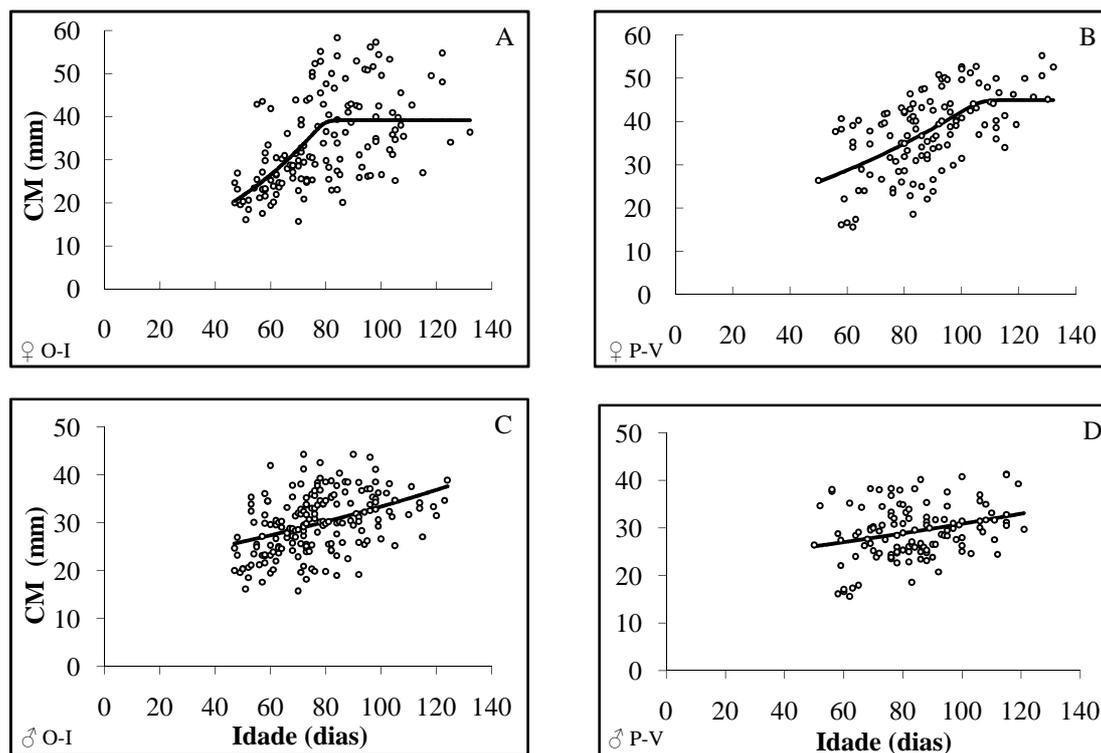
**Figura 4:** Ajustes dos modelos Potencial, Exponencial, Gompertz e Schnute para gladius de machos de *L. brevis* capturados na Armação de Itapocoroy, nos anos de 2006 e 2007 (CG= comprimento do gladius; G= espessura do incremento do gladius).

**Tabela IV:** Identificação do modelo que melhor descreve o crescimento de *L. brevis* capturadas na Armação do Itapocoroy baseado nos incrementos dos *gladii*. Os ajustes foram feitos por verossimilhança máxima e mínimos quadrados. Valores entre parênteses revelam o número de parâmetros para cada modelo. AIC – Critério de informação de Akaike; AICw – Peso de Akaike; Resíduo (CMobservado – CMestimado)<sup>2</sup>; r<sup>2</sup> - Coeficiente de determinação. Valores sublinhados indicam o modelo escolhido.

Fêmeas	Soma			
	AIC	Verossimilhança máxima	AICw	r <sup>2</sup>
<b>Potencial (2)</b>	6,80	13844,00	0,27	0,95
<b>Gompertz (3)</b>	6,78	13881,60	0,15	0,95
<b>Schnute (4)</b>	4,18	13892,31	<u>0,55</u>	0,95
<b>Machos</b>				
<b>Potencial (2)</b>	6,49	13844,00	0,15	0,95
<b>Gompertz (3)</b>	6,48	13836,7	0,15	0,95
<b>Schnute (4)</b>	3,87	<u>13846,5</u>	<u>0,55</u>	0,95

O modelo utilizado para representar o crescimento durante as estações foi o de Schnute, tanto para a estrutura do estatólito como para gladius, já que para os dados totais foi este o modelo que melhor se ajustou, para ambos os sexos. As curvas refletiram predominantemente a fase exponencial de crescimento e demonstraram uma tendência à estabilização. Essa tendência foi observada especialmente nas fêmeas, utilizando os dados do estatólito (Figuras 5A, 5B). No outono-inverno (Figura 5A) a estabilização do crescimento ocorre em tamanhos e idades menores que na primavera-verão (Figura 5B) (Outono e inverno: idade 80 dias; CM 40 mm; Primavera e Verão: idade 110 dias; CM 43 mm).

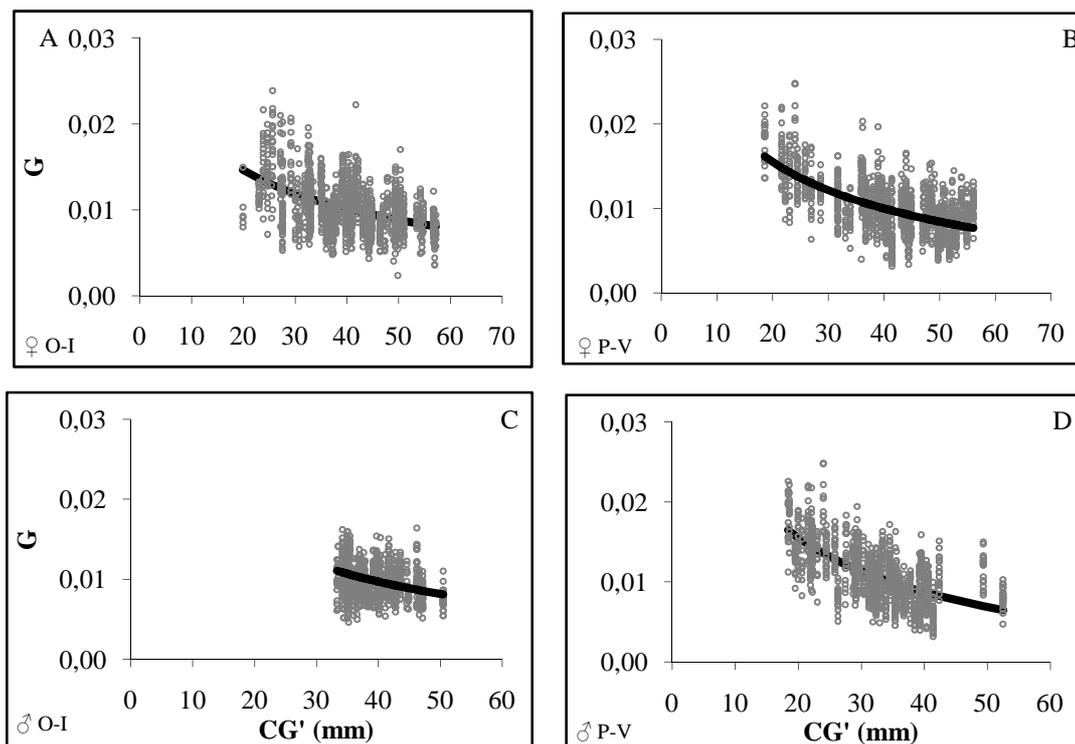
Já para os machos, os dados não demonstraram uma estabilização no crescimento e o ajuste evidenciou somente o crescimento do tipo exponencial para o período de vida amostrado nos dados agrupados por estações, utilizando a estrutura do estatólito (Figuras 5C e 5D). A interpretação dos valores obtidos pelo ajuste, contudo deve ser avaliada com cuidado, por exemplo, o valor de  $\mu$  (o ponto de inflexão da curva) gerado na primavera-verão foi de 140 mm, o que é biologicamente impossível, já que o comprimento máximo do manto nos machos não ultrapassa 60 mm (Tabela V). No caso dos ajustes realizados para a estrutura do gladius, há uma tendência à estabilização do crescimento a partir dos 40 mm de CG (Figura 6B e 6C). Os valores dos parâmetros obtidos para os ajustes nas estações para o estatólito são apresentados na tabela V e para o gladius na tabela VI.



**Figura 5:** Ajuste do modelo de crescimento de Schnute baseados nos incrementos do estatólito para *L. brevis* capturados na Armação de Itapocoroy. A) Fêmeas; outono/inverno; B) Fêmeas; primavera/verão; C) Machos; outono/ inverno; D) Machos; primavera/verão dos anos de 2006 e 2007.

**Tabela V:** Estimativas dos parâmetros para o modelo de Schnute baseados nos incrementos do estatólito para fêmeas e machos nascidos no outono-inverno e na primavera-verão dos anos de 2006 e 2007.  $g2$  - parâmetros de curvatura;  $g1$  - Taxa de crescimento;  $\mu$  - Comprimento no ponto de inflexão do modelo em milímetros;  $m1$  - comprimento para idade mínima.

	Idade	$m1$	$g1$	$g2$	$\mu$
<b>Fêmeas</b>					
<b>Outono-Inverno</b>	50-132	20,43	0,74	-37,20	35,56
<b>Primavera-Verão</b>	50-132	26,09	0,50	-51,80	41,67
<b>Machos</b>					
<b>Outono-Inverno</b>	47-124	21,77	0,04	0,83	4,06
<b>Primavera-Verão</b>	50-121	26,08	0,02	-5,98	140,68



**Figura 6:** Ajuste do modelo de crescimento de Schnute baseados nos incrementos do gladius para *L. brevis* capturados na Armação de Itapocoroy. A) Fêmeas; outono/inverno; B) Fêmeas; primavera/verão; C) Machos; outono/inverno; D) Machos; primavera/verão dos anos de 2006 e 2007.

**Tabela VI:** Estimativas dos parâmetros do modelo de Schnute baseados nos incrementos dos *gladii* de fêmeas e machos de *L. brevis* nas estações de primavera-verão e outono-inverno dos anos de 2006 e 2007.

sexo	Período	$CG_1$	$g_1$	$g_2$	$\mu$
♀	Primavera-Verão	14,9984	0,0205	0,2707	30,0029
	Outono-Inverno	14,9996	0,0174	0,2407	40,0006
♂	Primavera-Verão	9,0002	0,0269	0,3515	26,9999
	Outono-Inverno	8,9999	0,0234	0,2767	27,0001

#### 4.2 Crescimento dependente do tamanho

A reconstrução do crescimento dependente do tamanho foi realizada para machos e fêmeas independentemente, já que o teste de homogeneidade de declividades indicou diferença nas declividades entre os sexos (Tabela VII).

**Tabela VII:** Teste de homogeneidade das declividades comparando as trajetórias de crescimento dependente do tamanho em machos e fêmeas de *L. brevis* capturados na Armação de Itapocoroy. GInc', variável dependente; CG, covariante; Sexo, fator de agrupamento; gl, graus de liberdade; MS, média dos quadrados; F, valores de F e os valores de p.

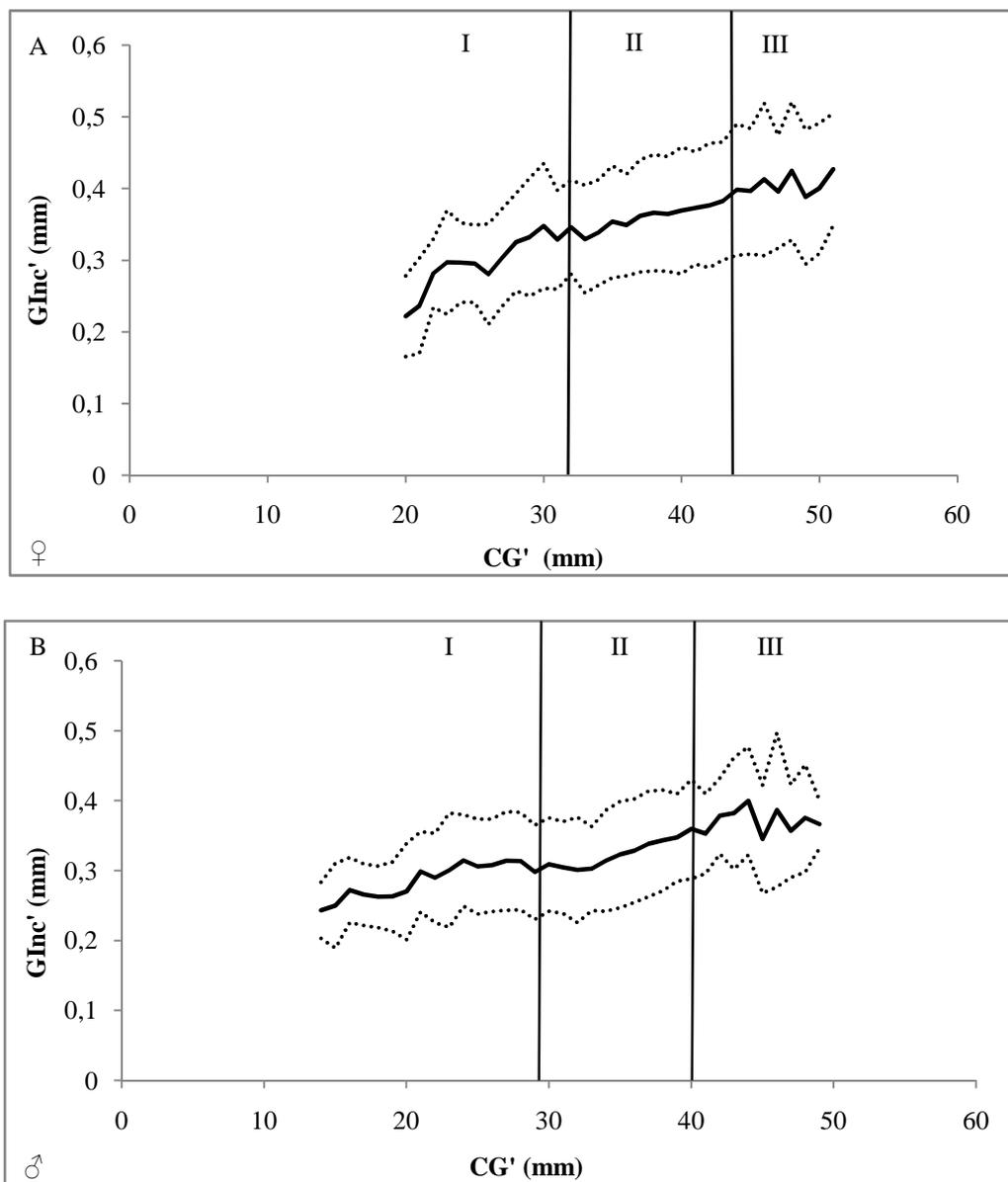
Fontes	gl	MS	F	p
Sexo*CG	1	0,12	19,39	<0,001

A média dos incrementos de crescimento permitiu reconhecer três fases de crescimento distintas para fêmeas de *L. brevis* (Figuras 7 A). A fase I compreendida desde o menor CG avaliado até 31 mm apresentou uma maior taxa de aceleração do crescimento em relação à fase II. Na fase II, de 31 a 45 mm, as fêmeas continuam crescendo, contudo, com uma inclinação inferior. Por fim, na fase III, observa-se uma tendência à estabilização, ainda com grande variabilidade na reta, devido possivelmente às diferenças nas taxas de crescimento dos indivíduos em comprimentos maiores.

Para os machos, observa-se um aumento na inclinação da reta da fase I (até 29 mm de CG) para II (entre 29 e 40 mm de CG), contudo, não ocorreu variação significativa entre as taxas de crescimento entre as fases I e II ou entre II e III (após 40 mm de CG) (Tabela VIII e Figura 7B).

