

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

CAMILA MENNA GONÇALVES

**ONTOGENIA DO COMPORTAMENTO NATATÓRIO E SOCIAL EM PARALARVAS
DA LULA, *Doryteuthis opalescens* (Cephalopoda: Loliginidae)**

PONTAL DO PARANÁ

2009

M
591.3
C635.02
2009
ex 01

M 2009. 02

CAMILA MENNA GONÇALVES

**ONTOGENIA DO COMPORTAMENTO NATATÓRIO E SOCIAL EM PARALARVAS
DA LULA, *Doryteuthis opalescens* (Cephalopoda: Loliginidae)**

Monografia apresentada à disciplina de Monografia como requisito parcial à conclusão do curso de Oceanografia no Centro de Estudos do Mar, do Setor Ciências da Terra, da Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Érica A. González Vidal

PONTAL DO PARANÁ

2009

Camila Menna Gonçalves

**“ONTOGENIA DO COMPORTAMENTO NATATÓRIO E SOCIAL EM
PARALARVAS DA LULA, DORYTEUTHIS OPALESCENS
(CEPHALOPODA: LOLIGINIDAE)”**

Monografia aprovada como requisito parcial para a obtenção do grau de
Bacharel em Oceanografia, da Universidade Federal do Paraná, pela
Comissão formada pelos professores:


Prof Dr Alexandre Sachsisda Garcia-CEM/UFPR


Prof Dr Rodolfo Luis Petersen-CEM/UFPR


Dra Tairana Silva Leite-UFPR


Profª Draª Érica Alves González Vidal- CEM/UFPR
Presidente

Pontal do Paraná, 01 de dezembro de 2009

Dedico este trabalho à minha
família.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente aos meus pais, por me darem a possibilidade de cursar Oceanografia e acima de tudo por acreditarem que quando se faz o que gosta, faz bem feito. Amo vocês, muito obrigada por tudo que já fizeram e fazem por mim.

Agradeço a minha irmã, simplesmente por ser quem ela é, e por me incentivar a ser sempre uma cidadã melhor e fazer sempre o melhor possível por mim e pelos outros.

Agradeço meu amor, Allan, por existir e por ser essa pessoa fora do normal, paciente, companheiro, inteligente, amigo, lindo, etc.

Agradeço a minha orientadora, professora Dra. Érica Vidal por ter aceitado a me orientar e principalmente por ter tido paciência e aguentado meu excesso de sentimentalismo e toda a minha inexperiência em relação a tudo.

Agradeço a Daia Faller, por me ajudar em todos os momentos em que precisei e por sempre estar disposta a ajudar a quem estivesse precisando.

Agradeço ao Hugo Juliano por me ajudar diversas vezes a passar as fitas de versão analógica para digital e por ser essa pessoa maravilhosa.

Agradeço a algumas amigas, Fernandinha e Marília porque nas horas em que meu computador não funcionava elas se prontificaram a me emprestar o delas, por esta pequena atitude já diz o quanto são maravilhosas.

Agradeço a Bruna Buzollo, por sempre estar pronta para me ajudar, com seu carinho e carinho quando eu precisasse, e por ser uma verdadeira amiga e irmã.

Agradeço ao Augusto, a Joseane e a minha querida prima Isis por participarem e principalmente me incentivarem em um dos momentos mais emocionante da minha iniciação científica.

Agradeço ao Clésio pela consideração nos últimos 30 segundos finais.

Agradeço a todos os amigos maravilhosos que fiz durante esses 5 anos.

Agradeço a toda turma de Oceanografia da UFPR de 2005 por me receberem tão bem.

Agradeço a todos os professores do CEM da UFPR, que são um exemplo de profissionais.

Agradeço a todos os funcionários do CEM, e principalmente a Isis por sempre nos ajudar no que precisasse.

Epígrafe

“Um homem precisa viajar. Por sua própria conta, não por meio de histórias, imagens, livros, ou TV. Precisa viajar por si, com seus olhos e pés... Conhecer o frio para conhecer o calor. E o oposto. Sentir a distância e o desabrigo para estar bem sob o próprio teto. Um homem precisa viajar para lugares que não conhece para quebrar essa arrogância que nos faz ver o mundo como o imaginamos, e não simplesmente como é ou pode ser; que nos faz professores e doutores do que não vimos, quando deveríamos ser alunos e ir ver”. (Amir Klink, Mar sem fim)

RESUMO

Os cefalópodes, ao contrário dos demais moluscos, possuem um sistema muscular que proporciona a força necessária para a locomoção de "propulsão a jato", a qual permite que os mesmos se desloquem rapidamente. A maioria dos cefalópodes eclode como miniaturas dos adultos e passam seus primeiros estágios de vida em ambiente diferente dos que vivem os adultos, por estes motivos os são chamados de paralarvas. Mas, apesar de serem muito parecidas com os adultos, essas apresentam uma capacidade de natação limitada, além de se encontrarem dispersas na coluna d'água. Durante a ontogenia, o espaçamento entre os indivíduos e a capacidade de natação contra uma corrente parece ser alguns dos fatores mais importantes, na determinação de qualquer comportamento social. A existência de formas elaboradas de interações sociais relacionadas com a em paralarvas ainda não foi avaliada. Portanto, o objetivo deste trabalho é analisar a ontogenia do comportamento natatório em paralarvas de lulas *Doryteuthis opalescens*, principalmente no que se refere aos fatores determinantes da agregação entre os indivíduos para formação de cardumes ou "schooling", que significa grupo de indivíduos que se locomovem em uma determinada sincronia física (mesma velocidade e direção) e apresentam uma natação paralela. A análise do comportamento natatório foi realizada através da observação de vídeos de paralarvas *Doryteuthis opalescens* de 2,5 a 13 mm de comprimento do manto (CM) e idades entre 0 a 60 dias cultivadas em laboratório. Foram realizadas filmagens e posteriormente, análise destas quadro-a-quadro. Dentre os resultados encontrados, o padrão mais evidente foi a atração visual entre as paralarvas. Desde os primeiros dias de vida pós-eclosão, as paralarvas realizaram as mesmas posições (observando e copiando posições) e nadavam nos mesmos desvios angulares em relação à outra que estivesse em seu campo de visão. Porém, ao longo da ontogenia começaram a se agrupar até conseguirem nadar contra a corrente em 'schoolings'. Os resultados indicam que isso se deve principalmente à habilidade de natação contra uma corrente e ao tamanho das paralarvas que formam o 'schooling'.

Palavras-chave: paralarvas, *Doryteuthis opalescens*, comportamento natatório e social.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	12
1.1 HIPÓTESE DE TRABALHO	17
1.2 OBJETIVOS	17
1.2.1 Objetivo Geral.....	17
1.2.2 Objetivos Específicos.....	17
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	18
2.1 MEDIÇÕES REALIZADAS DURANTE AS ANÁLISES DAS FILMAGENS	21
3 RESULTADOS	23
3.1 COMPORTAMENTO NATATÓRIO E SOCIAL DE PARALARVAS RECÉM- ECLODIDAS (0 DIAS)	23
3.2 COMPORTAMENTO NATATÓRIO E SOCIAL AOS CINCO DIAS	25
3.3 COMPORTAMENTO NATATÓRIO E SOCIAL AOS DEZ DIAS	26
3.4 COMPORTAMENTO NATATÓRIO E SOCIAL AOS QUINZE DIAS	28
3.5 COMPORTAMENTO NATATÓRIO E SOCIAL AOS VINTE DIAS	29
3.6 COMPORTAMENTO NATATÓRIO E SOCIAL AOS TRINTA DIAS	31
3.7 COMPORTAMENTO NATATÓRIO E SOCIAL AOS QUARENTA DIAS	32
3.8 COMPORTAMENTO NATATÓRIO E SOCIAL AOS CINQUENTA DIAS	34
3.9 COMPORTAMENTO NATATÓRIO E SOCIAL AOS CINQUENTA E CINCO DIAS	36
3.10 FREQUÊNCIA DOS ÂNGULOS OBSERVADOS AO LONGO DA ONTOGENIA	39
3.11 TABELA DE COMPRIMENTOS DE MANTO E VELOCIDADE DE NATAÇÃO AO LONGO DA ONTOGENIA	39
4 DISCUSSÃO.....	41
5 CONCLUSÃO.....	44
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	45