**Tabela VIII:** Teste de homogeneidade das declividades entre as diferentes fases identificadas na trajetória média de crescimento dependente do tamanho. As fases comparadas foram I-II e II-III. GINC', variável dependente; CG, covariante; FASE, fator de agrupamento; gl, graus de liberdade; MS, média dos quadrados; valores de F e valores p. Os intervalos considerados na fase I incluíram comprimentos de *gladius* com até 31 mm; Fase II entre 31 e 45 mm e fase III, acima de 45 mm para as fêmeas. Já para os machos o intervalo I foi até 29 mm de CG, Fase II de 29 a 40 mm e Fase III acima de 40 mm.

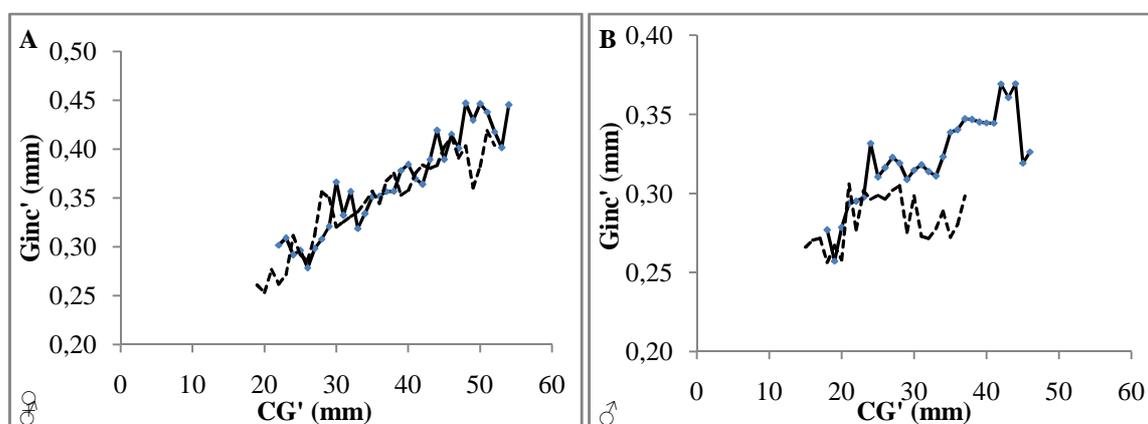
Fontes		gl	MS	F	p
<b>Homogeneidade das declividades</b>					
<i>Fêmeas</i>					
PERÍODO*CG'	Fase I-II	1	0,036	6,06	0,01
	Fase II-III	1	0,047	6,92	0,01
<i>Machos</i>					
PERÍODO*CG'	Fase I-II	1	0,016	3,37	0,07
	Fase II-III	1	0,017	3,43	0,06



**Figura 7:** Trajetória média de crescimento dependente do tamanho reconstruída para fêmeas (A) e machos (B) de *L. brevis* capturadas na Armação do Itapocoroy (Penha, SC), a partir da média dos incrementos de crescimento medidos sobre o gladius (linha cheia), as linhas pontilhadas indicam o desvio padrão. I, II, III indicam fases de crescimento identificadas.

As trajetórias de crescimento foram comparadas para machos e fêmeas entre as estações do ano. As fêmeas apresentam trajetórias de crescimento semelhantes (Tabela IX) nos dois agrupamentos de estações. Inicialmente ocorreu um aumento na aceleração do crescimento até aproximadamente 30 mm de CG. Dos 30 aos 47 mm ocorreu uma redução e a partir daí parece haver uma tendência a estabilização, mas ainda com bastante variação (Figura 8A). Já para os machos, até aproximadamente 22 mm de CG o

crescimento se mostra acelerado nos dois agrupamentos de estações, contudo no agrupamento de primavera-verão os machos apresentam uma redução da aceleração a partir desse comprimento até aproximadamente 30 mm de CG e a partir daí há uma tendência a estabilização. No caso do agrupamento de outono-inverno os indivíduos atingem maiores tamanhos e se mantém crescendo até aproximadamente 40 mm de CG (Figura 8B). Somente a partir daí parece haver uma tendência de estabilização, com grande variabilidade no tamanho, resultado provavelmente do pequeno número de indivíduos amostrados com esses comprimentos. Há uma tendência de menor crescimento dos machos durante a primavera-verão (Tabela IX).



**Figura 8:** Comparação das trajetórias médias de crescimento dependente do tamanho nas estações da primavera-verão (linhas pontilhadas) e outono-inverno (linha cheia) dos anos de 2006 e 2007 fêmeas (A) e machos (B) de *L. brevis* capturados na Armação de Itapocoroy (Penha, SC).

**Tabela IX:** Teste de homogeneidade das declividades comparando o crescimento dependente do tamanho entre as estações outono-inverno e primavera-verão para fêmeas e machos de *L. brevis* capturadas na Armação de Itapocoroy. GInc', variável dependente; CG, covariante; Estação, fator de agrupamento; df, graus de liberdade; MS, média dos quadrados; F, valores de F e os valores de p.

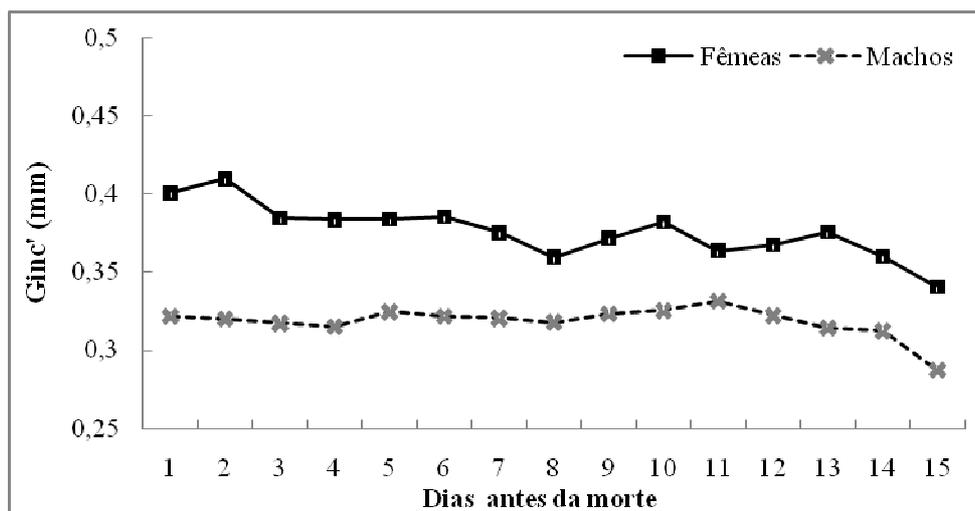
Homogeneidade das declividades					
Fontes	Sexo	gl	MS	F	P
Estação*CG	♀	1	0,053	8,37	0,004
	♂	1	0,023	4,99	0,025

### 4.3 Análise do crescimento recente

Essa análise verificou a condição de crescimento de indivíduos nos últimos dias de vida, para tanto foram realizadas ANCOVA's (análises de covariância) utilizando os últimos 15 incrementos depositados no gladius (GInc') como variável dependente e o comprimento do gladius retro-calculado para 15 dias antes da morte como covariante e o SEXO foi utilizado como fator de agrupamento. A ANCOVA foi precedida por um teste de homogeneidade das declividades (Tabela X). As ANCOVA's indicaram que não houve efeito do sexo sobre o crescimento recente de *L. brevis* (Figura 9), assim as análises posteriores foram realizadas com os sexos agrupados.

**Tabela X** Análise entre sexos do crescimento recente dependente do tamanho de *L. brevis* capturadas na Armação de Itapocoroy. A ANCOVA testou a diferença entre os sexos para GInc', "Entre os sujeitos" e "Dentro dos sujeitos". O fator foi, Sexo, GInc' medidas repetidas em cada gladius. Dias (de 1 a 15) período no qual GInc' foi medido repetidamente; CG' (comprimento do gladius retrocalculado para 15 dias) foi a covariante.

Fontes	gl	MS	F	p
<b>Homogeneidade das declividades</b>				
<i>Entre os sujeitos</i>				
SEXO*CG'	1	0,001	0,02	0,88
<i>Dentro dos sujeitos</i>				
DIAS*SEXO*CG'	14	0,004	1,49	0,11
<b>ANCOVA</b>				
<i>Entre os sujeitos</i>				
SEXO	1	0,03	0,41	0,52
CG'	1	0,006	0,091	0,76
<i>Dentro dos sujeitos</i>				
DIAS	14	0,002	0,94	0,51
DIAS*SEXO	14	0,004	1,35	0,17
DIAS*CG'	14	0,003	0,98	0,47



**Figura 9:** Trajetórias médias de crescimento recente dependente do tamanho para fêmeas (n=35) e machos (n=65) maturos de *L. brevis* capturados na Armação de Itapocoroy entre março de 2006 e fevereiro de 2008. Valores do teste de homogeneidade de declividades na Tabela IX.

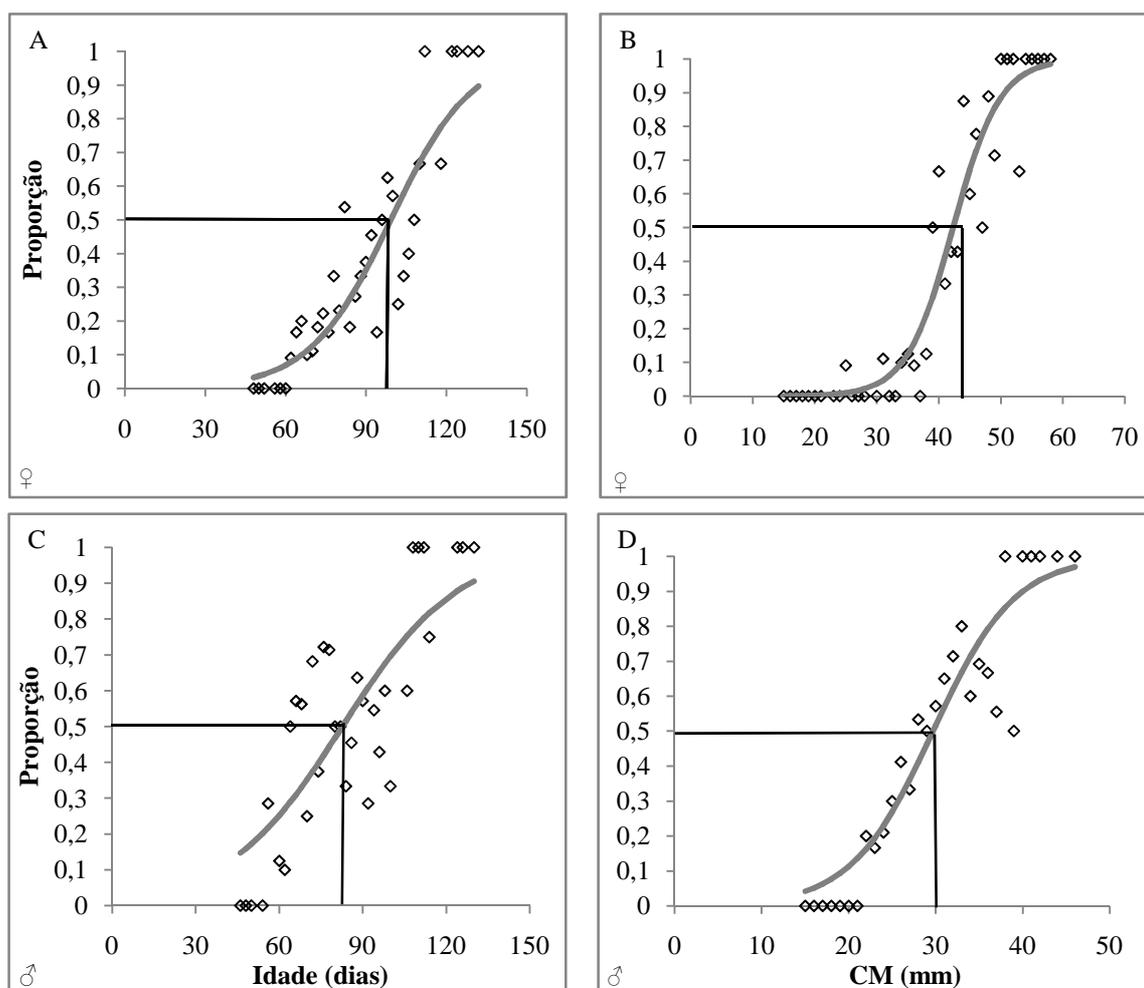
Posteriormente foram comparadas as trajetórias médias de crescimento recente entre as estações primavera-verão e outono-inverno para os sexos agrupados. O crescimento recente dependente do tamanho não varia para machos e fêmeas (Tabela X) e nem para os agrupamentos de estações aqui estabelecidos (Tabela XI).

**Tabela XI:** Análise entre estações do crescimento recente dependente do tamanho de *L. brevis* capturadas na Armação de Itapocoroy. A ANCOVA testou a diferença entre os sexos para GInc', "Entre as estações" e "Dentro das estações". O fator foi, Sexo, GInc' medidas repetidas em cada gladius. Dias (de 1 a 15) período no qual GInc' foi medido repetidamente; CG' (comprimento do manto retrocalculado para 15 dias) foi a covariante.

Fontes	gl	MS	F	p
<b>Homogeneidade das declividades</b>				
<i>Entre os sujeitos</i>				
ESTAÇÃO*CG'	1	0,10	1,45	0,23
<i>Dentro dos sujeitos</i>				
DIAS*ESTAÇÃO*CG'	14	0,00	1,20	0,27
<b>ANCOVA</b>				
<i>Entre os sujeitos</i>				
ESTAÇÃO	1	0,11	1,65	0,20
CG'	1	0,53	7,70	0,01
<i>Dentro dos sujeitos</i>				
DIAS	14	0,00	0,50	0,94
DIAS*ESTAÇÃO	14	0,00	1,17	0,29
DIAS *CG'	14	0,00	0,750	0,73

#### 4.4 Ajuste da maturação

O comprimento e a idade de maturação para os machos foram de 30 mm de CM e 83 dias respectivamente (Figuras 10 C e D), já para as fêmeas foram de 42 mm de CM e 94 dias (Figuras 10 A e B). Os parâmetros da curva logística, as estimativas de idade e comprimento de maturação são mostrados na Tabela XII.



**Figura 10:** Proporção de indivíduos maduros de *L. brevis* capturadas na Armação de Itapocoroy no período de março de 2006 a fevereiro de 2008. A) Fêmeas, sendo a maturação média determinada pela idade; B) Fêmeas por comprimento do manto; C) Machos por idade e D) machos por comprimento do manto.

**Tabela XII:** Estimativas para os parâmetros da curva de maturação (modelo logístico) para *L. brevis* capturadas na Armação de Itapocoroy. São apresentados os dados totais e agrupados nas estações outono-inverno e primavera-verão.  $\mu_{0,5}$  (mm) e  $\alpha_{0,5}$  (dias) – Tamanho e idade, respectivamente, onde a proporção de maduros é de 50% em milímetros e dias

	S1	S2	$\mu_{(0,5)}$	S1	S2	$\alpha_{(0,5)}$
<b>Fêmeas</b>						
Total (162)	11,24	0,27	42	6,57	0,07	94
Outono-Inverno	7,22	0,15	48,72	5,51	0,05	101
Primavera- Verão	11,72	0,30	39,26	7,95	0,09	90
<b>Machos</b>						
Total (208)	6,32	0,21	30	3,97	0,05	83
Outono-Inverno	11,43	0,38	29,81	4,39	0,05	83
Primavera- Verão	5,01	0,18	28,11	4,56	0,05	85

#### 4.5 Longevidade

O indivíduo mais velho encontrado nesse estudo foi uma fêmea de 145 dias de idade, não fecundada, com comprimento do manto de 48 mm. Já o macho mais velho tinha 143 dias e 42 mm de CM. A idade média das fêmeas desovantes (estágios III e IV) de *L. brevis* foi de 93 dias e para os machos foi de 83 dias (Tabela XIII).

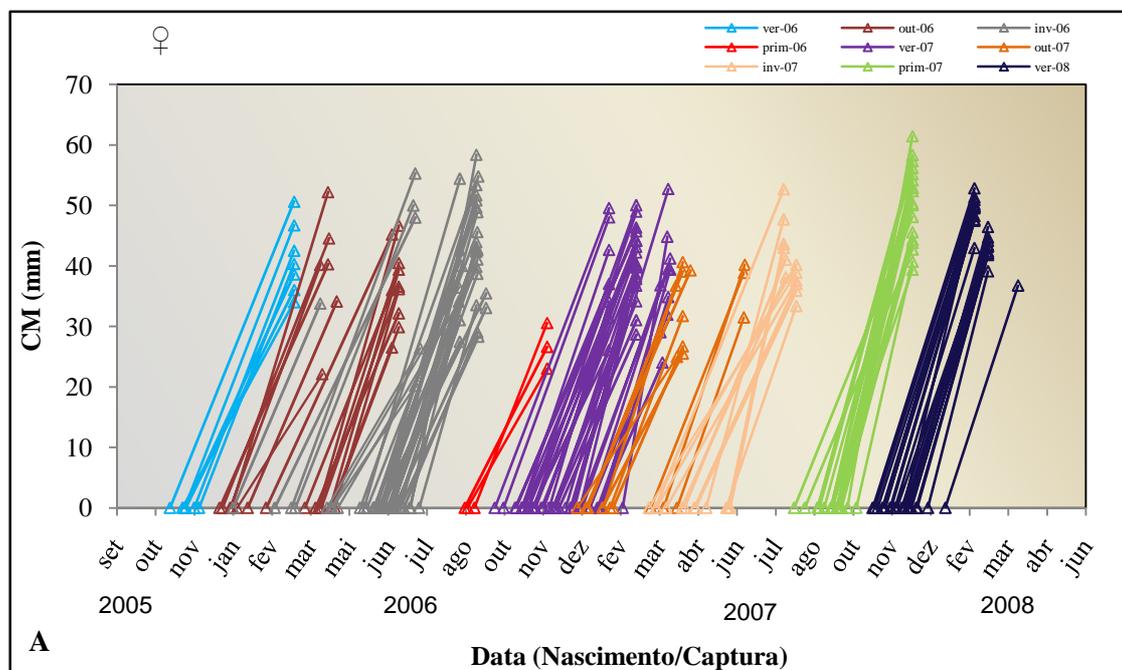
**Tabela XIII:** Estimativas média (mínimo e máximo) de idades para *L. brevis* em maturação avançada (III e IV) capturados na Armação de Itapocoroy. CM – comprimento do manto em milímetros; n – número de exemplares.

	Idade Média (Máx-Mín)	CM Médio (Máx-Mín)	n
<b>Fêmeas</b>	93 (46-145)	46,1 (22,1-61,4)	84
<b>Machos</b>	83 (52-143)	33,4 (22,7-50,8)	149

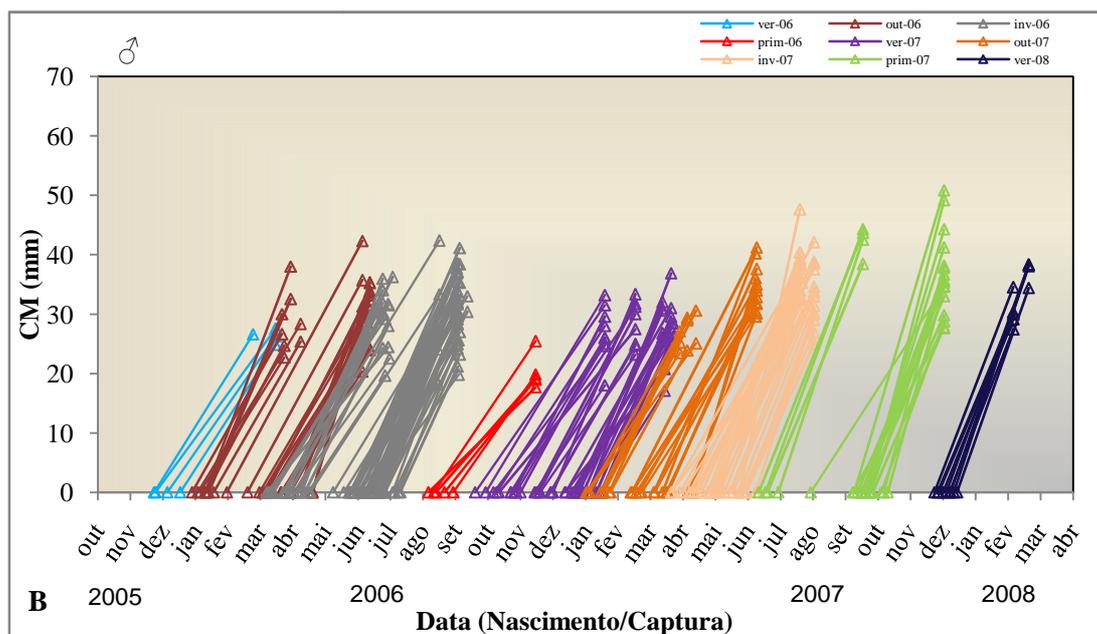
O estágio de maturação IV indica a pós-desova, quando já começaram a liberar os ovócitos. Neste estágio os indivíduos apresentam o tecido muscular do manto, a glândulas oviducal e nidamental flácidas, e as gônadas parcial ou totalmente vazias, o peso corporal diminui e pode haver o encolhimento do manto. Fêmeas que atingiram este estágio de maturação apresentaram média de idade de 128 dias e machos 125 dias.

#### 4.6 Estrutura Populacional

As datas de nascimento de *L. brevis* capturados na Armação de Itapocoroy foram determinadas a partir do retrocálculo da data de captura (ou morte), assumindo-se a relação 1 anel=1 dia e verificou-se que os nascimentos ocorreram em todas as estações do ano. As trajetórias individuais de vida dos exemplares com data de nascimento retrocalculadas a partir da data de captura são apresentadas na Figura 11. As figuras demonstram a variação temporal no nascimento de *L. brevis* capturados em uma mesma estação do ano, onde é possível identificar que indivíduos com o mesmo comprimento de manto nasceram em períodos diferentes, sugerindo que apresentam taxas de crescimento diferenciadas. Os indivíduos nascidos entre setembro e novembro de 2007 foram maiores que os demais meses tanto para machos como para as fêmeas.



**Figura 11:** Trajetória individual de crescimento de *L. brevis* capturadas na Armação de Itapocoroy retro-calculadas a partir do número de marcas no estatólito e das datas de captura. As linhas conectam as datas de morte às datas de nascimento (eixo horizontal). Os agrupamentos ocorreram por estação de nascimento no período de março de 2006 a fevereiro de 2008. A) ♀ - fêmeas; B) ♂ - machos.



**Figura 11:** Trajetória individual de crescimento de *L. brevis* capturadas na Armação de Itapocoroy retro-calculadas a partir do número de marcas no estatólito e das datas de captura. As linhas conectam as datas de morte às datas de nascimento (eixo horizontal). Os agrupamentos ocorreram por estação de nascimento no período de março de 2006 a fevereiro de 2008. A) ♀ - fêmeas; B) ♂ - machos.

A seguir será descrita a estrutura populacional da espécie por estação de captura baseando-se na leitura dos estatólitos considerando o intervalo de março de 2006 a fevereiro de 2008, as amostras dos dois anos amostrados foram agrupadas por estações.

#### 4.6.1 Capturas de Outono

No outono foram capturados indivíduos nascidos entre os meses de dezembro do ano anterior, até o mês de maio. O mês com maior número de nascimentos foi janeiro, o exemplar mais jovem foi um macho com 53 dias e nasceu no dia 01/mai/06 e o mais velho uma fêmea com 130 dias nascida em 06/fev/06. As fêmeas e os machos foram encontrados nos 4 estágios de maturação determinados para *L. brevis* além do juvenis de sexo indeterminado (Tabela XIV). Das 28 fêmeas consideradas 7 estavam fertilizadas (ou seja, apresentavam espermátóforos depositados na cavidade do manto).

#### 4.6.2 Capturas de Inverno

Os meses de julho, agosto e setembro dos anos de 2006 e 2007 tiveram 203 indivíduos analisados, em todos os estágios de maturação gonadal. O indivíduo mais

novo, com 47 dias tinha 15,8 mm de CM e nasceu em 26/jul/06. Nas fêmeas a amplitude de idades e comprimento do manto foi respectivamente de 55 a 152 dias e 20,14 a 58,36 mm (Tabela XIV), as eclosões correram entre fevereiro e junho com predomínio no mês de junho. A fêmea mais velha capturada tinha idade de 145 dias e nasceu em 08/mar/07, das 46 fêmeas analisadas nenhuma delas estava fecundada. Para os machos a amplitude de idades esteve entre 53 a 143 dias e o CM entre 18,20 a 47,64 mm (Tabela XIV), o período de eclosão ocorreu entre os meses de março e julho. O período com predomínio de eclosões ocorreu no mês de junho, assim como observado para as fêmeas.

#### **4.6.3 Capturas de Primavera**

As capturas de primavera tiveram seus nascimentos nos meses de agosto, setembro e outubro, com predomínio para o mês de outubro. A amplitude de idades variou entre 52 e 123, sendo os extremos machos (Tabela XIV). O mais novo nasceu em 14/out/07 e foi capturado em 05/dez/07 e o mais velho era um macho maturo, com 35 mm de CM, capturado na mesma data e nascido em 04/ago/07. A fêmea mais velha tinha 48 mm de CM, foi capturada em 05/dez/07, e nasceu em 05/ago/07. Não foram observadas fêmeas fecundadas entre as 21 fêmeas que tiveram suas idades avaliadas na primavera. Foram capturados somente nove juvenis na estação com idade de 50 a 77 dias.

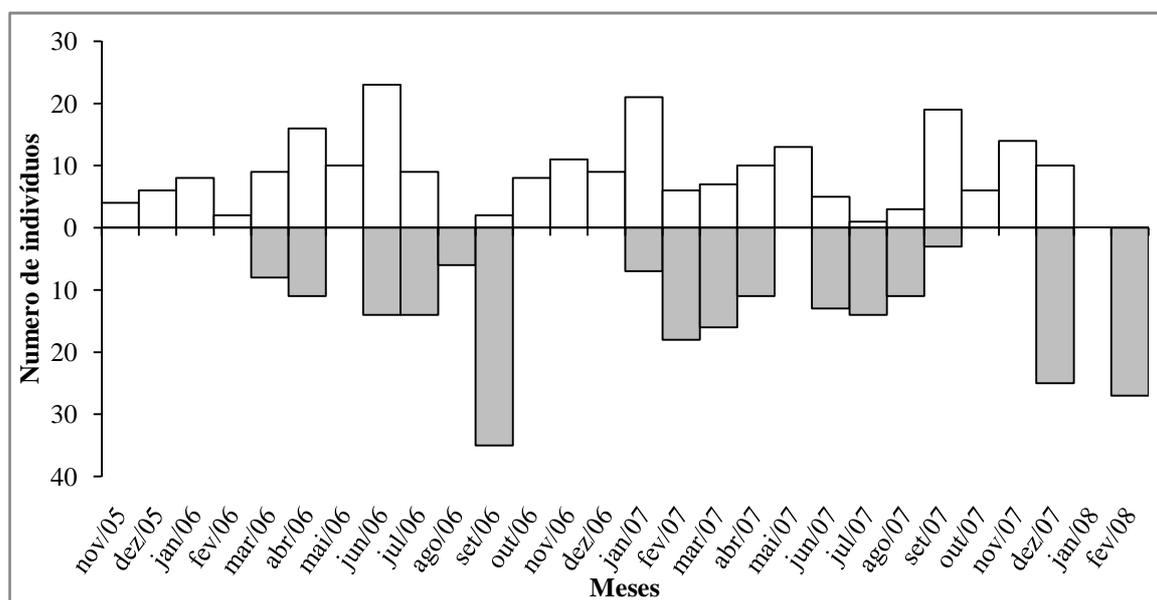
#### **4.6.4 Capturas de Verão**

No verão as capturas ocorreram sobre indivíduos que eclodiram entre os meses de setembro e dezembro do ano anterior e no mês de janeiro do mesmo verão. O predomínio de eclosão foi observado nos meses de novembro e dezembro tanto para machos como para fêmeas. A amplitude de comprimento variou de 24,00 a 52,78 mm de CM e idades entre 58 e 128 para as fêmeas; já para os machos os comprimentos de manto estiveram entre 17,10 a 38,34 mm e idade entre 59 e 126 dias. O indivíduo mais jovem foi uma fêmea no estágio I com 38,25 mm de CM que nasceu em 27/dez/06 e foi captura em 23/fev/07. Já o macho mais velho encontrado estava maturo, tinha 126 dias e comprimento do manto de 27,48 mm, tendo nascido em 20/out/06 e sido capturado em 23/fev/07. Dentre os indivíduos de sexo indeterminado a idade variou de 58 a 106 dias com comprimentos entre 16,17 e 38,28 mm de CM.

**Tabela XIV:** Resumo dos dados extraídos de *L. brevis* capturadas na Armação de Itapocoroy entre os anos de 2006 e 2008 que tiveram seus estatólitos lidos. ♀: Fêmeas; ♂: Machos; J: juvenis (indivíduos de sexo indeterminado); n: número de exemplares; CM – Comprimento do manto mínimo e máximo em milímetros; Idade – Idade mínima e máxima em dias

Estação de captura	n	Meses de Nascimento (n)	CM	Idade
Outono	28 ♀	Dez (4); Jan (11); Fev (1); Mar (4); Abr (8)	22,10-52,19	62-130
	49 ♂	Jan (16); Fev (6); Mar (13); Abr (11); Mai (3)	19,65- 42,30	53-125
	23 J	Jan (5); Fev (4); Mar (8); Abr (5)	15,62– 41,37	62-119
Inverno	45 ♀	Fev (1); Mar (5); Abr (8); Mai (11); Jun (20)	20,14-58,36	55-145
	91 ♂	Mar (6); Abr (21); Mai (15); Jun (36); Jul (13)	18,20-47,64	53-143
	66 J	Mar (1); Abr (7); Mai (7); Jun (20); Jul (31)	15,75-51,04	47-115
Primavera	21 ♀	Ago (5); Set (15); Out (1)	23,00-61,42	58-122
	22 ♂	Ago (5); Set (14); Out (3)	17,70-50,83	52-123
	9 J	Set (6); Out (3)	20,93-49-35	50-77
Verão	66 ♀	Set (1); Out (10); Nov (31); Dez (17); Jan (7)	24,00-52,78	58-128
	47 ♂	Set (1); Out (6); Nov (10); Dez (20); Jan (10)	17,10-38,34	59-126
	12 J	Nov (4); Dez (5); Jan (3)	16,17-38,28	58-106

A Figura 12 ilustra como ocorre a distribuição temporal do período de eclosão para exemplares de *L. brevis* maduros (III e IV) capturados em diferentes estações do ano no período compreendido entre novembro de 2005 e fevereiro do ano de 2008.



**Figura 12:** Distribuição de frequência de nascimentos (colunas vazias) para indivíduos maduros (estágios III e IV; n= 232) de *L. brevis* capturados (colunas em cinza) em diferentes estações do ano entre novembro de 2005 e fevereiro de 2008 na Armação de Itapocoroy.