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1 - COMPRIMENTO DO MANTO (CM).....	20
FIGURA 2 - RÉGUA REFERÊNCIA UTILIZADA AO FUNDO DOS AQUÁRIOS DURANTE A REALIZAÇÃO DAS FILMAGENS, PARA QUE DEPOIS FOSSEM FEITAS AS DEVIDAS CONVERSÕES DE ESCALA.....	20
FIGURA 3 - A) AQUÁRIO REDONDO DE 7 CM DE ALTURA, 12 CM DE DIÂMETRO E COM UMA ABERTURA CENTRAL DE 9 CM, PERMITINDO UMA FILMAGEM DE CIMA (PERSPECTIVA DORSAL DAS PARALARVAS E B) AQUÁRIO RETANGULAR DE 30 CM DE COMPRIMENTO, 20 CM DE ALTURA E 7 CM DE LARGURA	20
FIGURA 4 - DESENHO ESQUEMÁTICO ILUSTRANDO COMO OS ÂNGULOS DE NATAÇÃO DAS PARALARVAS FORAM OBTIDOS, UTILIZANDO-SE UM TRANSFERIDOR COMUM DE 180º ...	21
FIGURA 5 - DESENHO ESQUEMÁTICO ILUSTRANDO COMO OS DADOS DE DISTÂNCIA ENTRE AS PARALARVAS FORAM OBTIDOS, UTILIZANDO-SE UMA RÉGUA NORMAL, A QUAL ERA COLOCADA NO CENTRO DOS OLHOS DE CADA PARALARVA.....	22
FIGURA 6 - PARALARVAS RECÉM-ECLODIDAS DISPERSAS NA COLUNA D'ÁGUA NADAVAM A FAVOR DA CORRENTE	24
FIGURA 7 - DISTRIBUIÇÃO DE FREQUÊNCIA DE ÂNGULOS OBSERVADOS EM PARALARVAS RECÉM-ECLODIDAS.....	24
FIGURA 8 - DUAS PARALARVAS RECÉM-ECLODIDAS NA POSIÇÃO J.....	24
FIGURA 9 - PARALARVAS RECÉM-ECLODIDAS APRESENTANDO MESMA POSIÇÃO DE NATAÇÃO.....	25
FIGURA 10 - DISTRIBUIÇÃO DE FREQUÊNCIA DE ÂNGULOS OBSERVADOS EM PARALARVAS COM 5 DIAS.....	26
FIGURA 11 - PARALARVAS COM CINCO DIAS PÓS-ECLOSÃO DEMONSTRARAM MESMA POSIÇÃO DE NATAÇÃO	26
FIGURA 12 - DISTRIBUIÇÃO DE FREQUÊNCIA DE ÂNGULOS OBSERVADOS EM PARALARVAS COM DEZ DIAS	27
FIGURA 13 - A) O MOMENTO EM QUE UMA PARALARVA COM DEZ DIAS REPELIA A OUTRA E B) DUAS PARALARVAS COM DEZ DIAS OBSERVANDO A MESMA PRESA, SENDO QUE UMA ATACAVA A OUTRA.....	27
FIGURA 14 - DUAS PARALARVAS COM DEZ DIAS, PERPENDICULARES UMA A OUTRA.....	27
FIGURA 15 - DUAS PARALARVAS COM DEZ DIAS, NÃO MUITO PRÓXIMAS, POSICIONADAS PARALELAMENTE UMA DA OUTRA SEM SE REPELIREM.....	28

FIGURA 16 - DISTRIBUIÇÃO DE FREQUÊNCIA DE ÂNGULOS OBSERVADOS EM PARALARVAS COM QUINZE DIAS	29
FIGURA 17 - A E B) DUAS PARALARVAS COM QUINZE DIAS NO MESMO ÂNGULO DE NATAÇÃO	29
FIGURA 18 - A) MOMENTO EM QUE UMA PARALARVA DE QUINZE DIAS ATACA A MESMA PRESA QUE OUTRA PARALARVA ESTAVA ATACANDO, B) MOMENTO EM QUE UMA PARALARVA DE QUINZE DIAS SE ALIMENTAVA DA PRESA CAPTURADA E A OUTRA PARALARVA ATACA SUA PRESA.	29
FIGURA 19 - DISTRIBUIÇÃO DE FREQUÊNCIA DE ÂNGULOS OBSERVADOS EM PARALARVAS COM 20 DIAS.....	30
FIGURA 20 - UMA PARALARVA COM VINTE DIAS QUASE QUE NA POSIÇÃO VERTICAL A 90° .	30
FIGURA 21 - TRÊS PARALARVAS COM VINTE DIAS PRATICAMENTE NA MESMA POSIÇÃO DE NATAÇÃO.....	31
FIGURA 22 - DISTRIBUIÇÃO DE FREQUÊNCIA DOS ÂNGULOS OBSERVADOS EM PARALARVAS COM 30 DIAS.....	32
FIGURA 23 - UMA PARALARVA COM 30 DIAS DESCENDO NA COLUNA D' ÁGUA COM OS TENTÁCULOS ABERTOS	32
FIGURA 24 - DISTRIBUIÇÃO DE FREQUÊNCIA DE ÂNGULOS OBSERVADOS EM PARALARVAS COM 40 DIAS.....	33
FIGURA 25 - A) PARALARVA COM 50 DIAS EM POSIÇÃO J, B) PARALARVA COM 50 DIAS EM POSIÇÃO DE ATAQUE A APROXIMADAMENTE 0° E C) PARALARVA COM 50 DIAS COM UM ÂNGULO DE NATAÇÃO DE 50°.....	33
FIGURA 26 - DUAS PARALARVAS COM 50 DIAS NADANDO EM UM MESMO ÂNGULO DE NATAÇÃO DE 30°, COM A PARALARVA MENOR ATRÁS.....	34
FIGURA 27 - DISTRIBUIÇÃO DE FREQUÊNCIA DE ÂNGULOS OBSERVADOS EM PARALARVAS COM 50 DIAS.....	35
FIGURA 28 - QUATRO PARALARVAS COM 50 DIAS. E TODAS AS PARALARVAS PERMANECERAM NO MESMO ÂNGULO DE NATAÇÃO DE 60°.....	35
FIGURA 29 - CINCO PARALARVAS COM 50 DIAS, SENDO QUE A MAIOR ESTAVA NA FRENTE E A MENOR PERMANECIA MAIS AFASTADA DO GRUPO. E TODAS AS PARALARVAS PERMANECERAM NO MESMO ÂNGULO DE NATAÇÃO DE 60°.....	35
FIGURA 30 - A E B) TRÊS PARALARVAS COM 50 DIAS, NADAVAM PRATICAMENTE NO MESMO ÂNGULO DE NATAÇÃO	36

FIGURA 31 - A E B) DUAS PARALARVAS COM 50 DIAS, SENDO QUE UMA FAZIA A POSIÇÃO J EM CIMA DA OUTRA	36
FIGURA 32 - DISTRIBUIÇÃO DE FREQUÊNCIA DE ÂNGULOS OBSERVADOS EM PARALARVAS COM 55 DIAS.....	37
FIGURA 33 – A) NESTA IDADE QUANDO UMA PARALARVA ESTAVA COM UMA PRESA ENVOLVIDA EM SEUS BRAÇOS O ÂNGULO DE NATAÇÃO DA PARALARVA NESTA SITUAÇÃO FOI DE 50º, B) NESTA IDADE QUANDO A PARALARVA NÃO SE INTERESSAVA MAIS PELA SUA PRESA, ESTA FICAVA EM UM ÂNGULO DE NATAÇÃO DE 60º E SIMPLEMENTE LARGAVA SUA PRESA	37
FIGURA 34 - A) TRÊS PARALARVAS COM 55 DIAS BEM PRÓXIMAS E APROXIMADAMENTE NO MESMO ÂNGULO DE NATAÇÃO, B) DUAS PARALARVAS COM 55 DIAS MUITO PRÓXIMAS, NÃO ESTAVAM NO MESMO ÂNGULO DE NATAÇÃO (UMA A 55 E A OUTRA 60º)	38
FIGURA 35 - DUAS PARALARVAS COM 55 DIAS SE LOCOMOVERAM NO MESMO ÂNGULO DE NATAÇÃO DE 50º	38
FIGURA 36 - A) UMA PARALARVA COM 55 DIAS SE LOCOMOVIÁ NA COLUNA D' ÁGUA A UM ÂNGULO DE NATAÇÃO DE 50º, B) DUAS PARALARVAS COM 55 DIAS SE LOCOMOVERAM A UM ÂNGULO DE NATAÇÃO DE 70º (ESTA POSIÇÃO FOI UMA EXCEÇÃO).....	38
FIGURA 37 - DISTRIBUIÇÃO DE FREQUÊNCIA DE ÂNGULOS AO LONGO DA ONTOGENIA OBSERVADOS EM PARALARVAS DORYTEUTHIS OPALESCENS COM IDADES ENTRE 0 A 55 DIAS	39

1 INTRODUÇÃO

Existem cerca de 700 espécies de cefalópodes pertencentes ao filo Mollusca, distribuídas em 140 gêneros, e 45 famílias (SWENEY & ROPER *et al.*, 1998). Os cefalópodes são um grupo antigo, mais remoto que os cordados, e que datam no final do Cambriano (PACKARD, 1972), sendo o fóssil mais antigo uma pequena criatura de 20 mm (HALON & MESSENGER, 1996). Posteriormente, aumentaram em tamanho e atualmente podem atingir cerca de alguns milímetros, até mais de 16 metros como as lulas gigantes (DELTON, 1974). Os cefalópodes primitivos apresentavam concha externa, mas atualmente somente a subclasse Nautiloidea a conserva. Dentro dos Coloidea, conhecido como cefalópodes modernos, apenas as sépias e as lulas apresentam uma concha quitinosa pouco desenvolvida e achatada, conhecida como gladius. Dentro das ordens Octopoda e Vampyromorpha a concha foi internalizada, reduzida ou perdida (HANLON; MESSENGER, 1996).

Os cefalópodes ocupam todos os habitats marinho, onde predam crustáceos, peixes, moluscos e inclusive outros cefalópodes (FILIPOVA, 1971; VOSS, 1967; AMARATUNGA, 1983). Apresentam uma elevada taxa metabólica e são importantes itens alimentares para alguns grupos de vertebrados marinhos, transferindo energia para os níveis tróficos superiores (O'DOR & WELLS, 1987; RODHOUSE & NIGMATULLIN, 1996).

Apesar dos cefalópodes modernos possuírem olhos muito eficientes, semelhante aos dos vertebrados, apenas, as lulas destacam-se como predadores totalmente visuais, utilizando-os para a localização da presa ou do predador (BOYCOTT; BOYCOTT, 1961, 1965). Já as sépias e os polvos possuem órgãos dos sentidos químicos e tácteis muito desenvolvidos, utilizando mais comumente este sentido para localização e captura de presas (HANLON & MESSENGER, 1996). Apresentam também um sistema muscular que está ligado a células especiais, chamadas de cromatóforos, que, por sua vez, são controladas por diferentes nervos, associadas diretamente ao cérebro (BROCCO; CLONEY, 1980; COOPER *et al.* 1990). Os cromatóforos originam um padrão de manchas que ao olho humano resulta em alterações bruscas de pigmentação (FLOREY, 1966, 1969) e colocam os cefalópodes entre os animais mais atraentes e intrigantes. (HANLON; MESSENGER, 1996). Desse modo, contraindo ou relaxando essas células

musculares, o cefalópode pode variar o tamanho do cromatóforo e a intensidade da cor (CLONEY; FLOREY, 1968; FLOREY; KRIEBEL, 1969).

Os cefalópodes são semelpários, ou seja, possuem somente um ciclo reprodutivo durante a vida (MANGOLD, YOUNG, NIXON, 1993). Apresentam um desenvolvimento direto, não existe uma metamorfose distinta, sendo assim, a morfologia dos indivíduos recém-eclodidos é muito parecida com a de um adulto. Entretanto, na maioria dos casos, o primeiro estágio de vida acontece em ambiente diferente daquele em que vivem os adultos. Por estes motivos, os recém-eclodidos são chamados de paralarvas (YOUNG & HARMAN, 1988), as quais passam uma determinada fase de seu ciclo de vida no plâncton, como predadoras e presas.

A evolução dos cefalópodes está diretamente relacionada ao desenvolvimento das estruturas de flutuabilidade que, na verdade, é um enclausuramento de um espaço cheio de ar dentro da concha, como é o caso do *Nautilus* e das *Sepias* (DONOVAN, 1964; DELTON; GILPIN-BROWN, 1973; DELTON, 1974; TEICHERT, 1988). Segundo Packard (1972), as conseqüências comportamentais desta evolução são a habilidade para regular a flutuabilidade, seguido da redução e internalização da concha e do desenvolvimento da musculatura do manto para uma rápida locomoção de "jato-propulsão" (VERMEIJ, 1987; WELLS, 1990).

Ao contrário do restante dos moluscos, este sistema de "jato-propulsão" permitiu que os cefalópodes saíssem do sistema bentônico para o pelágico, fato que também não pode ser dissociado do seu eficiente sistema circulatório fechado. A água entra na cavidade do manto, passa pelas brânquias e sai do corpo do animal pelo funil, que, ao expelir água, direciona o movimento do animal. E a velocidade é regulada pela contração dos músculos do manto. Os músculos, além de desempenharem importante função de "jato-propulsão", também são necessários para a respiração (LANE, 1957; COLE; GILBERT, 1970). Este sistema pode dar fundamento a uma das hipóteses que permite explicar a perda da concha, dado que era necessário libertar o manto desse material rígido para que ele pudesse funcionar como "bomba de água" (JUANICÓ, 1979; CADDY, 1983; BOYLE, 1990; OKUTANI *et al.*, 1993).

Dentre os cefalópodes, as lulas são excelentes e versáteis nadadoras, contando com um único sistema locomotor de jato-propulsão. Vivem e competem

com seus predadores e competidores usando este sistema, bem ao contrário deles (RAUP, 1967; CHAMBERLAIN, 1980).

As lulas mudam a direção de natação rapidamente com facilidade, parar e inverter a direção, ascender e descender quase que verticalmente. São capazes de executar movimentos de natação admiráveis devido a interações entre três sistemas: um jato, que pode ser direcionado usando um funil manobrável, as nadadeiras, as quais podem ser abertas independentemente ou sincronalmente e os braços, os quais podem ser posicionados em diferentes ângulos, movidos verticalmente e lateralmente, estendidos e retraídos para maximizar ou minimizar a área de superfície corporal (BARTOL *et al.*, 2001).

A Família Loliginidae é formada por um grupo de lulas neríticas, com 40 a 50 espécies descritas (BRAKONIECKI, 1986; NESIS, 1987) que apresentam uma grande diversidade morfológica e grande importância comercial em várias partes do mundo (ANDRESON 2000). A facilidade de captura dos exemplares desta família determinou muito do que foi pesquisado até hoje neste grupo (RATHJEN, 1984). Estudos freqüentes são realizados com espécies como, *Doryteuthis pealei* no noroeste do Atlântico, *D. vulgaris* na Europa e *D. opalescens* no nordeste do Pacífico (RECSIEK; FREY, 1978; BOYLE, 1983). No Brasil são encontradas cinco espécies: *Loligo plei* (Blainville, 1823), *Loligo sanpaulensis* (Brakonieccki, 1984), *Loligo surinamensis* (Voss, 1974), *Lolliguncula brevis* (Blainville, 1823; HAIMOVICI, 1985) e *Sepioteuthis sepioidea* (Blainville, 1823; HAIMOVICI *et al.*, 1989).