## 5. DISCUSSÃO

### 5.1 Identificação dos modelos de crescimento

Investigações a respeito do crescimento de cefalópodes, em especial de lulas, se iniciaram há mais de um século (primeiro trabalho a respeito do crescimento em cefalópodes foi publicado por VERRILL (1881 *apud* ARKHIPKIN & ROA-URETA, 2005), mas ainda hoje não há um consenso de como esse processo ocorre. A utilização de diferentes técnicas e ferramentas de análise para explicar o crescimento, se por um lado, contribuem no esclarecimento dos diferentes mecanismos envolvidos no processo, por outro podem levar a interpretações errôneas. Este é o caso, por exemplo, da utilização das análises de frequência de comprimento, as quais têm apontado para a existência de diferentes formas de crescimento em um mesmo gênero de lulas (ARKHIPKIN & ROA-URETA, 2005). O desenvolvimento de técnicas que permitem determinar a idade e o crescimento diário através de estruturas rígidas, como o estatólito e o gladius tem se mostrado boas ferramentas para explicar o crescimento no grupo, já que possibilita a identificação de micro-coortes originadas pela desova prolongada, característica do grupo. Os ajustes matemáticos gerados por esses dados podem ser variados (ARKHIPKIN & ROA-URETA, 2005) e cada um deles explica melhor o crescimento em uma fase da vida. Cefalópodes geralmente apresentam um crescimento acelerado, ou do tipo exponencial no início da vida, seguido por uma fase de desaceleração, também chamada de logarítmica (função exponencial; com um decréscimo na taxa de aceleração). Assim, utilizar somente a equação exponencial ou potencial para explicar o crescimento de cefalópodes, elucidada como ele ocorre em uma das fases da vida do animal, contudo, mascara o crescimento em outras. Utilizar duas equações para descrever o crescimento ao longo do ciclo de vida é indesejável já que é muito difícil determinar o momento (idade ou comprimento) em que o crescimento muda (FORSYTHE & VAN HEUKELLEN, 1987). As equações que geram ajustes sigmoidais como é o caso dos modelos de Gompertz e Schnute têm a vantagem de oferecer estimativas do comprimento ou idade na qual ocorre a mudança, através do cálculo do ponto de inflexão da curva e representam dois tipos de crescimento.

Para *L. brevis* provenientes da Armação de Itapocoroy foram comparados os modelos, exponencial e potencial (descrevem um único tipo de crescimento ao longo da vida, com aceleração positiva) e os modelos de Schnute e Gompertz (formam ajustes sigmoidais, sugerindo aceleração positiva nas fases iniciais da ontogênese seguidas de

decréscimo na segunda fase). Foram utilizados os dados de idade *versus* comprimento do manto obtidos da estrutura do estatólito e dados de crescimento dependente do tamanho *versus* comprimento do gladius, obtidos do gladius. O modelo de Schnute apresentou o melhor ajuste à distribuição de dados (critério do peso de Akaike) em ambos os casos, mesmo com a pequena representatividade de indivíduos com menores comprimentos de manto. Apesar de juvenis estarem presentes tanto nos dados de machos como de fêmeas, estes já apresentavam maiores comprimentos, devido ao tamanho da malha utilizada, o que levou a não geração da primeira parte da curva. O modelo apresentou-se inferior em relação aos demais somente nas ocasiões em que um pequeno número de amostras foi considerado, como no caso dos machos agrupados por estações. ARKHIPKIN & ROA-URETA (2005) encontraram o mesmo resultado ao testarem modelos de crescimento para a população de *L. brevis* capturadas no Golfo México utilizando a idade obtida através do estatólito. Os autores sugerem, ainda, que o modelo exponencial tenha se mostrado superior aos demais, nas situações com pequeno número de amostras, não devem ser utilizadas para explicar o crescimento da espécie já que demonstra somente uma parte da ontogenia. A escolha de um único modelo para explicar o crescimento em cefalópodes é desejável, visto que permite comparações entre taxas de crescimento em diferentes espécies e dentro da mesma espécie em diferentes épocas e locais de nascimento. Assim, adotamos o modelo de Schnute neste trabalho para explicar o crescimento de *L. brevis* capturadas na Armação de Itapocoroy, em diferentes períodos de nascimento.

O modelo de Schnute, apesar de ser mais trabalhoso e apresentar mais parâmetros em relação aos demais tem uma maior plasticidade, podendo se ajustar aos dados, ainda que uma parte da ontogenia não tenha sido considerada. Para os dados de machos de *L. brevis*, agrupados por estações, por exemplo, o modelo exponencial foi superior em relação aos demais (Critério de Akaike), o que deve ao tamanho amostral considerado. Utilizar essa equação para representar o crescimento somente nessa situação nos impossibilitaria de realizar comparações com o crescimento das fêmeas e com trabalhos futuros que considerem uma maior variabilidade de CM. A recomendação para a utilização de um único modelo para explicar o crescimento tem sido suportada também por BRODZIAK & MACY (1996) e ARKHIPKIN & ROA-URETA (2005).

O ponto de inflexão das classes comprimentos determinados para as fêmeas pelo modelo foram 23,17 mm de CM e 51 dias, e para os machos 3,22 mm e 4 dias. O ponto

de inflexão indica o momento no qual o crescimento desacelera, ou seja, passa de exponencial para logarítmico. O significado biológico do ponto de inflexão, contudo, ainda permanece desconhecido. FORSYTHE & VAN HEUKELEM (1987) e MANGOLD (1987) atribuíram essa mudança na taxa de crescimento ao balanço energético, ou seja, o momento em que há um desvio da energia, adquirida através da alimentação, unicamente para o crescimento somático para o desenvolvimento das estruturas destinadas à reprodução. Essa teoria seria bem aceita caso esses valores estivessem próximos aos obtidos pelo ajuste logístico realizado para determinar a maturação. Contudo, o comprimento e a idade em que 50% dos indivíduos estão aptos a reprodução foi de 42 mm de CM e 94 dias para as fêmeas de 30 mm de CM e 83 dias para machos, valores bem superiores aos observados no ponto de inflexão das curvas de crescimento. Esses resultados se assemelham ao encontrado por ARKHIPKIN & ROA-URETA (2005) para 12 espécies de lulas estudadas, onde essas alterações foram atribuídas as taxas de crescimento a outras razões fisiológicas ainda desconhecidas. Nesse estudo, bem como no de ARKHIPKIN & ROA-URETA (2005) o crescimento levou em consideração o aumento do animal em relação ao comprimento linear do manto ou do gladius, mas não considerou o incremento no peso. O aumento no peso pode ser ocasionado pela: (a) hipertrofia (aumento no tamanho das fibras musculares existentes); (ii) hiperplasia (aumento do número de fibras musculares); (iii) acúmulo de reserva (glândula digestiva) (HO et al., 2004; O'DOR & WELLS, 1978; CASTRO et al., 1992). Esse aumento pode se iniciar em períodos que antecedem o desenvolvimento das estruturas reprodutivas, podendo ser utilizado pelo organismo caso não haja alimento disponível durante o desenvolvimento reprodutivo. O aumento do crescimento em peso pode levar a redução do aumento linear, causando uma impressão de desaceleração do crescimento. Para tanto é necessário investigar se em um determinado momento há um maior investimento na robustez ao invés do crescimento somente linear e se a energia presente na musculatura do manto e/ou na glândula oviducal é convertida para reprodução, caso haja uma diminuição na disponibilidade de alimento. Estudos realizados para *Illex argentinus* (HATFIELD et al., 1992; RODHOUSE & HATFIELD, 1992) revelaram que não ocorrem mudanças dramáticas na estrutura do manto em indivíduos maduros e, que a energia necessária para a reprodução nesses casos é obtida através da alimentação, levando a variações nas relações de idade *versus* CM. Já para o loligínideo *Photololigo* sp., MOLTSCHANIWSKYJ (1995) detectou que as taxas relativas de hipertrofia e hiperplasia mudam durante a maturação gonadal, resultando

em um crescimento mais lento em fêmeas maduras. HO et al. (2004) verificaram, para a mesma espécie, que o crescimento não cessa com a idade ou tamanho, somente é reduzido, o que justificaria a mudança nas taxas de crescimento observadas através das curvas de crescimento e confirmaria o crescimento não assintótico.

Contudo, observamos que a tendência a estabilização do crescimento durante a primavera-verão nas fêmeas (CM 42 mm e idade de 98 dias) ocorre posteriormente à maturação (39 mm de CM e 90 dias), indicando que elas continuam crescendo mesmo depois de iniciarem o período reprodutivo e a estabilização do crescimento nesse caso não parece relacionada ao processo de maturação. As elevadas temperaturas e a disponibilidade de alimentos poderiam estar possibilitando que o animal utilize a energia proveniente da alimentação na reprodução, bem como no crescimento somático.

A população de *L. brevis* ocorrente na Armação de Itapocoroy apresenta indivíduos maduros e desovantes em todas as épocas do ano. O retro-cálculo das datas de nascimento indicaram que a eclosão de paralarvas ocorre ao longo do ano, padrão comumente observado em outros loliginídeos (e.g. GUERRA & ROCHA, 1994; BOYLE et al., 1995) e para a própria *L. brevis* em outras localidades, como no sul da Flórida (LAROE, 1967) e no Golfo do México JACKSON et al., 1997). A longevidade máxima da espécie encontrada não ultrapassou 150 dias, o que corresponde a menos que 5 meses de vida, valores similares aos encontrados por JACKSON et al. (1997) no Golfo do México. O ciclo de vida curto e acelerado é comumente observado em loliginídeos de águas tropicais, como *S. lessoniana* (JACKSON 1990b; JACKSON et al., 1993), *Loligo chinensis*, *Loliolus noctiluca* (JACKSON & CHOAT, 1992), *Photololigo* sp. (JACKSON & YEATMAN, 1996) que completam seu ciclo em menos de 200 dias; *Idiosepius pygmaeus* completa seu ciclo em um período impressionantemente curto, inferior a 80 dias (JACKSON, 1989).

Ainda que o crescimento tenha sido homogêneo ao longo do ano, parece haver uma tendência para um maior crescimento dos indivíduos nascidos na primavera-verão, e os maiores tamanhos foram atingidos por indivíduos nascidos entre os meses de setembro e novembro. As variações sazonais nas estimativas de crescimento, obtidas a partir de dados de tamanho e idade são comumente encontradas em lulas (JACKSON et al., 1997; ARKHIPKIN, 2004; JACKSON, 2004). FORSYTHE et al. (2001) observaram em experimentos laboratoriais que muitas das variações nas taxas de

crescimento resultam da alteração na temperatura (conhecido como “Efeito Forsythe”; FORSYTHE, 1993; 2004). Esses resultados vêm sendo extrapolados por alguns autores (JACKSON & MOLTSCHANIWSKYJ, 2002) para explicar variações na taxas de crescimento de animais selvagens. JACKSON et al. (1997) defendem a teoria de Forsythe (1994) e justificam que o crescimento para *L. brevis* é muito suscetível a variações na temperatura da água e um leve aumento nas fases iniciais de vida pode acelerar bastante o crescimento e a maturidade. A magnitude de resposta do crescimento das lulas à variação de temperatura é uma área fértil para pesquisas futuras. O aquecimento global provavelmente aumentará as taxas de crescimento e irá acelerar ainda mais sua história de vida que já é rápida resultando em um recrutamento mais acelerado o que potencialmente levará à expansão populacional (JACKSON, 2004).

Os ajustes de modelos de crescimento continuam sendo um desafio devido a alta plasticidade na idade de lulas e à sensibilidade do crescimento de lulas à variáveis ambientais, em especial à temperatura (FORSYTHE, 1993; 2004; FORSYTHE et al., 2001). Estudos que tem se preocupado em verificar o crescimento de loliginídeos em diferentes períodos sazonais, têm encontrado marcantes diferenças nas taxas de crescimento (ROCHA & GUERRA, 1999; HATFIELD, 2000; JACKSON & MOLTSCHANIWSKYJ, 2002) e forma (BRODZIAK & MACY, 1996; JACKSON & MOLTSCHANIWSKYJ, 2001).

Trabalhos que considerem a combinação da forma do crescimento em lulas e sua alteração em relação a temperatura ambiental também devem ser incluídos nos modelos populacionais (e.g. JACKSON et al., 1997; GRIST & DES CLERS, 1998; 1999). JACKSON (2004) sugere que as taxas de crescimento rápidas e o habitat em regiões próximas a costa colocam os loliginídeos em uma situação ideal para responder rapidamente às mudanças ambientais e as lulas, de uma maneira geral, tem sido considerada como eficientes indicadores ambientais. O monitoramento das taxas de crescimento, tamanho do corpo e da condição somática de loliginídeos costeiros pode fornecer informações importantes das condições ambientais.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

As estruturas rígidas do estatólito e gladius de *L. brevis* se mostram úteis para determinação da idade e do crescimento diário da espécie, respectivamente. Os anéis concêntricos de deposição diária do estatólito podem ser visualizados após uma preparação prévia, relativamente simples, que inclui: (i) montar o par de estatólitos em lâmina histológica; (ii) lixar suavemente e polir. A estrutura do gladius não exige um preparo prévio para a visualização dos incrementos de crescimento, ele pode ser colocado diretamente sob o microscópio estereoscópico, umedecido e através do sistema de luzes, as marcas de crescimento são reconhecidas. A espessura entre incrementos sucessivos foi obtida em microscópio estereoscópico através de ocular milimetrada. A legibilidade da estrutura foi baixa, mas apropriada para sua utilização em estudos de crescimento. Após verificar que as estruturas rígidas permitem estudos de idade e crescimento, os dados gerados por elas foram utilizados para identificar aspectos da estrutura populacional, como idade, longevidade, taxas de crescimento e presença de micro-coortes.

A população de *Lolliguncula brevis* ocorrente na Armação de Itapocoroy, apresentou idade máxima de 145 dias, com os indivíduos maduros (estágios III e IV) apresentando idades médias de 93 dias nas fêmeas e 83 dias nos machos. Os comprimentos de manto médio foram de 46 mm e 33 mm, respectivamente. Os maiores comprimentos foram atingidos pelos indivíduos nascidos entre os meses de setembro e novembro e as idades máximas para os nascidos nos meses de março, outubro e novembro. Dentre os modelos de crescimento testados, o de Schnute mostrou-se mais adequado para a espécie, sugerindo uma aceleração positiva nas fases iniciais da ontogênese seguidas de decréscimo na segunda fase. Os ajustes realizados indicaram uma tendência à estabilização do crescimento, para as fêmeas, no fim da vida, após 100 dias e 45 mm de CM, o mesmo não ocorreu para os machos que continuaram crescendo até o fim da vida. Indivíduos maduros ocorreram ao longo de todo o ano, a idade e comprimento de maturação obtidos foram maiores no outono-inverno (101 dias e 49 mm) do que na primavera-verão (90 dias e 39 mm) para as fêmeas, já para os machos a idade e os comprimentos de maturação foram semelhantes ao longo do ano.

Os comprimentos máximos foram atingidos por indivíduos nascidos em meses com temperatura da água mais elevada, indicativo de que as altas temperaturas no início

da vida contribuem para o crescimento mais acelerado da espécie. Esse rápido crescimento pode levar a espécie a atingir o período reprodutivo em idades anteriores às nascidas em épocas com temperaturas mais amenas (outono-inverno, por exemplo). Esses dados suportam a proposição de JACKSON (2004) de que loliginídeos tropicais, costeiros são favorecidos pelo aumento de temperatura, em especial nas fases iniciais da vida, promovendo uma aceleração no seu ciclo de vida já bem curto. Para loliginídeos tropicais e costeiros as altas temperaturas são um importante aliado na expansão populacional, assim monitorar o crescimento dessas populações é eminente em épocas de aquecimento global, já que pequenas elevações na temperatura da água aumentarão as taxas de crescimento, acelerarão as histórias de vida, e conseqüentemente promoverão um rápido retorno das populações.