Hunt *et al.* (2000) descreveu uma variedade de posições de natação, desempenhadas por adultos da espécie *Doryteuthis opalescens* e observou algumas mais frequentes, dentre elas, a posição "J-curl", na qual as lulas colocam-se com o manto para baixo e com os braços e tentáculos para cima, como se fosse jogar ou enrolar os braços em cima do manto, finalizando em um rápido movimento onde as lulas ilustram um J. Outra posição que ocorreu com freqüência é posição "glide", referente a um movimento como se a lula estivesse planando. Neste movimento a lula não contrai os músculos do manto e nem os braços, como se estivesse caindo na vertical.

Outros estudos sobre a hidrodinâmica de natação em lulas foram realizados por Anderson e DeMont (2000) cujo estudo forneceu informações interessantes sobre a eficiência propulsiva em adultos de *Loligo pealei* e O'Dor *et al.* (1988) que analisaram as forças que agem na natação em adultos de *Doryteuthis opalescens*.

O'Dor *et al.* (1986) foram responsáveis pelo estudo em laboratório sobre a locomoção e a dinâmica de paralarvas recém-eclodidas de *Illex illecebrosus* (espécie oceânica) através de gravações de vídeo. Neste sentido, áreas relacionadas com a natação e hidrodinâmica em paralarvas de lulas ainda permanecem inexploradas (BARTOL *et al.*, 2001).

Segundo Pitcher (1983), grupos de lulas que permanecem juntos por razões sociais de 'shoals' (cardumes). 'Shoaling' enfatiza os comportamentos sociais relatados por agregar indivíduos de mesma espécie, mas sem haver uma sincronia física (velocidade e direção) e polarização (natação paralela) do grupo. Este termo é uma característica comum entre muitas espécies de lulas e é extremamente comum em peixes (SHAW, 1978). 'Shoaling' ainda pode ser de muitas formas e orientações diferentes, e normalmente começa assim que o grupo se torna grande o suficiente para nadar contra uma corrente (HANLON *et al.*, 1989). Mas, ainda segundo Pitcher (1983), quando envolve uma natação paralela do grupo na mesma direção e velocidade é usado o termo 'school' (escola). A *Doryteuthis opalescens*, parece ser um freqüente 'schooler' na terminologia de Pitcher (1983). Yang *et al.* (1983), confirmou a sugestão proposta por Pitcher (1983), observando que paralarvas de *Doryteuthis opalescens* em laboratório, começam a se agregar em 'schoolings' após 2 meses e meio após a eclosão, com aproximadamente 15 mm de comprimento do manto.

Alguns estudos realizados na América do Norte mostraram que *Illex illecebrosus* possui essencialmente as mesmas características de *Doryteuthis opalescens*, ambas criadas em laboratório. Em ambos os estudos observou-se muitas similaridades com os 'schoolings' de peixes, bem como, que existe uma organização espacial específica que pode ser descrita pelas distâncias e desvios angulares entre os indivíduos, mas também, que pode ser um resultado de uma atração visual (MATHER; O' DOR, 1984). Hunter (1966) propôs dois índices para quantificar o comportamento em "schooling": a) uma distância de separação pequena do vizinho e b) um desvio angular aproximadamente igual. E segundo ele, os dois itens têm sido medidos em experimentos de laboratório com *Doryteuthis opalescens* e são citados por ser mais ou menos similar com "schoolings" de peixes.

Assim sendo, pesquisas tem sido realizadas para verificar a semelhança dos 'schoolings' dos cefalópodes com os 'schoolings' de peixes. E a descoberta de uma linha lateral análoga em cefalópodes constatou a semelhança dos cefalópodes com

os peixes. Estas linhas laterais epidermais se localizam na cabeça e ao longo dos braços, e possibilitam aos cefalópodes o reconhecimento de movimentos da água se equiparando com os peixes. Esta descoberta sugere que seja proveitoso e importante re-examinar os mecanismos pelos quais as lulas mantêm suas relações espaciais quando em 'schooling' (BUDELMANN; BLECKMANN, 1988; BUDELMANN; RIESE; BLECKMANN, 1991).

O comportamento em relação à organização social de cefalópodes, tal como, o comportamento em 'schooling' é pouco conhecido, particularmente no que se refere aos estágios iniciais do ciclo de vida (HINDLE, 1970; WILSON, 1975). As sépias e os polvos são basicamente animais solitários, enquanto que a maioria das lulas agrupa-se durante a maior parte de sua vida. Contudo, ainda não se sabe se há alguma forma de comportamento cooperativo, ou ainda relações sociais duradouras, tais como, as encontradas entre muitos primatas ou colônias de insetos (KYTE; COURTNEY, 1978). Além disso, parece não haver organizações sociais nas quais exista uma clara divisão de trabalho entre os indivíduos para atividades, como alimentação, defesas ou cuidadas parental (HARTWICK; BREEN; TULLOCH, 1978). Exceto quando este está relacionado com a reprodução.

No entanto, uma vasta literatura relacionada com a biologia comportamental de cefalópodes de regiões costeiras, estão sendo geradas através de pesquisas em laboratórios e observações *in situ* com SCUBA (MOYHAN; RODANICHE, 1982; MOYHAN, 1985; HANLON; MESSENGER, 1996). Os experimentos em laboratório têm possibilitado a obtenção de informações sobre muitos aspectos do comportamento em grupo de lulas pelágicas, incluindo espécies de interesse comercial, tal como a *Doryteuthis opalescens*, comercializada na Califórnia (HURLEY, 1976, 1977, 1978).

Portanto, estudos em laboratório, sob condições controladas, tem o potencial de gerar informações importantes sobre muitos aspectos, como por exemplo, relacionando as agregações sociais para a formação de "schools" de algumas espécies de lulas. E os primeiros estágios de vida de um animal são de interesse, ou como componentes do ciclo de vida de uma dada espécie, ou como modelos de padrões e processos ontogenéticos generalizados. E esses padrões são de suma importância para a produção em cultivo de recursos comercialmente importantes.

No entanto, a existência de formas elaboradas de interações sociais relacionadas com a natação durante toda a ontogenia das paralarvas ainda não foi

avaliada. Portanto, o presente trabalho tem por objetivo analisar a ontogenia do comportamento natatório em paralarvas da lula, *Doryteuthis opalescens*, principalmente no que se referem aos fatores determinantes para a agregação entre as paralarvas para formação de "schooling". Através de análises de filmagens realizadas em cima de cultivos experimentais com paralarvas da espécie.

1.1 HIPÓTESE DE TRABALHO

A formação de 'schools' ao longo da ontogenia de paralarvas de lulas *Doryteuthis opalescens* é determinada por certos fatores comportamentais, além de envolver interações sociais.

1.2 OBJETIVOS

1.2.1 Objetivo Geral

Analisar a ontogenia do comportamento natatório e social em paralarvas de lulas *Doryteuthis opalescens*, principalmente no que se referem aos fatores determinantes para a agregação entre os indivíduos durante os primeiros dois meses de vida.

1.2.2 Objetivos Específicos

- Determinar os desvios angulares ou ângulos de natação nas diferentes idades das paralarvas da lula *Doryteuthis opalescens* do presente trabalho;
- Verificar como a natação e os desvios angulares influenciam na formação dos 'schoolings';
- Observar o comportamento das paralarvas nos "schoolings";

2 MATERIAL E MÉTODOS

Os vídeos de paralarvas da lula *Doryteuthis opalescens* utilizadas neste estudo foram provenientes de cultivos experimentais, realizados no National Resources Center for Cephalopods (NRCC) da University of Texas Medical Branch em Galveston, Texas, nos Estados Unidos, entre 1998 e 1999. Informações detalhadas sobre o sistema e os métodos de cultivo, podem ser encontrados em Vidal *et al.*, 2002.

A análise do comportamento natatório e social foi possível através de filmagens realizadas com paralarvas de 0 a 55 dias de idade e com comprimento do manto (CM) entre 2 e 13 mm (FIGURA 1). As paralarvas foram cultivadas a uma temperatura média de 16 °C e alimentadas com náuplios de *Artemia salina*, misidáceos, zooplâncton do ambiente natural e sem seleção de tamanho.