O monitoramento populacional de *L. brevis* no litoral catarinense e em outras regiões do litoral brasileiro, em especial no sudeste-sul, onde é capturada freqüentemente pela pesca direcionada ao camarão-sete-barbas assume uma maior importância, já que a população pode estar sendo afetada negativamente por essa pesca. Por outro lado, a espécie pode apresentar uma elevada resiliência, se ajustando a remoção de indivíduos, ocasionada pela pesca. As técnicas que avaliam idade e crescimento associados a dados de abundância se mostram satisfatórias para o acompanhamento da dinâmica populacional da espécie, sua relação com o ambiente e a pressão de captura.

A espécie exclusivamente carnívora alimenta-se vorazmente de crustáceos e peixes, em todas as fases de vida, desde juvenis até adultos imaturos e maduros. Contudo, consome o alimento que estiver presente em maior quantidade, até mesmo juvenis da própria espécie. Ainda que os hábitos alimentares tenham sido revelados, o papel de *L. brevis* nas relações tróficas da enseada de Armação do Itapocoroy apresenta algumas lacunas. Estudos que identifiquem, por exemplo, a posição da espécie na cadeia trófica, através de estudo de isótopos estáveis, pode revelar como se dão as relações alimentares na Armação de Itapocoroy.

O repertório de padrões corporais encontrado nesse estudo foi superior ao observado em estudos realizados com a espécie no Atlântico Norte. Ainda que alguns padrões encontrados nesse estudo não tenham sido reportados anteriormente para a espécie, a riqueza de comportamentos deve crescer, em especial porque os

comportamentos aqui observados estiveram relacionados especialmente à alimentação. As diferenças comportamentais observadas nesse estudo atuam como mais um subsídio para sustentar a hipótese de que as populações ocorrentes no Hemisfério Norte se tratam de uma espécie distinta da população ocorrente no Hemisfério Sul.

Ecologicamente, loliginídeos são componentes importantes de muitos ecossistemas costeiros e as diversas espécies respondem as condições ambientais de maneiras distintas. Compreender os diferentes processos que atuam sobre esses organismos é fundamental para termos uma correta compreensão da dinâmica dos ecossistemas marinhos costeiros. A carência de pesquisas em cefalópodes no Brasil, aliada a ausência de dados de longo prazo são uma das principais barreiras a compreensão da biodiversidade dos ambientes, bem como da adoção de estratégias de manejo de espécies (exploradas comercialmente ou não) e de ecossistemas marinhos. É elementar conhecer os variados atributos biológicos desses organismos, o sinergismo desses atributos com fatores ambientais, com a pressão de pesca (ainda que a espécie não atue como alvo da pescaria como é o caso de *Lolliguncula*), a destruição dos habitats e com as mudanças climáticas.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABREU, J. G. N. ; MENEZES, J.T ; ROSA, F.D. 2006. Morfologia Submarina e Sedimentologia da Armação do Itapocoroy, Penha SC,. In J. O. BRANCO, & A. W. MARENZI. *Bases Ecológicas para um desenvolvimento sustentável: Estudos de caso em Penha, SC.* (pp. 37-45). Itajaí: Univali Editora.

AGUIAR, D. C. 2006. Idade e crescimento da lula *Loligo sanpaulensis* Brakoniecki, 1984 (Cephalopoda: Myopsida) do sudeste-sul do Brasil. *Dissertação de Mestrado*. Instituto Oceanográfico IO-USP. 93 p.

AMARATUNGA, T. 1983. The role cephalopods in the marine ecosystems. In: J.F. CADDY (Ed.). *Advances in assessment of world cephalopod resources. FAO. Fisheries Technical Paper*. FAO. Rome, pp. 379-415.

ANDERSON, F.E. 2000. Phylogeny and historical biogeography of the loliginid squids (Mollusca: Cephalopoda) based on mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 15 (2): 191-214.

ANDREWS, P.L.R., MESSENGER, J.B. & TANSEY, E.M. 1983. The chromatic and motor effects of neurotransmitter injection in intact and brain-lesioned Octopus. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, 63: 355-370.

ANDRIGUETTO FILHO, J. M. 1989. Abundância, distribuição, hábitos alimentares e ciclo reprodutivo de *Loligo sanpaulensis* Brakoniecki, 1984 (Cephalopoda: Myopsida) na plataforma costeira e talude superior do Rio Grande do Sul, Brasil. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 115p.

ANDRIGUETTO FILHO, J. M. & HAIMOVICI, M. 1997. Feeding habits of *Loligo sanpaulensis* Brakoniecki, 1984 (Cephalopoda: Loliginidae) in Southern Brazil. *Nerítica*, 11:6 63-76.

ARKHIPKIN, A. I. 1991. Methods for cephalopod age and growth studies with emphasis on statolith ageing techniques. In: JEREB, P; RAGONESE, S; BOLETZKY, S. V. 1991. *Squid age determination using statoliths*. p. 11-17.

ARKHIPKIN, A. I. 2004. Diversity in growth and longevity in short-lived animals: squid of suborder Oegopsina. *Marine and Freshwater Research*, 55: 341-355.

ARKHIPKIN, A. I. 2005. Statoliths as 'black boxes' (life recorders) in squid. *Marine Freshwater Research*, 56: 573-583.

ARKHIPKIN, A. I. & BIZIKOV, V. A. 1991. A comparative analysis of age and growth estimation using statolith and gladius in squids. In: JEREB P., S. RAGONESE & S.V. BOLETZKY (Eds.). *Squids Age Determinations Using Statoliths*, pp.19-33.

ARKHPKIN, A. I. & PEREZ, J. A. A. 1998. Life history reconstruction. In: RODHOUSE, P.G.; DAWE, E. G.; O'DOR, R. K. (eds.). *Squid recruitment dynamics. The genus *Illex* as a model, the commercial *Illex* species. Influences on variability. FAO Fisheries Technical Paper*. No. 376. Rome, p.157-180.

ARKHIPKIN, A.I. & ROA-URETA, R. 2005. Identification of ontogenetic growth models for squid. *Marine and Freshwater Research*, 56: 371-386.

- AROCHA, F. & UROSA, L.J. 1991. Some biological studies of *Loligo plei* and occurrence of *Loligo pealii* (Cephalopoda: Myopsida) in northeastern Venezuela. *Acta Cientifica Venezuelana*, 42:145-152.
- AUGUSTYN, C.J. 1990. Biological studies of the chokker squid *Loligo vulgaris reynaudii* (CEPHALOPODA: MYOPSIDA) on spawning grounds off the Southwest coast of South Africa. *South Africa Marine Science* 9: 11-26.
- AUGUSTYN, C.J. 1991. The biomass and ecology of the squid *Loligo vulgaris reynaudii* off the West Coast of South Africa. *South Africa Journal of Zoology* 26(4): 164-181.
- BALGOS, M.C. & D. PAULY. 1998. Age and growth of the squid *Sepioteuthis lessoniana* in N.W. Luzon, Philippines. *South African Journal Marine Science*, 20: 449-452.
- BARTOL, I. K., MANN, R. & VECCHIONE, M. 2002. Distribution of the euryhaline squid *Lolliguncula brevis* in Chesapeake Bay: effects of selected abiotic factors. *Marine Ecology Progress Series*, 226: 235-247
- BARTOL, I. K. & PATTERSON, M. R. 2001. Swimming mechanics and behavior of the shallow-water brief squid. *Journal of Experimental Biology*, 204: 3655-3682.
- BEAMISH, R. J., & FOURNIER, D. A. (1981). A method for comparing the precision of a set of age determinations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* , 38, pp. 982-983.
- BIZIKOV, V.A. 1991. A new method of squid age determination using the gladius. In: JEREB P., S. RAGONESE & S.V. BOLETZKY (Eds.). *Squids Age Determinations Using Statoliths, Proceedings of the International Workshop*, 1:39-51pp.
- BIZIKOV, V. A. 1995. Growth of *Sthenoteuthis oualaniensis* using a new method based on gladius microstructure. *ICES Marine Science Symposia*. 199:445-458.
- BOLETZKY, S. von. 1988. A new record of long-continued spawning in (Mollusca, Cephalopoda). *Rapp. Comm. int. Mer Medit.*, 31(2): 257.
- BOLETZKY, S. V. & HANLON, R. T. 1983. A review of the laboratory maintenance, rearing and culture of cephalopod molluscs. In: STONE, D. M. *Memoirs of the National Museum of Victoria*, Vol. 44, pag. 147-187.
- BOYCOTT, B.B. 1953. The chromatophore system of cephalopods. *Proceedings of the Linnean Society of London*, 164, 235-240.
- BOYLE, P.R. 1983. *Cephalopod life cycle*. Volume I. Special accounts. Academic Press, London Ltd. 475p.
- BOYLE, P.R. 1987. *Cephalopod Life Cycles*. Vol II: Comparative Reviews. Academic Press, London. 440 pags.
- BOYLE, P.R. 1990. Cephalopod biology in the fisheries context. *Fisheries Research*, 8: 303-321.

- BOYLE, P.R., GRISLEY, M.S. & ROBERTSON, G. 1986. Crustacea in the diet of *Eledone cirrhosa* (Mollusca: Cephalopoda) determined by serological methods. *Journal Marine Biology Association of the United Kingdom*, 66: 867-879.
- BOYLE, P.R. PIERCE, G.J. & HASTIE, L.C. 1995 Flexible reproductive strategies in the squid *Loligo forbesi*. *Marine Biology* 121: 501-508.
- BOYLE, P. & RODHOUSE, P.G. 2005. *Cephalopods: Ecology and Fisheries*. Blackwell Publishing, Oxford. 452 p.
- BRAKONIECKI, T.F. 1986. A generic revision of the family Loliginidae (Cephalopoda: Mypsida) based primarily on the comparative morphology of the hectocotylus. Coral Gables, Florida. *Ph.D. Thesis, University of Miami*. 163 p.
- BRANCO, J. O.; BAIL, G. C.; VERANI, J. R. & MARENZI, A. W. 2006. Bases Ecológicas para um desenvolvimento sustentável: Estudos de caso em Penha, SC. In J. O. BRANCO, & A. W. MARENZI. *Bases Ecológicas para um desenvolvimento sustentável: Estudos de caso em Penha, SC*. (pp. 253-268). Itajaí: Editora da Universidade do Vale do Itajaí.
- BRANCO, J.O.; BRAUN, J. R. R. & VERANI, J. R. 2001. Seasonal variation in the abundance of seabirds in areas of mariculture. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 44 (4): 395-399.
- BRANCO, J.O. & FRACASSO, H.A.A. 2004. Biologia populacional de *Callinectes ornatus* (Ordway) na Armação de Itapocoroy, Penha, Santa Catarina, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 21(1): 91-96.
- BRANCO, J.O.; LUNARDON-BRANCO, M.J. & SOUTO, F.X. 2002. Estrutura populacional de *Portunus spinimanus* Latreille (Crustacea, Portunidae) na Armação de Itapocoroy, Penha, Santa Catarina, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 19 (3): 731-738.
- BRANCO, J. O. & VERANI, J. R. 2006. Pesca do camarão sete-barbas e sua fauna acompanhante na Armação de Itapocoroy, Penha, SC. In J. O. BRANCO, & A. W. MARENZI. *Bases Ecológicas para um desenvolvimento sustentável: Estudos de caso em Penha, SC*. (pp. 153-170). Itajaí: Universidade do Vale do Itajaí.
- BREIBY, A., JOBLING, M. 1985. Predatory role of flying squid (*Todarodes sagittatus*) in north Norwegian waters. *NAFO Science Council Studies*, 9:125-132.
- BRISMAR T. & GILLY, W.F. 1987. Synthesis of sodium channels in the cell bodies of squid giant axons. *Proceedings of the National Academy of Science*, 84: 1489-1463.
- BRODZIAK, J.K.T. & MACY, W.K. 1996. Growth of long-finned squid, *Loligo pealei*, in the northwest Atlantic. *Fishery Bulletin* 94, 212-236.
- BRUNETTI, N.E. & IVANOVIC, M.L. 1991. Morfologia y morfometría de los estatolitos del calamar (*Illex argentinus*). *Frente Marítimo*, 9: 53-61.
- BYRNE, R.A., U. GRIEBEL, J.B. WOOD & J.A. MATHER 2003. Squids say it with skin: a graphic model for skin displays in Caribbean Reef Squid. *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 3: 29-35.

- CADDY, J.F. 1983. The cephalopods: factors relevant to their population dynamics and to the assessment and management of stocks. *FAO. Fisheries Technical Paper*, 231: 416-452.
- CADDY, J.F. 1991. Daily rings on squid statoliths: An opportunity to test standart population models? *In: JEREB, P.; RAGONESE, S.; BOLETZKY, S.V. Squid age determination using statoliths.* p. 83-96.
- CAMPANA, S.E. & NEILSON, J.D. 1985. Microstructure of fish otoliths. *Canadian Journal Fisheries Aquatics Science*, 42, 1014-1032.
- CASTELLANOS, Z. J. A. 1967. Contribución al estudio biológico de *Loligo brasiliensis*. *Boletin del Instituto de Biologia Marina*, 14: 5-35.
- CASTRO, B.G., GARRIDO, J.L.& SOTELO, C.G. 1992. Change in composition of digestive gland and mantle muscle of the cuttlefish *Sepia officinalis* during starvation. *Marine Biology* 114, 11-20.
- CLARKE, M.R. 1962. The identification of cephalopods beaks and the relationship between beak size and total body weight. *Bulletin British Museum (Nat. His.) Zool.*, 8: 419-480.
- CLARKE, M.R. 1965. "Growth rings" in the beaks of the squid *Moroteuthis ingens* (Oegopsida, Onychoteuthidae). *Malacologia* 3(2): 297-307.
- CLARKE, M.R. 1978. The cephalopod statolith – An introduction to its form. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 58(3): 701-702.
- CLARKE, M.R. 1987. Cephalopod biomass – estimation from predation. *In: BOYLE, P.R. (Ed.) Cephalopod life cycles.* Vol. 2, p. 221-237. London Academic Press.
- CLARKE, M.R. 1996. Cephalopod as prey. III. Cetaceans. *In: The role of cephalopods in the world's. Philosophical Transactions of The Royal Society.* London, 351: 1053-1065.
- CLARKE, M.R. 1998. The value of statolith shapes for systematics, taxonomy and identification. *In: N. A. VOSS; M. VECCHIONE; R.B. TOLL & SWEENWY (Eds. ). Systematics and Biogeography of Cephalopods.* Smithsonian Contribution to Zoology, 586: 69-76.
- CLARKE, A; RODHOUSE, P.G.; GORE, D.J. 1994. Biochemical composition in relation to the energetics of growth and sexual maturation in the ommatrephidae squid *Illex argentinus*. *Philosophical Transactions of The Royal Society*, 344: 201-212.
- COELHO, M.L. 1985. Review of influence of oceanographic factors on cephalopod distribution and life cycles. *NAFO scientific Council Studies*, 9: 47-57.
- COELHO, M.; DOMINGUES, P. BALGUERIAS, E. FERNANDEZ, M. & ANDRADE, J. P. 1997. A comparative study of the diet of *Loligo vulgaris* (Lamarck, 1799) (Mollusca: Cephalopoda) from the south coast of Portugal and the Saharan Bank (Central-East-Atlantic). *Fisheries Research*, 29: 245-255.

COLLINS, M.A.; BURNELL, G.M. & RODHOUSE, P.G. 1995. Recruitment, maturation and spawning of *Loligo forbesi* Steenstrup (Cephalopoda: Loliginidae) in Irish waters. *ICES Journal of Marine Sciences*, 52: 127-137.

COLLINS, M.A. & PIERCE, G.J. 1996. Size selectivity in the diet of *Loligo forbesi* (Cephalopoda: Loliginidae). *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom*, 76: 1081-1090.

COOPER, J. 1979. Length-mass relationships, water content and values for two species of squid *Loligo reynaudi* and *Todaropsis eblane* off the south-western Cape. *Fisheries Bulletin of South African*, 11:43-45.

COOPER, K. M. & HANLON, R. T. 1986. Correlation of iridescence with changes in iridophore platelet ultrastructure in the Squid *Lolliguncula brevis*. *Journal of Experimental Biology*, 121: 451-455.

CORNER, B.D. & MOORE, H.T. 1980. Field observations on the reproductive behavior of *Sepia latimanus*. *Micronesica*, 16: 235-260.

COSTA, P.A.S. 1994. Alimentação, ciclo reprodutivo e associação de *Loligo sanpaulensis* Brakonieccki, 1984 (Cephalopoda: Loliginidae) com a ictiofauna demersal na plataforma costeira de Cabo Frio, Rj. *Dissertação de Mestrado*, Museu Nacional do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ, 80p.

COSTA, P.A.S. & FERNANDES, F.C. 1993. Seasonal and spatial changes of cephalopods caught in the Cabo Frio (Brazil) upwelling system. *Bulletin of Marine Science*, 52(2): 751-759.

COSTA, P.A.S & HAIMOVICI, M. 1990. A pesca de lulas e polvos no litoral do Rio de Janeiro. *Ciência e Cultura*, 42(12): 1124-1130.

CROXALL, J. P. & PRINCE, P.A. 1982. Calorific content of squid (Molluca: Cephalopoda). *British Antarctic Survey Bulletin*, 55: 27-31.

DAWE, E.G. 1988. Length-weight relationships of short-finned squid in Newfoundland and the effect of diet on condition and growth. *Transactions of the American Fisheries Society*, 117: 591- 599.

DAWE, E.G. & BRODZIAK, J.K.T. 1988. Trophic relationships, ecosystem variability and recruitment. In: E.G. DAWE, P.G. RODHOUSE & R.K. O'DOR (Eds.). Squid recruitment and dynamics: The genus *Illex* the model, the commercial *Illex* species and influences on variability. *FAO Fisheries Techonology Papers*, 125-126.

DAWE, E. G. & NATSUKARI, Y. 1991. Light microscopy. In: JEREB, P.; RAGONESE, S.; BOLETZKY, S.V. 1991. *Squid age determination using statoliths*. Proceedings of the international workshop, p. 83-96.

DAWE, E. G.; O'DOR, R.K.; O'DENSE, P.H. & HURLEY, G.V., 1985. Validation and application of an ageing technique for short-finned squid (*Illex illecebrosus*). *Journal Northwest Atlantic Fisheries Science*, 6: 107-116.

DIMARCO, F.P.; HANLON, R.T. 1997. Agonistic behavior in the squid *Loligo plei* (Loliginidae, Teuthoidea): Fighting tactics and the effects of size and resource value. *Ethology* 103(2): 89-108

- DIMMLICH, W.F. & HOEDT, F.E. 1998. Age and growth of the myopsid squid *Loliolus noctiluca* in Western Port, Victoria, determined from statolith microstructure analysis. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 78, 577-586.
- DRAGOVICH, A. & KELLY-JÚNIOR, J.A. 1967. Occurrence of the squid, *Lolliguncula brevis*, in some coastal waters of western Florida. *Bulletin of Marine Science*, 17 (4): 840-844
- DUBAS, F.; HANLON, R. T.; FERGUSEN, G. P. & PINKSER, H. M. 1986b. Localization and Stimulation of Chromatophore Motoneurons in The Brain of the squid, *Lolliguncula brevis*. *Journal of Experimental Biology*, 121: 1-25.
- DUBAS, F.; LEONARD, R.B. & HANLON, R.T. 1986a. Chromatophores motoneurons in the Brain of the Squid, *Lolliguncula brevis*: an HRP Study. *Brain Research*, 374: 21-29
- DURHOLTZ, M.D.; KRETSINGER, R.H. & LIPINSKI, M.R. 1999. Unique proteins from the statoliths of *Lolliguncula brevis* (Cephalopoda: Loliginidae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part B* 123 (1999) 381-388.
- DURHOLTZ, M.D. LIPINSKI, M.R. & FIELD, J.G. 2002. Laboratory validation of periodicity of incrementation in statolith of the South African chokka squid *Loligo vulgaris reynaudii* (d'Orbigny, 1845): a reevaluation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 279, 41-59.
- ENNIS, G. P. & COLLINS, P. W. 1979. Food and feeding of the short finned squid *Illex illecebrosus* during its seasonal occurrence in the Newfoundland area. *ICNAF Selected Papers*, 5: 25-29.
- FAO. 1995. Code of Conduct for Responsible Fisheries Rome, FAO. 41 p.
- FAO yearbook. 2004. *Fishery Statistics – capture production 2002*. Vol. 94/1. Rome: Food and Agricultural Organization.
- FAO. 2009. <http://www.fao.org/fishery/species/3565> (Acessado em 20 de Março de 2009).
- FERGUSON, G.P.; MARTINI, F.M. & PINSKER, H.M. 1988. Chromatophore motor fields in the squid, *Lolliguncula brevis*. *Journal of Experimental Biology*, 134: 281-295.
- FIELDS, W. G. 1965. The structure, development, food relations, reproduction and life story of the squid *Loligo opalescens*. *California Department of Fish & Game Fishery Bulletin*, 131: 1-108.
- FILIPPOVA, Y.A. 1971. The distribution of squids in the pelagic waters of the world ocean. *Osnovy biologicheskoi produktivnosti okeana - ee ispol'zovanie*. Izdatel'stvo "Nauka", Moskva, 1971. p.89-101. NMFS/NOAA, *Foreign Fisheries* (translation).
- FINKE, E.; PORTNER, H.O.; LEE, P.G. & WEBBER, D.M. 1996. Squid (*Lolliguncula brevis*) life in shallow waters: Oxygen limitation of metabolism and swimming performance. *Journal of Experimental Biology*, 199 (4):911-921.

- FORSYTHE, J.W. 1984. *Octopus joubini* (Mollusca: Cephalopoda): A detailed study of growth through the life cycle in a closed sea-water system. *Journal of Zoology of London*, 202: 393-417.
- FORSYTHE, J.W. 1993. A Working Hypotheses of How Seasonal Temperature Change may Impact the Field Growth of Young Cephalopods. In: Okutani, T.; O'Dor, R.K. & Kubodera, T. (Eds) *Recent advances in cephalopod fisheries and biology*. pp.241-262. Tokyo, Tokai University Press.
- FORSYTHE, J.W. 2004. Accounting for the effect of temperature on squid growth in nature: from hypothesis to practice. *Marine and Freshwater Research* 55, 331-339.
- FORSYTHE, J.W. & HANLON, R.T. 1988. Effect of temperature on laboratory growth, reproduction and life span of *Octopus bimaculatus*. *Marine Biology*, 98: 369-79.
- FORSYTHE, J.W. & HANLON, R.T. 1989. Growth of the eastern Atlantic squid, *Loligo forbesi* Steenstrup (Mollusca: Cephalopoda). *Aquaculture Fisheries Manage*, 20: 1-14.
- FORSYTHE, J.W. & VAN HEUKELEM, W.F. 1987. Growth. In: BOYLE, P.R. (Ed.) *Cephalopod Life Cycles*. Vol. II. Academic Press. pp.157-201.
- FORSYTHE, J.W.; WALSH, L.S.; TURK, P.E.; LEE, P.G. 2001. Impact on temperature on juvenile growth and age at first egg-laying of the pacific reef squid *Sepioteuthis lessoniana* reared in captivity. *Marine Biology* 138, 103-112.
- GASALLA, M.A.; POSTUMA, F.A. & TOMÁS, A.R.G. 2005. Captura de lulas (Mollusca: Cephalopoda) pela pesca industrial desembarcada em santos: comparação após 4 décadas. *Brazilian Journal of Aquatic Science and Technology*, Itajaí, v. 9, n. 2, p. 5-8.
- GONZÁLEZ, A. F.; CASTRO, B. G. & GUERRA, A. 1996. Age and growth of the short-finned squid *Illex coindetii* in Galician waters (NW Spain) based on statolith analysis. – *ICES Journal of Marine Science*, 53: 802–810.
- GRAZIADEI, P. 1964. Receptors in the sucker of the cuttlefish. *Nature*, 203: 384-386.
- GRISLEY, M.S. & BOYLE, P.R. 1988. Recognition of food in *Octopus* digestive tract. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology*, 118: 7-32.
- GRIST, E.P.M. & des CLERS. 1998. How seasonal temperature variations may influence the structure of annual squid populations. *Ima Journal of Mathematics Applied in Medicine and Biology* 15, 187-209.
- GRIST, E.P.M. & des CLERS. 1999. Seasonal and genotypic influences on life cycle synchronisation: further insights from annual squid. *Ecological Modelling*, 115: 149-163.
- GUERRA, A. & GANDARAS, P. G. 1983. Las pesquerías mundiales de cefalópodos: situación actual y perspectivas. *Informe Técnico de Investigaciones Pesqueiras*, (102-104): 141p.

GUERRA, A. & ROCHA, F. 1994. The life history of *Loligo vulgaris* and *Loligo forbesi* (Cephalopoda: Loliginidae) in Galician waters (NW Spain). *Fisheries Research*, 21(1-2): 43-69.

GUSMÃO, R.P. 1990. *Diagnóstico-Brasil: a ocupação do território e o meio ambiente*. Rio de Janeiro; IBGE. Diretoria de Geociências. 170 p.

HADDON, M. 2001. *Modeling and Quantitative Methods in Fisheries*. Chapman and Hall, London, 406 p.

HAIMOVICI, M. 1985. Cephalopods of Brazil. In: RIOS, E. C. (Ed.) *Seashells of Brazil*. Rio Grande, Museu Oceanográfico da Fundação Universidade do Rio Grande p. 283-288 + lâminas.

HAIMOVICI, M. & ANDRIGUETTO FILHO, J. M. 1986. Cefalópodes costeiros capturados na pesca de arrasto do litoral sul do Brasil. *Arquivos de Biologia e Tecnologia*, 29 (3): 473-495.

HAIMOVICI, M. & PEREZ, J. A. A. 1991a. Abundância e distribuição de cefalópodes em cruzeiros de prospecção pesqueira demersal na plataforma externa e talude continental do Sul do Brasil. In: CASTELLO, J. P. & HAIMOVICI, M. (eds.) Simpósio da FURG de Pesquisa Pesqueira. *Atlântica*, 13(1): 189-200.

HAIMOVICI, M. & PEREZ, J. A. A. 1991b. The coastal cephalopod fauna of southern Brazil. *Bulletin of Marine Science*, 49 (1-2): 221-230.

HAIMOVICI, M.; PEREZ, J. A. A. & COSTA, P.A.S. 1989. A review of cephalopods occurring in the waters of Rio de Janeiro state, Brazil with first record of four species. *Revista Brasileira de Biologia*, 49(2): 503-510.

HANLON, R.T. 1982. The functional organization of chromatophores and iridescent cells in the body patterning of *Loligo plei* (Cephalopoda: Myopsida). *Malacologia*, 23: 89-119.

HANLON, R.T. 1988. Behavioral and body patterning characters useful in taxonomy of field identification of cephalopods. *Malacologia*, 29: 247-264.

HANLON, R.T.; COOPER, K.M.; BUDELMANN, B.U. & PAPPAS, T.C. 1990. Physiological color change in squid chromatophores. I. Behavior, morphology and pharmacology in *Lolliguncula brevis*. *Cell and Tissue Research*, 259: 3-14.

HANLON, R. T., HIXON, R. F., FORSYTHE, J.W. & HENDRIX, J.P. 1979. Cephalopods attracted to experimental night lights during a saturation dive at St. Croix, U.S. Virgin Islands. *Bulletin of the American Malacological Union*, 53-58.

HANLON, R. T., HIXON, R. F., & HULET, W. H. 1983. Survival, growth, and behavior of the loliginid squid, *Loligo plei*, *Loligo pealei* and *Lolliguncula brevis* (Mollusca: Cephalopoda) in closed sea water systems. *Biological Bulletin*, 165, 637-685.

HANLON, R. T., MAXWELL, M. R., SHASHAR, N., LOEW, E. R. & BOYLE, K. 1999. An ethogram of body patterning behavior in the biomedically and commercially valuable squid *Loligo pealei* off Cape Cod, USA. *Biological Bulletin*, 197: 49-62.

- HANLON, R.T. & MESSENGER, J.B. 1996. *Cephalopod Behaviour*. Cambridge University Press. 232p.
- HANLON, R.T.; SMALE, M.J. & SAUER, W.H.WH. 1994. An ethogram of body patterning behavior in the squid *Loligo vulgaris reynaudii* on spawning grounds in South Africa. *Biological Bulletin*, 187: 363-372.
- HANLON, R.J.; YANG, W.T.; TURK, P.E.; LEE, P.G. & HIXSON, R.F. 1989. Laboratory culture and estimated life span of the Eastern Atlantic squid, *Loligo forbesi* Steenstrup 1956 (Mollusca: Cephalopoda). *Aquaculture Fisheries and Management*, 20: 15-34.
- HATFIELD, E.M.C. 2000. Do some like it hot? Temperature as a possible determinant of variability in the growth of the Patagonian squid, *Loligo gahi* (Cephalopoda: Loliginidae). *Fisheries Research* 47: 27-40.
- HATFIELD, E.M.C; RODHOUSE, P.G.; BARBER, D.L. 1992. Production of soma and gonad in maturing female *Illex argentinus* (Mollusca: Cephalopoda). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 72: 281-291.
- HERRÁN, R.A. 1988. Análisis de contenidos estomacales em peces. Revisión bibliográfica de los objetivos y la metodología. *Informe Técnico Del Instituto Español de Oceanografía*, nº 63, 74 p.
- HIXON, R. F. 1983. *Loligo opalescens*. In: BOYLE, P.R. (Ed.) *Cephalopod Life Cycles*. Volume II. Species Account. Academic Press. London pp. 95-114.
- HIXON, R.E. & VILLOCH, M.R. 1984. Growth rings in the statolith of young laboratory cultured squids (*Loligo opalescens*). *American Malacology Bulletin*, 2: 93.
- HO, J.D.; MOLTSCHANIWSKYJ, N. A. & CARTER, C.G. 2004. Energy balance as a determinant of two-phase growth in cephalopods. *Marine and Freshwater Research*, 55: 395-401.
- HOBSON, K.A. 1999. Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia* 120:314-326.
- HUNT, S., & NIXON, M. (1981). A comparative study of protein composition in the chitin-protein complexes of the beak, pen, sucker disc, radula and oeso phaegeal cuticle of cephalopods. *Comparative Biochemistry Physiology*, 68B: 535-546.
- HURLEY, A.C. 1977. Mating behavior of the squid *Loligo opalescens*. *Marine Behavior and Physiology*, 4: 195-203.
- HYSLOP, E. J. 1980. Stomach content-analysis - a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17: 411-429.
- IKEDA Y., WADA Y., ARAI N. & SAKAMOTO W. (1999) Note on size variation of body and statoliths in the oval squid *Sepioteuthis lessoniana* hatchlings. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 79, 757-759.
- JACKSON, G.D. 1989. The use of statolith microstructures to analyze life-history events in the small tropical cephalopod *Idiosepius pygmaeus*. *Fisheries Bulletin*, 87:265-272.