Dois tipos de aquários foram construídos para filmar as paralarvas. Um aquário redondo, reproduzindo uma miniatura dos tanques de cultivo maiores, com 7 centímetros (cm) de altura, 12 cm de diâmetro e com uma abertura central de 9 cm (FIGURA 3a), permitindo uma filmagem de cima. O outro foi um aquário retangular de 30 cm de comprimento, 20 cm de altura e 7 cm de largura (FIGURA 3b), usado para filmar as paralarvas de 15 a 55 dias de idade. A pequena largura deste aquário permitia que qualquer objeto filmado estivesse em foco. No aquário retangular o filme foi realizado na lateral. As condições dos tanques de cultivos, como temperatura (T°C) e salinidade (S ‰) foram reproduzidas e mantidas para estes aquários menores. Nos aquários foi gerada uma pequena corrente para a distribuição homogênea das paralarvas e das presas. As paredes dos tanques foram cobertas com um plástico preto para realçar o contraste da presa e para reduzir a refletância da luz. As paralarvas foram aclimatadas nos aquários de 4 a 5 horas antes das filmagens.

As filmagens foram realizadas com uma câmera Sony CCD - TR930 Digital Hi8, com lentes de aumento de 1.5 vezes, operando em 30 quadros por segundo. Posteriormente, esta câmera foi acoplada a um computador para a digitalização das filmagens. A digitalização permitiu que as imagens obtidas fossem analisadas através de programas computacionais. O programa utilizado para a análise das filmagens foi o Windows Media Player, pois este possibilita avançar, parar e retroceder as imagens quando for necessário. Durante a análise das filmagens foram

extraídas fotos das imagens mais importantes, a partir da função print screen do computador.

As paralarvas foram filmadas com 0, 3, 5, 10, 11, 13, 14, 15, 17, 20, 30, 40, 50, 55 dias. Em cada idade as paralarvas foram filmadas de cima (perspectiva dorsal) e de lado (perspectiva lateral), possibilitando a análise do comportamento em três dimensões para uma melhor compreensão dos resultados. Cada filmagem de idade compreendeu entre uma e duas horas, totalizando aproximadamente 30 horas de análises quadro a quadro.

A descrição do comportamento natatório e social das idades de 0 e 55 dias foram apresentados de maneira agrupada, por exemplo, na idade de 5 dias pós-eclosão, foram descritos dados da idade 3 também. Na idade 10 dias pós-eclosão, foram descritos e agrupados com os dados da idade 11 dias pós-eclosão. Na idade 15 dias pós-eclosão foram descritos e agrupados os dados das idades 13, 14 e 15 dias pós-eclosão. E na idade 20 dias foram descritos e agrupados os dados das idades 16 e 17 dias pós-eclosão. Esses agrupamentos aconteceram porque muitas filmagens estavam danificadas e só foram possíveis porque entre essas idades não ocorreram grandes diferenças. Nas outras idades, 30, 40, 50 e 55 dias pós-eclosão, os dados não foram agrupados.

Para obter os comprimentos do manto, uma régua foi posicionada no fundo do aquário para estabelecer uma escala para cada imagem (FIGURA 2). Usando esta escala de referência, foi possível extrair as medidas na própria imagem analisada. Para a confirmação destas medidas, também foi realizada durante o desenvolvimento morfológico das paralarvas medições do comprimento do manto em uma lupa equipado com escala micrométrica..

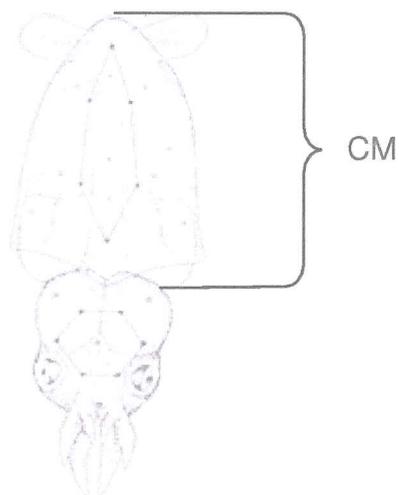


FIGURA 1 - Comprimento do manto (CM)

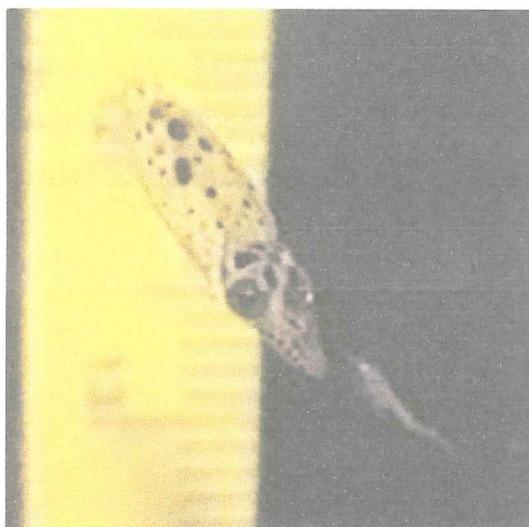


FIGURA 2 - Régua referência utilizada ao fundo dos aquários durante a realização das filmagens, para que depois fossem feitas as devidas conversões de escala

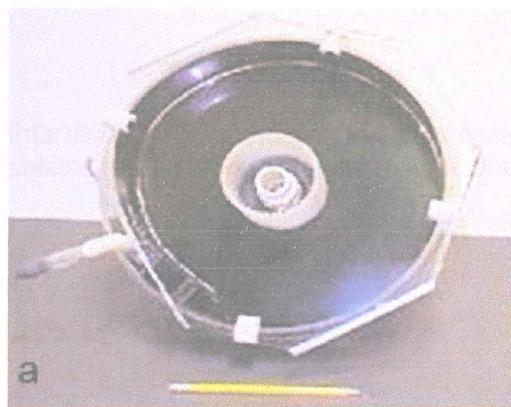


FIGURA 3 - a) Aquário redondo de 7 cm de altura, 12 cm de diâmetro e com uma abertura central de 9 cm, permitindo uma filmagem de cima (perspectiva dorsal das paralarvas e b) aquário retangular de 30 cm de comprimento, 20 cm de altura e 7 cm de largura

2.1 Medições realizadas durante as análises das filmagens

Para uma melhor compreensão da ontogenia do comportamento natatório e social foram realizadas observações descritivas durante as análises das filmagens, quando necessário. Estas observações foram planilhadas e nestas continham dados sobre a idade das lulas, tempo de filmagem, número de lulas, escala (régua normal em cm), ângulo de natação ($^{\circ}$), distância entre as lulas (cm), predação (se alguma se alimentava ou não) e observações gerais. Foram realizadas medições dos ângulos de natação das lulas. Para a medição dos ângulos foi utilizado um transferidor comum de 180° , este era colocado no meio dos olhos das lulas, visto que este é a única parte do seu corpo que não muda de posição (FIGURA 4). Também foram extraídas medidas das distâncias entre as lulas, estas medições foram obtidas com o auxílio de uma régua normal com escala em centímetros (FIGURA 5). Para estas distâncias foram necessárias conversões de acordo com as escalas da imagem. As conversões foram realizadas, comparando-se o valor da escala da imagem com o valor da régua normal.