- JACKSON, G. 1990a. Age and growth of the tropical near shore loliginid squid *Sepioteuthis lessoniana* determined from statolith growth rings analysis. *Fisheries Bulletin of United States*, pp. 88: 113-118.
- JACKSON, G. 1990b. The use of tetracycline staining techniques to determine statolith growth ring periodicity in the tropical loliginid squids *Loliolus noctiluca* and *Loligo chinensis*. *Veliger*, pp. 33: 395-399.
- JACKSON, G. D. 1994a. Application and future potential of statolith increments analysis in squids and sepioids. *Canadian Journal Fisheries Aquatics Sciences*, pp. 51: 2612-2625.
- JACKSON, G. 1994b. Statolith age estimates of the loliginid squid *Loligo opalescens* (Mollusca: Cephalopoda), corroboration with culture data. *Bulletin Marine Science*, pp. 54: 554-557.
- JACKSON, G.D. 2004. Advances in defining the life histories of myopsid squid. *Marine and Freshwater Research*, 55: 357-365.
- JACKSON, G. D.; ARKHIPKIN, A.I.; BIZIKOV, V.A. & HANLON, R.T. 1993. Laboratory and field corroboration of age and growth from statoliths and gladii of the loliginid squid *Sepioteuthis lessoniana* (Mollusca: Cephalopoda). In: OKUTANI, R.K. & T. KUBODERA) "Recent Advances in Cephalopod Fisheries Biology". Tokai University Press: Tokyo, Japan. pp. 189-199.
- JACKSON, D. G. & CHOAT, J. H. 1992. Growth in tropical cephalopods: an analysis based on statolith microstructure. *Canadian Journal Fisheries Aquatics Sciences*, 49: 218-228.
- JACKSON, G.D. & DOMEIER, M.L. 2003. The effects of an extraordinary El Niño/ La Niña event on the size and growth of the squid *Loligo opalescens* off Southern California. *Marine Biology* 142, 925-935.
- JACKSON, G.D. & FORSYTHE, J.W. 2002. Statolith age validation and growth of *Loligo plei* (Cephalopoda: Loliginidae) in the north-west Gulf of Mexico during spring/summer. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 82, 3991/1-2.
- JACKSON, G. D.; FORSYTHE, J. W.; HIXON, R. F. & HANLON, R. T. 1997. Age, growth, and maturation of *Lolliguncula brevis* (Cephalopoda: Loliginidae) in the northwestern Gulf of Mexico with a comparison of length-frequency versus statolith age analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54(12): 2907-2919.
- JACKSON, G.D. & MOLTSCHANIWSKYJ, N.A. 2001. Temporal variation in growth rates and reproductive parameters in the small near-shore tropical squid *Loliolus noctiluca*; is cooler better? *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 218: 167-177, 2001.
- JACKSON, G.D. & MOLTSCHANIWSKYJ, N.A. 2002. Spatial and temporal variation in growth rates and maturity in the Indo-Pacific squid *Sepioteuthis lessoniana* (Cephalopoda: Loliginidae). *Marine Biology*, 140:747-754.
- JACKSON, G. D. & YEATMAN, J. 1996. Variation in size and age at maturity in *Photololigo* (Mollusca: Cephalopoda) from the northwest shelf of Australia. *Fisheries Bulletin*, 94:59-65.

JANTZEN, T. M. & HAVENHAND, J. N. 2003. Reproductive behavior in the squid *Sepioteuthis australis* from south Australia: ethogram of reproductive body patterns. *Biological Bulletin*, 204: 290-304.

JEREB, P.; RAGONESE, S. & BOLETZKY, S.V. (Eds.), 1991. *Squids Age Determinations Using Statoliths*, Proceedings of the International Workshop, Istituto di Tecnologia della Pesca e del Pescato, Mazzara del Vallo, Sicily, Italy, 9-14 october 1989, N.T.R.- I.T.T.P. Special Publication. 1:128pp.

JEREB, P & ROPER, C.F.E. 2005. Cephalopods of the world. An annotated and Illustrated catalogue of species known to date. Volume 1. Chambered nautilus and sepioids (Nautilidae, Sepiidae, Sepiolidae, Sepiadariidae, Idiosepiidae and Spirulidae). FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No. 4, Vol. 1. Rome, FAO. pp. 51-55.

JUANICÓ, M. 1979. Contribuição ao estudo da biologia dos Cephalopoda, Loliginidae do Atlântico Sul Ocidental, entre Rio de Janeiro e Mar del Plata. *Tese de Doutorado*, Instituto Oceanográfico de São Paulo, 102p.

KEAR, A.J. 1992. The diet of Antarctic squid, a comparison of the conventional and serological gut contents analyses. *Journal of Experimental Biology and Ecology*, 156: 161-178.

KEAR, A.J. & BOYLE, P.R. 1992. Loss of meal antigenicity during digestion in *Sepia officinalis* (Cephalopoda: Sepioidea). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 72: 543-551.

KING, A.J.; ADAMO, S.A. & HANLON, R.T. 1999. Contact with squid egg capsules increases agonistic behavior in male squid (*Loligo pealei*). *Biological Bulletin*, 197: 256.

KRISTENSEN, T. K. 1980. Periodical growth rings in cephalopod statoliths. *Dana*, 1: 39-51.

LANGE, A.M.T. & SISSEWINE, M.P. 1980. Biological considerations relevant to the management of squid (*Loligo pealei* and *Illex illecebrosus*) of the Northwest Atlantic. *Marine Fisheries Review*, 42: 23-38.

LAROE, E.T. 1967 A contribution to the biology of the Loliginidae (Cephalopoda: Myopsida) of the tropical western Atlantic. *M. Sc. Thesis*, University of Miami, Coral Gables. Florida, 220p.

LAUGHLIN, R. A. & LIVINGSTONE, R. J. 1982. Environmental and trophic determinants of the spatial/ temporal distribution of the brief squid (*Lolliguncula brevis*) in the Apalachicola Estuary (North Florida, USA). *Bulletin of Marine Science*, 32: 487-497.

LETA, H.R. 1982. Descripción de la morfología de los estatólitos de tres especies de calamar (Cephalopoda: Teuthoidea). *Com. Soc. Malac. Urug.*, 43 (6):87-94.

LIPINSKI, M.R. 1978. The age of squid, *Illex illecebrosus* (Le Sueur, 1821) from their statoliths. *ICNAF Res. Doc.* 78/II/15, 4 pp.

- LIPINSKI, M.R. 1985. Laboratory survival of *Alloteuthis subulata* (Cephalopoda: Loliginidae) from the Plymouth area. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 65 (4): 845-855.
- LIPINSKI, M.R. 1986. Methods for the validation of squid age from statoliths. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 66: 505-526.
- LIPINSKI, M.R. 1987. Food and feeding of *Loligo vulgaris reynaudii* from St. Francis Bay, South Africa. *South African Journal Marine Science*, 5: 557-564.
- LIPINSKI, M.R. 1990. Changes in the pH in the caecum of *Loligo vulgaris reynaudii* during digestion. *South African Journal Marine Science*, 9: 43-51.
- LIPINSKI, M.R., DAWE, E. & NATSUKARI, Y. 1991. Introduction. Squid age determination using statoliths. In: JEREB, P.; RAGONESE, S.; BOLETZKY, S.V. *Squid age determination using statoliths*, 77-81.
- LIPINSKI, M.R.; DURHOLTZ, M.D. & UNDERHILL, L.G. 1998. Field validation of age readings from the statolith of chokka squid (*Loligo vulgaris reynaudii* d'Orbigny, 1845) and an assessment of associated errors. *ICES Journal of Marine Science* 55, 240-257.
- LIPINSKI, M. & LINKOWSKI, T. 1988. Food of the squid *Ommastrephes bartramii* (Lesueur, 1821) from the South- West Atlantic Ocean. *South African Journal of Marine Science*, 6: 43-46.
- LIVINGSTON, R. J; KOBYLINSKI G.J.; LEWIS F.G. & SHERDIN, P.F. 1976. Long-term fluctuations of epibenthic fish and invertebrate populations in Apalachicola Bay, Florida. *Fisheries Bulletin*, 74 (2): 311-321
- LONG, T.M.; HANLON, R.T.; TER MAAT, A. & PINSKER, H.M. 1989. Non-associative learning in the squid *Lolliguncula brevis* (Mollusca, Cephalopoda). *Marine Behavior and Physiology*, 16: 1-9.
- LONGHURST, A.R. & PAULY, D. 1987. Ecology of tropical oceans. *Academic Press*, San Diego, Calif.
- MACY III, W.K. 1982. Feeding patterns of the long finned squid *Loligo pealei* in the New England waters. *Biological Bulletin* 162: 28-38.
- MANGUM, C. P. 1991. Salt sensitivity of the hemocyanin of eury and stenohaline squids. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 99 (1/2): 159-161.
- MANGOLD, K. 1983. Food, feeding and growth in cephalopods. *Memoirs of the National Museum of Victoria*, 44: 81-93.
- MANGOLD, K. 1987. Reproduction. In: BOYLE, P.R. (Ed.). *Cephalopod Life Cycles*. Vol. II. Academic Press. Pp.157-201.
- MANZONI, G.C. & LAVACA, L. 1996. Sobrevivência dos gastrópodes predadores *Thais haemastoma* (Linnaeus, 1767) e *Cymatium p. parthenopeum* (von Salis, 1793) em diferentes tratamentos de castigo. p.555. In: Reunião especial da SBPC, 3, Florianópolis, Resumos. SBPC/UFSC.

- MARTINS, H. R. 1982. Biological studies of the exploited stock of *Loligo forbesi* (Mollusca: Cephalopoda) in the Azores. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 62: 799- 808.
- MARTINS, R.S. 2002. Loliginídeos na Ilha de Santa Catarina: Características e relações ecológicas, com ênfase em *Loligo plei* (Cephalopoda: Teuthida: Myopsina). *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal do Paraná. 198p.
- MARTINS, R. S.; PEREZ, J. A. A. 2006. Cephalopods and fish attracted by night lights in coastal shallow waters off southern Brazil, with a description of squid and fish behavior. *Revista de Etologia*, 8: 27-34.
- MARTINS, R. S.; PEREZ, J. A. A.; SCHETTINI, C. A. F. 2006. The squid *Loligo plei* around Santa Catarina Island, Southern Brazil: ecology and interactions with the coastal oceanographic environment. *Journal of Coastal Research*, v. SI 39, p. 1285-1290.
- MARENZI, A. W., & BRANCO, J. O. 2006. O cultivo do mexilhão *Perna perna* no município de Penha, SC. In J. O. BRANCO, & A. W. MARENZI, *Bases Ecológicas para um desenvolvimento sustentável: Estudos de caso em Penha, SC*. pp. 227-244. Itajaí: Editora da Universidade do vale do Itajaí.
- MATHER, J. A. & MATHER, D.L. 1994. Skin colours and patterns of juvenile *Octopus vulgaris* (Mollusca, Cephalopoda) in Bermuda. *Vie Milieu* 44: 267-272.
- MESSENGER, J.B. 1968. The visual attack of the cuttlefish, *Sepia officinalis*. *Animal Behavior*, 16: 342-357.
- MESSENGER, J.B. 1991. Photoreception and vision in Molluscs. In: *Evolution of the Eye and Visual System*, MacMillan, London.
- MESSENGER, J.B. 2001. Cephalopod chromatophores: neurobiology and natural history. *Bio Rev.* 76: 473-528.
- MOLTSCHANIWSKYJ, N. A. 1995. Multiple spawning events and somatic growth of the tropical squid *Photololigo*: does a trade-off occur between reproductive and somatic growth? *Marine Biology* 123:127-135.
- MOLTSCHANIWSKYJ, N. A. 2004. Understanding the process of growth in cephalopods. *Marine and Freshwater Research*, 55: 379-386.
- MOMMSEN, T. P.; HOCHACHKA, P. W. 1981. Respiratory and enzymatic properties of squid heart mitochondria. *European Journal of Biochemistry*, 120: 345-350.
- MORRIS, C. C. 1991. Statocyst fluid composition and its effects on calcium carbonate precipitation in the squid *Alloteuthis subulata* (Lamarck, 1798); towards a model for biomineralization. *Bulletin Marine Science*, 49, pp. 379-388.
- MOYNIHAN, M. 1985. *Communication and non communication by cephalopods*. Bloomington: Indiana University Press.
- MOYNIHAN, M. & RODANICHE, A.F. 1982. The behavior and natural history of the Caribbean reef squid *Sepioteuthis sepioidea*. With a consideration of social, signal and

defensive patterns for difficult and dangerous environments. *Advances in Ethology*, 25: 1-151.

NAEF, A. 1921-1923. Die Cephalopoden. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, *Monogr.* 35, I, II, 863 pp. 19 pls.

NAKAMURA, Y & SAKURAI, Y. 1991. Validation of daily growth increments in statoliths of Japanese common squid *Todarodes pacificus*. *Nippon Suisan Gakkai Shi.* 57: 2007-2011.

NATSUKARI, Y., NAKANOSE, T., & ODA, K. 1988. Age and growth of the loliginid squid *Photololigo edulis* (Hoyle, 1885). *Journal Experimental Marine Biology and Ecology*, 116: 177-190.

NESIS, K.N. 1983. *Dosidicus gigas*. In: *Cephalopods Life Cycles. Species Accounts.* Vol. I, 217-232. London, Academic Press.

NESIS, K.N. 1987. *Cephalopods of the world*. T.F.H. Publications, Neptune City, NJ, 351p.

NIXON, M. 1987. Cephalopods diets. In: P.R. BOYLE(Ed.) *Cephalopod Life Cycles.* Vol II. Comparative Reviews. Academic Press, London, pp. 201-220.

NUNES, J.A.C.C.; CHAVES, L.C.T.; MAIA-NOGUEIRA, R. & SAMPAIO, C.L.S. 2007. Association between juvenile reef fish and the Caribbean reef squid *Sepioteuthis sepioidea* on north-eastern Brazilian coastal reefs. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 87, pp 761-762. doi:10.1017/S0025315407055130

O'DOR, R.K. & WELLS, M.J. 1978. Reproduction versus somatic growth, hormonal control in *Octopus vulgaris*. *Journal of Experimental Biology*, 77: 15-31.

O'DOR, R.K. & WELLS, M.J. 1987 Energy and nutrient flow. In: P.R. BOYLE (Ed.). *Cephalopod Life Cycles.* Vol II. Comparative Reviews. Academic Press, London, pp. 109-220.

OGBURN-MATTHEWS, M. V. & ALLEN, D.M. 1993. Interactions among dominant estuarine nekton species. *Estuaries* 16 (4): 840-850.

OLIVEIRA, M.R. 2003. Ecologia alimentar de *Sotalia guianensis* e *Pontoporia blainvillei* no litoral sul do Estado de São Paulo e litoral do Paraná. *Tese de Mestrado. Universidade Federal do Paraná.*

PACKARD, A. 1982. Morphogenesis of chromatophore patterns in cephalopods: are morphological and physiological 'units' the same? *Malacologia*, 23: 193-201.

PACKARD, A. 1985. Size and distribution of chromatophores during post-embryonic development in cephalopods. *Vie et Milieu*, 35: 285-298.

PACKARD, A. & HOCHBERG, F.G. 1977. Skin patterning in *Octopus* and other genera. *Symposia of the Zoologica Society of London*, 38:191-231.

PACKARD, A. & SANDERS, G. 1969. What the octopus shows to the world. *Endeavour*, 28: 92-99.