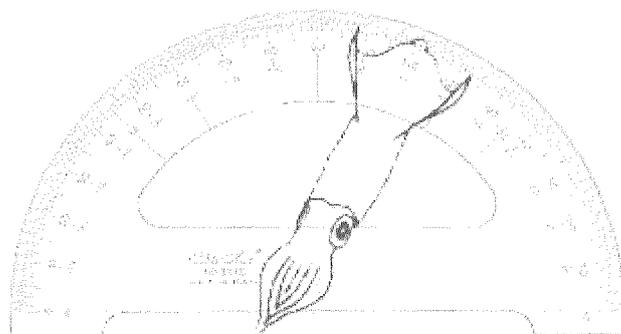


FIGURA 4 - Desenho esquemático ilustrando como os ângulos de natação das paralarvas foram obtidos, utilizando-se um transferidor comum de 180°

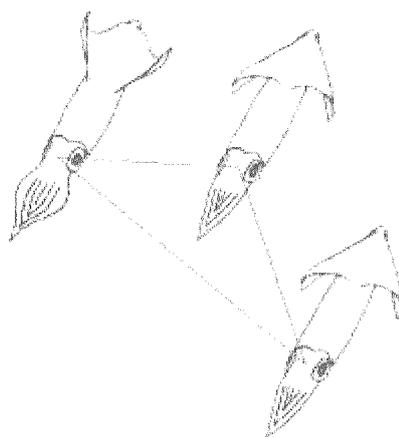


FIGURA 5 - Desenho esquemático ilustrando como os dados de distância entre as paralarvas foram obtidos, utilizando-se uma régua normal, a qual era colocada no centro dos olhos de cada paralarva

3 RESULTADOS

3.1 COMPORTAMENTO NATATÓRIO E SOCIAL DE PARALARVAS RECÉM-ECLODIDAS (0 dias)

As paralarvas recém-eclodidas (0 dias) possuem em média 2,65 (mm) de CM (TABELA 1). Encontraram-se dispersas na coluna d' água não apresentando nenhum padrão de natação definido (FIGURA 6). No que se refere aos ângulos de natação, os mesmos variaram de 50 a 80 ° (graus) nas 20 paralarvas observadas (FIGURA 7), com uma alta frequência nas posições de 60 e 65° (FIGURA 7).

Mudanças no ângulo de natação foram geralmente determinadas por fatores que chamavam a atenção das paralarvas, como por exemplo, uma postura de ataque ("strike"), onde as paralarvas se posicionavam aproximadamente na horizontal a 0° para atacar, desencadeada pela movimentação das presas. Outra lula que se movimentasse muito rapidamente, também chamava atenção das que estivessem por perto e as fazia mudar de posição. No aquário circular, uma imagem mostrou o momento em que uma paralarva se aproximou da outra e em seguida a que estava na frente mudou a sua posição se colocando perpendicular a outra que chegou por trás.

Algumas posições mostraram ser mais constantes na natação das paralarvas, uma delas foi a posição "glide" (como se a paralarva estivesse planando) e a posição J. Teve uma imagem, a qual demonstrou o exato momento em que duas paralarvas se posicionaram na posição J (FIGURA 8). Paralarvas desta idade nadavam a favor da corrente. Entretanto, mesmo não conseguindo nadar contra a corrente, paralarvas recém-eclodidas já apresentaram habilidade para natação, se movimentando para cima, para baixo e para os lados sem complicações. Já em relação ao comportamento social, as paralarvas preferiam não ficar muito perto umas das outras, apesar de já apresentarem uma certa atração visual, pois muitas vezes encontravam-se na mesma posição de uma outra paralarva que estava próxima em seu alcance (FIGURA 9).



FIGURA 6 - Paralarvas recém-eclodidas dispersas na coluna d'água nadavam a favor da corrente

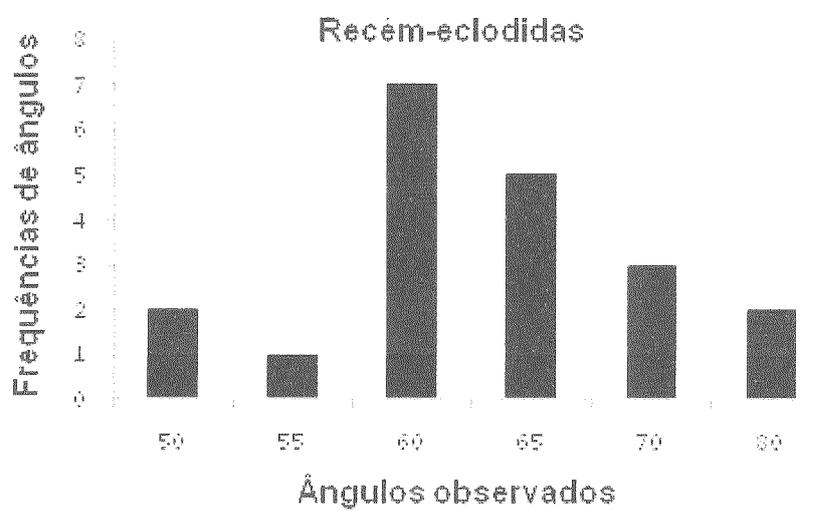


FIGURA 7 - Distribuição de frequência de ângulos observados em paralarvas recém-eclodidas

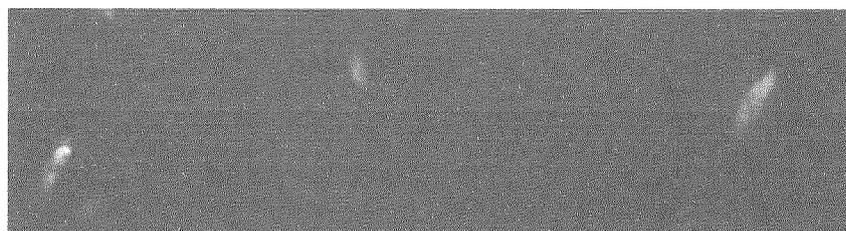


FIGURA 8 - Duas paralarvas recém-eclodidas na posição J



FIGURA 9 - Paralarvas recém-eclodidas apresentando mesma posição de natação

3.2 COMPORTAMENTO NATATÓRIO E SOCIAL AOS CINCO DIAS

Nesta análise foram agrupadas paralarvas de três e cinco dias, que apresentaram uma média de 2,70 mm de CM (TABELA 1). Estas paralarvas ainda permaneceram dispersas na coluna d' água, sem apresentarem nenhum padrão de natação definido. Os ângulos de natação variaram de 50 a 65°, sendo 60°, o ângulo com maior frequência observado em 22 paralarvas (FIGURA 10).

Apesar da maior facilidade de natação, as paralarvas ainda apresentaram dificuldade de nadar contra a corrente na coluna d' água. As paralarvas nesta idade já demonstraram um comportamento mais agressivo, uma atacava a outra quando se sentia ameaçada ou quando se interessava pela presa da outra. Em relação ao comportamento social observou-se uma atração visual, muitas vezes foi observado paralarvas copiando o movimento das outras que estavam embaixo e na frente (FIGURA 11), sugerindo comportamento de aprendizado. Mesmo com esta atração ainda permaneceram bem distantes umas das outras.

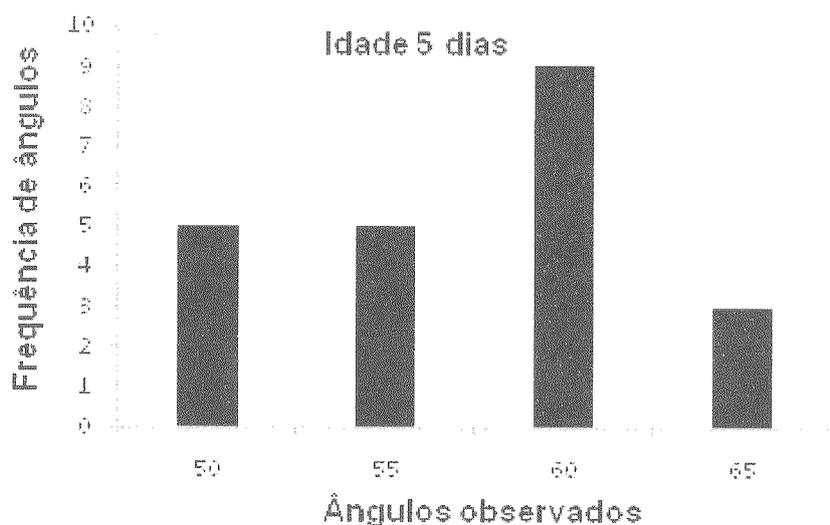


FIGURA 10 - Distribuição de frequência de ângulos observados em paralarvas com 5 dias