- PACKARD, A. & SANDERS, G. 1971. Body patterns of *Octopus vulgaris* and maturation of the response to disturbance. *Animal Behavior*, 19: 780-790.
- PALACIO, F. J. 1977. A study of the coastal cephalopods from Brazil with reference to brazilian zoogeography, Coral Gables, Florida. *Ph.D. Thesis*, University of Miami. 240 p.
- PAULY, D. 1985. Populations dynamics of short lived species, with emphasis on squids. *NAFO Scientific Council Studies*. 9: 171-176.
- PEREZ, J. A. A. 1999. Padronização do esforço da pesca de arrasto em Santa Catarina: o caso da pesca da lula, *Loligo plei*. *Notas Técnicas Facimar*, Itajaí, SC, v. 3, p. 47-56.
- PEREZ, J. A. A. 2002a. Padronização do esforço da pesca de arrasto em Santa Catarina e análise da variação da abundância da lula *Loligo plei* através do Modelo Linear Generalizado. *Notas Técnicas da Facimar*, Itajaí, Santa Catarina, v. 6, p. 19-31.
- PEREZ, J.A.A. 2002b. Biomass dynamics of the squid *Loligo plei* and the development of a small-scale seasonal fishery off Southern Brazil. *Bulletin of Marine Science*, 71(2): 633-651.
- PEREZ, J. A. A. 2006. Potenciais de rendimento dos alvos da pesca de arrasto de talude do Sudeste e Sul do Brasil estimados a partir de parâmetros do ciclo de vida. *Brazilian Journal of Aquatic Science and Technology*, 10: 1-11.
- PEREZ, J.A.A.; AGUIAR, D.C. & OLIVEIRA, U.C. 2002. Biology and population dynamics of the long-finned squid *Loligo plei* (Cephalopoda: Loliginidae) in Southern Brazilian waters. *Fisheries Research*, 58 (3): 267-279.
- PEREZ, J. A. A.; AGUIAR, D. C.; SANTOS, J. A. T. 2006a. Gladius and statolith as tools for age and growth studies of the squid *Loligo plei* (Teuthida: Loliginidae) off southern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, v. 49, n. 5, p. 747-755.
- PEREZ, J.A.A. & HAIMOVICI, M. 1991. Cephalopod collection of Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 37(16): 251-258.
- PEREZ, J. A. A. & O'DOR, R.K. 1998. The impact of environmental gradients on the early life inshore migration of the short-finned squid *Illex illecebrosus*. In: PYNE, A.I.L.; LIPINSKI, M.R.; CLARKE, M.R. & ROELEVELD, M.A.C. (Eds.). Cephalopod Biodiversity, Ecology and Evolution. *South African Journal of Marine Science*, 20: 293-303.
- PEREZ, J. A. A.; O' DOR, R. P.; BECK, P. G. & DAWE, E. G. 1996. Evaluation of gladius structure for age and growth studies of the short-finned squid *Illex illecebrosus* (Theutoidea: Ommastrephidae). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 53:2837-2846.
- PEREZ, J.A.A. & PEZZUTO, P.R. 1998. Valuable shellfish species in the by-catch of shrimp fisheries in the southern Brazil: spatial and temporal patterns. *Journal of Shellfish Research*, 1(17): 303-309.

PEREZ, J.A.A.; SCHETTINI, C.A.F.; BURATTO, J.R. & MACHADO, M. 1997. A pesca artesanal da lula *Loligo plei* na Ilha do Arvoredo: características e relações ecológicas. Verão 1995-96. *Notas Técnicas FACIMAR*, 1: 9-21

PEREZ, J.A.A. & VIDAL, E.G. 1997. Morfologia da desova de *Lolliguncula brevis* (Cephalopoda: Teuthoidea) no litoral catarinense: evidências para um empasse sistemático. *XV Encontro Brasileiro de Malacologia*. 21 a 25 de julho, 1997. Florianópolis, SC. p.49.

PIERCE, G.J.; BOYLE, P.R.; HASTIE, L.C & SANTOS, M.B. 1994. Diets of squid *Loligo forbesi* and *Loligo vulgaris* in the Northeast Atlantic. *Fisheries Research*, 21: 149-163.

PINEDA, S.E.; HERNÁNDEZ, D.R. & BRUNETTI, N.E. 1998. Statolith comparison in two south-west atlantic loliginid squid: *Loligo sanpaulensis* and *Loligo gahi*. In: A.I. L. PAYNE, M.R. LIPINSKI, M.A. CLARKE & M.A.C. ROELEVELD (Eds.) *South African Journal Marine Science*, 20: 347-354.

PORTEIRO, F.M.; MARTINS, H.R. HANLON, R.T. 1990. Some observations on the behavior of adult squids *Loligo forbesi* in captivity. *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom*, 70: 459-472.

PROENÇA, L.A.O. 2002. Clorofila *a* do fitoplâncton em seis enseadas utilizadas para o cultivo de moluscos bivalves no litoral de Santa Catarina. *Notas Técnicas da FACIMAR*, 6: 33-44.

RADTKE, R.L. 1983. Chemical and structural characteristics of statoliths from the short-finned squid (*Illex illecebrosus*). *Marine Biology*, 76: 47-54

ROCHA, F.; CASTRO, B.G.; GIL, M.S. & GUERRA, A. 1994. The diets of *Loligo vulgaris* and *L. forbesi* (Cephalopoda: Loliginidae) in the Northwestern Spanish Atlantic Waters. *Sarsia*, 79: 119-126.

ROCHA, F. GUERRA, A. 1999. Age and growth of two sympatric squid *Loligo vulgaris* and *Loligo forbesi*, in Galician waters (north-west Spain). *Prince in the United Kingdom*, 79: 697-707.

RODHOUSE, P.G. & HATFIELD, E.M.C. 1990. Age determination in squid using statolith growth increments. *Fisheries Research* 8(4): 323-334.

RODHOUSE, P.G. & HATFIELD, E.M.C. 1992. Production of soma and gonad in maturing male *Illex argentinus* (Mollusca: Cephalopoda). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 72: 293-300.

RODHOUSE, P.G. & NIGMATULLIN, C.M. 1996. Role as consumers. In: M.R. CLARKE. (Ed.) *The role of cephalopods in the world's*. *Philosophical Transactions of The Royal Society*, 351: 1003-1022.

RODRIGUES, A.R.; GASALLA, M.A. 2008. Spatial and temporal patterns in size and maturation of *Loligo plei* and *Loligo sanpaulensis* (CEPHALOPODA: LOLIGINIDAE) in Southeastern Brazilian waters, between 23 S and 27 S. *Scientia Marina*, v. 72, p. 631-643.

- ROPER, C.F.E. & HOCHBERG, F.G. 1988. Behavior and systematics of cephalopods from Lizard island, Australia, based on color and body patterns. *Malacologia*, 29 (1): 153-193.
- ROPER, C.F.E.; SWEENEY, M.J. & NAUEN, C.E. 1984. FAO. Species catalogue. Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries. FAO. *Fisheries Synopsis*, 3 (125): 277p.
- ROPER, C. F. E. & YOUNG, R. E. 1975. Vertical distribution of pelagic cephalopods. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 209: 1-51
- RÖRIG, L.R.; GUIMARÃES, S.C.P.; LUIGLI, D.O.; PROENÇA, L.A.O.; MANZONI, G.C. & MARENZI, A.C. 1998. Monitorização de microalgas planctônicas potencialmente tóxicas na área de maricultura da enseada de Armação do Itapocoroy, Penha-SC. *Notas Téc. FACIMAR*. 2:71-79.
- SANTOS, R.A. 1999. Cefalópodes nas relações tróficas do sul do Brasil. *Tese de Doutorado*. Fundação Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande, 60p. + Anexos.
- SANTOS, R.A. & HAIMOVICI, M. 1998. Trophic relations of the long-finned squid *Loligo sanpaulensis* on the southern brazilian shelf. *South African Journal of Marine Science*, 20:81-92.
- SAUER, W. H. H & LIPINSKI, M. R. 1991. Food of the squid *Loligo vulgaris reynaudii* (Cephalopoda: Loliginidae) on their spawning grounds off the Eastern Cape, South Africa. *South African Journal of Marine Science*, 10: 193-201.
- SAUER, W.H.H. & SMALE, M.J. 1993. Spawning behaviour of *Loligo vulgaris reynaudii* in shallow coastal waters of the South-EasternCape, South Africa. pp: 489-498. In: OKUTANI, T.; O'DOR, R.K. & KUBODERA, T. (Eds.). *Recent Advanced in Fisheries Biology*. Tokai University Press, Tokyo.
- SAUER, W.H.H. & SMALE, M.J. & LIPINSKI, M. R. 1991. The location of spawning grounds, spawning and schooling behavior of the squid *Loligo vulgaris reynaudii* (Cephalopoda: Myopsida)off the Eastern Cape coast, South Africa. *Marine Biology*, 114: 97-107.
- SCHETTINI, C.A.F. CARVALHO, J.L.B. & TRUCCOLO, E. 1999. Aspectos hidrodinâmicos da Armação de Itapocoroy, SC. *Notas Técnicas da FACIMAR*, 3: 99-109.
- SCHETTINI, C.A.F.; RESGALLA-JÚNIOR, C.; KUROSHIMA, K.N. 1997. Avaliação preliminar da taxa de sedimentação na região de cultivo de moluscos na Enseada da Armação, SC. *Notas Técnicas da FACIMAR*, 1: 1-17.
- SCHROEDER, R. 2006. Estudo do crescimento do calamar-argentino, *Illex argentinus*, a partir da estrutura do gladius. *Trabalho de Conclusão do Curso de Oceanografia*. Universidade do Vale do Itajaí.
- SCHROEDER, R. 2009. Utilização da microestrutura do gladius como ferramenta na avaliação dos padrões populacionais do calamar-argentino *Illex argentinus*

- (Cephalopoda: Ommastrephidae) relevantes a gestão da pesca de talude no sudeste-sul do Brasil. *Dissertação de mestrado*. Universidade do Vale do Itajaí, Itajaí.
- SCHWARZ, R. 2006. Utilização da microestrutura do estatólito para a determinação da idade e estudos de crescimento de *Illex argentinus* no Sul do Brasil. *Trabalho de Conclusão do Curso de Oceanografia*. Universidade do Vale do Itajaí, 45p.
- SCHWARZ, R. 2009. Utilização da microestrutura do estatólito como ferramenta na avaliação dos padrões populacionais do calamar-argentino *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) relevantes a gestão da pesca de talude no sudeste e sul do Brasil. *Dissertação de mestrado*. Universidade do Vale do Itajaí, Itajaí.
- SCHWARZ, R. & PEREZ, J.A.A. 2007. Diferenciação populacional do calamar-argentino (*Illex argentinus*) (Cephalopoda: Teuthidea) no sul do Brasil através da morfologia e morfometria do estatólito. *Brazilian Journal Aquatics Sciences and Technology*, 11(1):1-12.
- SERPA, G. A., & SOUZA, C. B. 1995. *Penha: a história para todos*. Florianópolis: Paralelo 27.
- SIMONE, L.R. 1997. Redescription of *Lolliguncula brevis* (Blainville) (Myopsida, Loliginidae) from southeastern Brazil. *Iheringia, Series Zoologia*, 82: 141-150.
- SQUIRRES, H. J. & BARRÁGAN, J. H. 1979. *Lolliguncula panamensis* (Cephalopoda: Loliginidae) from the Pacific coast of Colombia. *Veliger*, 222: 67-74.
- SPRATT, J. D. 1978. Age and growth of the market squid, *Loligo opalescens* Berry, in Moterey Bay. *Fishery Bulletin of Department Fish and Game*, 169: 35-44.
- STEER, M.A.; PECL, G.T. & MOLTSCHANIWSKYJ, N.A. 2003. Are bigger calamari *Sepioteuthis australis* hatchlings more likely to survive? A study based on statolith dimensions. *Marine Ecology Progress Series*, 253: 197 – 208.
- SUMMERS, W.C. 1983. *Loligo pealei*. In: BOYLE, P. R. (Ed.). *Cephalopod Life Cycles*. Volume I. Species Accounts. Academic Press, London. pp 115-142.
- TUBLITZ, N.J., GASTON, M.R. & LOI, P.K. 2006. Neural regulation of a complex behavior: body patterning in cephalopod molluscs. *Integrative and Comparative Biology*, 46(6):880-889.
- VAN HEUKELEM, W. F. 1976. Growth, bioenergetics and life-span of *Octopus cyanea* and *Octopus maya*. *PhD. Thesis*. University of Hawaii.
- VAN HEUKELEM, W.F. 1979. Environmental control of reproduction and life spans in octopus, an hypothesis. In: S.S. STANCYK (Ed.). *Reproductive Ecology of Marine Invertebrates*, 123-133. Columbia, University of Carolina Press.
- VAN HEUKELEM, W. F. 1987. *Octopus cyanea*. In: BOYLE, P. R. (Ed.). *Cephalopod Life Cycles*. Vol. I: Species account. London, UK Academic Press. pp. 267–276.

- VAQUERO, R.A.M. 2006. Identificação dos organismos associados ao cultivo de moluscos na enseada da Armação do Itapocoroy, SC. *Trabalho de Conclusão de Curso*. (Graduação em Biologia) - Universidade do Vale do Itajaí.
- VECCHIONE, M. 1991. Observations on the paralarval ecology of a euryhaline squid, *Lolliguncula brevis* (Cephalopoda: Loliginidae). *Fisheries Bulletin*, 89: 515-521.
- VECCHIONE, M., ROPER, C. F. E., & SWEENEY, M. J. 1989. Marine flora and fauna of the eastern United States Mollusca: Cephalopoda. *NOAA Technical Report NMFS*, 73: 1-21.
- VENDEL, A. L. & CHAVES, P. T. C. 1998. Alimentação de *Bairdiella ronchus* (Cuvier) (Perciformes, Sciaenidae) na Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 15 (2): 297-305.
- VIANNA, M. 2001. Camarão: Pescado objetivo ou captura acessória? Sugestões para o gerenciamento da pescaria. *Notas Técnicas da Facimar*, 5: 47-49.
- VILLANUEVA, R. 2000a. Effect of temperature on statolith growth of the European squid *Loligo vulgaris* during early life. *Marine Biology*, 136: 449-460.
- VILLANUEVA R. 2000b. Differential increment-deposition rate in embryonic statoliths of the loliginid squid *Loligo vulgaris*. *Marine Biology* 137: 161-168.
- VOSS, G.L. 1967. The biology and bathymetric distribution of deep-sea cephalopods. *Marine Science*, 5: 511-535.
- VOSS, G.L. 1973. Cephalopod resources of the world. *FAO Fisheries Circular*, 149: 75 p.
- WELLS, M. J. 1978. *Octopus: Physiology and Behavior of an Advanced Invertebrate*. London: Chapman and Hall.
- WELLS, M. J. & CLARKE, A. 1996. Energetics: the costs of living and reproducing for an individual cephalopod. In: CLARKE, M. (Ed.). The role of cephalopod in the world's ocean. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 351: 1083-1104.
- WHITAKER, J.D. 1978. A contribution to the biology of the neritic squids *Loligo pealei* and *Loligo plei* off the Southeastern United States. *MS Thesis College of Charleston* 161 pp.
- WOOD, J.B.; PENNOYER, K. E & DERBY, C.D. 2008. Ink is a conspecific alarm cue in the Caribbean reef squid, *Sepioteuthis sepioidea*, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. doi:10.1016/j.jembe.2008.08.004.
- WORMS, J. 1983. *Loligo vulgaris*. In: P.R. BOYLE (Ed.) *Cephalopod Life Cycles*. Volume I. Species Accounts. Academic Press, London. pp143-158.
- YANG, W.T., HIXON, R.F., TURK, P.E., KREJCI, M.E, HANLON, R.T., HULET, W.H. 1983. Culture of California market squid from hatching -completion of the rearing cycle to second generations hatchlings. *Aquaculture*, 5: 328-339.

YANG, W.T.; HIXSON, R.F.; TURK, P.E.; KREJCI, M.E. HULET, W.H. & HANLON, R.T. 1986. Growth, behavior and sexual maturation of market squid, *Loligo opalescens*, cultures through the life cycle. *Fisheries Bulletin*, 84(4): 771-798.

YOUNG, D. D. & COCKCROFT, V. G. 1994. Diet of common dolphin (*Delphinus delphis*) off the southeast coast of southern Africa: opportunism a specialization? *Journal of Zoology* (234): 41-53.

ZALESKI, T. 2005. Posição sistemática e dinâmica populacional da lula *Lolliguncula brevis* (MOLLUSCA: CEPHALOPODA). *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal do Paraná. 176p.

ZAR, J.H. 1996. *Bioestatistical analysis*. 3rd ed. New Jersey: Prentice-Hall Inc. 662p.