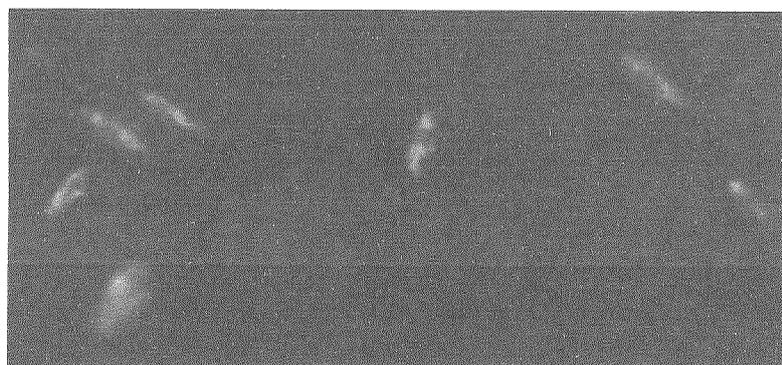


FIGURA 11 - Paralarvas com cinco dias pós-eclosão demonstraram mesma posição de natação

3.3 COMPORTAMENTO NATATÓRIO E SOCIAL AOS DEZ DIAS

Nesta idade de dez dias, foram agrupadas análises de paralarvas de dez e onze dias e apresentaram uma média de 3,35 mm de CM (TABELA 1). Nas duas idades analisadas as paralarvas não permaneceram dispersas na coluna d' água, porém não conseguiam nadar contra a corrente.

Os ângulos de natação variaram de 45 a 60°, sendo que os ângulos 50 e 60° ocorreram com mais frequência, em 21 paralarvas observadas (FIGURA 12). As mudanças de ângulos de natação desta idade aconteciam quando a paralarva mudava o seu foco, em geral quando algo lhes chamava a atenção e principalmente quando se sentiam ameaçadas por outra paralarva.

Em relação ao comportamento social, as paralarvas continuaram a apresentar um comportamento agressivo, porque uma atacava a outra se repelindo (FIGURA 13a) e quando ficavam perto, logo se afastavam. A maioria deste tipo de comportamento acontecia porque estavam observando à mesma presa (FIGURA 13b), ou porque se sentiam ameaçadas com a presença de outra paralarva por perto. No aquário circular este comportamento pode ser observado (A FIGURA 14), mostrou o momento em que uma paralarva se virava ficando perpendicular a outra. Este comportamento só acontecia porque uma percebia a aproximação da outra. Entretanto, tiveram situações em que não se repeliram (FIGURA 15).

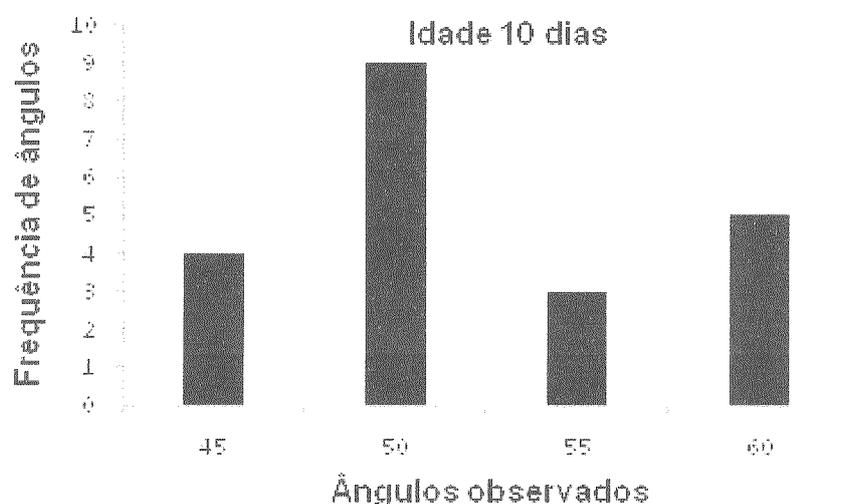


FIGURA 12 - Distribuição de frequência de ângulos observados em paralarvas com dez dias

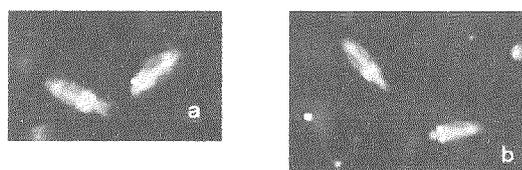


FIGURA 13 - a) O momento em que uma paralarva com dez dias repelia a outra e b) duas paralarvas com dez dias observando a mesma presa, sendo que uma atacava a outra

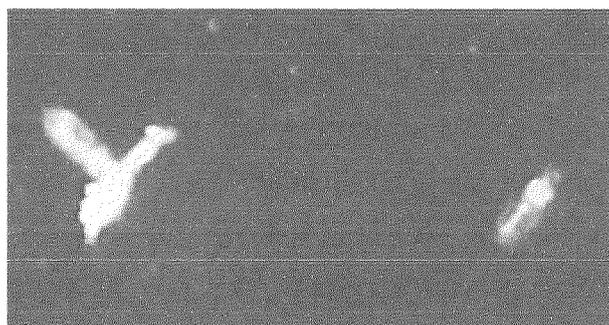


FIGURA 14 - Duas paralarvas com dez dias, perpendiculares uma a outra

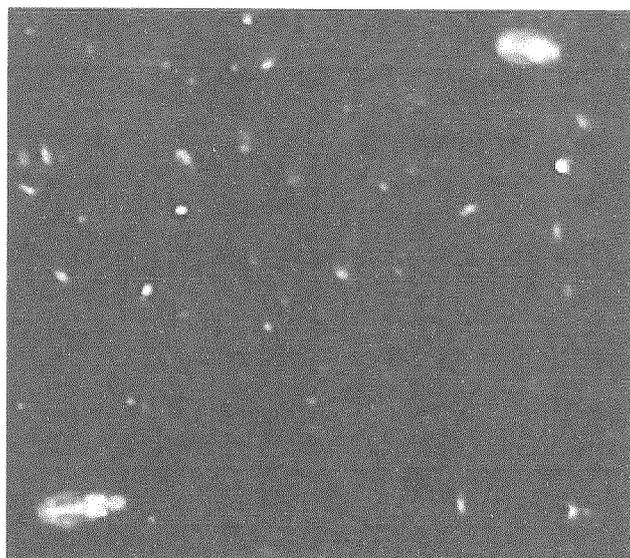


FIGURA 15 - Duas paralarvas com dez dias, não muito próximas, posicionadas paralelamente uma da outra sem se repelirem

3.4 COMPORTAMENTO NATATÓRIO E SOCIAL AOS QUINZE DIAS

Nesta idade de quinze dias, foram agrupadas análises de paralarvas de treze, quatorze, quinze dias e apresentaram uma média de 3,78 mm de CM (TABELA 1). Não permaneceram dispersas na coluna d' água, porém ainda não possuem força necessária para nadar contra corrente.

Aos quinze dias as paralarvas apresentaram um comportamento natatório parecido com o observado aos dez dias, com pouca variação na natação. Os ângulos de natação variaram de 40 a 60°, sendo que o ângulo mais freqüente de 45°, nas 29 paralarvas observadas (FIGURA 16). Porém, os ângulos 50, 55 e 60° não deixaram de ser representativos, notou-se que a ocorrência destes ângulos também foi alta. Em relação ao comportamento social, ficou evidente que as paralarvas demonstraram uma atração visual umas pelas outras. O fato das paralarvas permanecerem na mesma posição, confirmou este tipo de atração (FIGURA 17 a e b). Mas, apesar de apresentarem esta atração ainda se repeliram e não se aproximavam uma da outra. Além disso, as paralarvas também tentavam atacar a presa que outra paralarva estava atacando (FIGURA 18a), ou até mesmo a presa que uma paralarva já capturou e a segurava-a (FIGURA 18b).

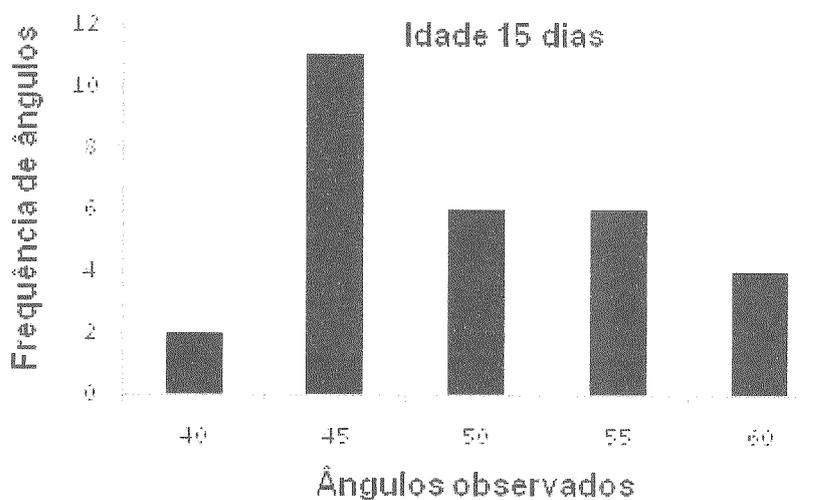


FIGURA 16 - Distribuição de frequência de ângulos observados em paralarvas com quinze dias

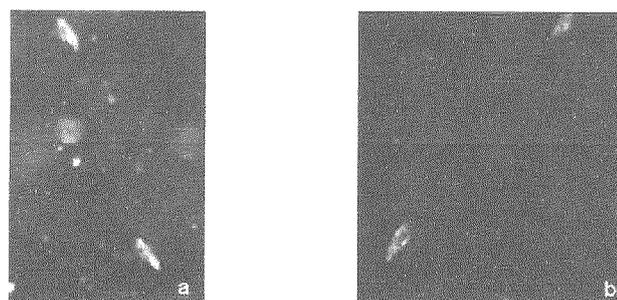


FIGURA 17 - a e b) Duas paralarvas com quinze dias no mesmo ângulo de natação

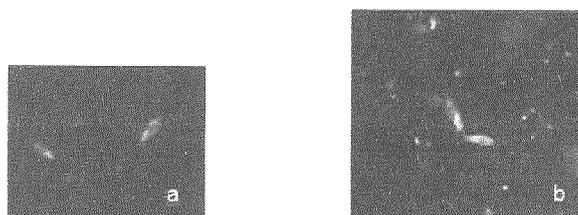


FIGURA 18 - a) Momento em que uma paralarva de quinze dias ataca a mesma presa que outra paralarva estava atacando, b) momento em que uma paralarva de quinze dias se alimentava da presa capturada e a outra paralarva ataca sua presa.

3.5 COMPORTAMENTO NATATÓRIO E SOCIAL AOS VINTE DIAS

Nesta idade de vinte dias, foram agrupadas análises de paralarvas de dezesseis, dezessete, vinte dias e apresentaram uma média de 4,01 mm de CM

(TABELA 1). As paralarvas nesta idade já apresentaram um domínio em nadar contra a corrente, mas não constantemente. O comportamento natatório demonstrou estar mais aperfeiçoado porque as paralarvas apresentaram um maior domínio na coluna d' água.

Os ângulos de natação tiveram uma variação de 40 a 60°, e com um ângulo de natação mais freqüente de 50°, nas 27 paralarvas observadas (FIGURA 19). O ângulo de natação das paralarvas com vinte dias se igualou com as de dez e quinze dias, porém com uma maior agilidade para a mudança destes ângulos. Algumas exceções de ângulos de natação aconteceram, tais como, uma paralarva nadando rapidamente para cima quase que a 90° (FIGURA 20).

O comportamento social nesta idade deixou de ser agressivo e as paralarvas se locomoveram na mesma posição da paralarva que se encontrava mais próxima (FIGURA 21).

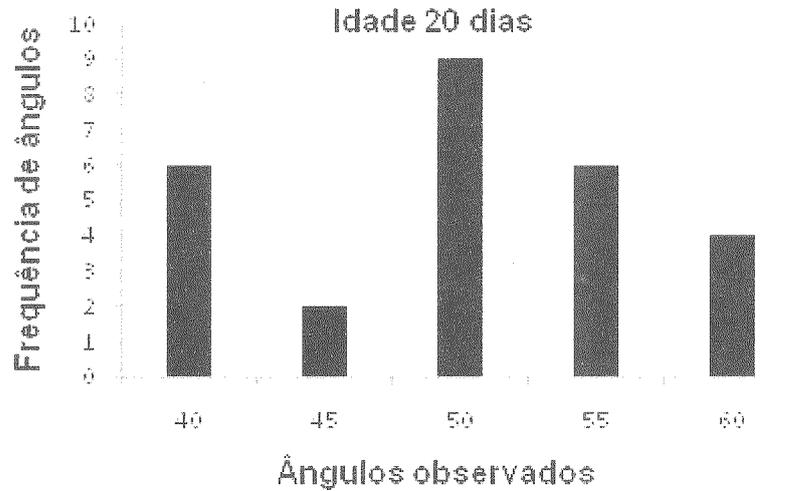


FIGURA 19 - Distribuição de frequência de ângulos observados em paralarvas com 20 dias



FIGURA 20 - Uma paralarva com vinte dias quase que na posição vertical a 90°

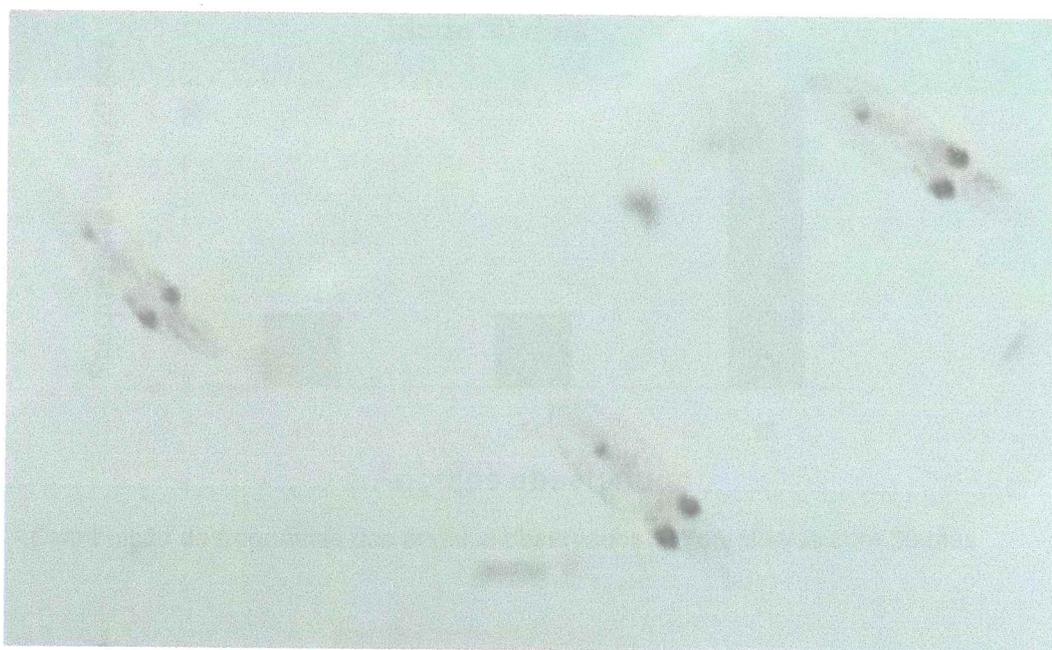


FIGURA 21 - Três paralarvas com vinte dias praticamente na mesma posição de natação

3.6 COMPORTAMENTO NATATÓRIO E SOCIAL AOS TRINTA DIAS

Nesta idade de trinta dias pós-eclosão, as filmagens das paralarvas apresentaram problemas, o que dificultou a análise do comportamento natatório e social. As paralarvas apresentaram uma média de 4,68 mm de CM (TABELA 1). No entanto, nas 6 observações coletadas durante a filmagem notou-se que as paralarvas apresentaram um domínio em nadar contra a corrente na coluna d' água.

Foi possível observar a ausência de um padrão de natação definido. Os ângulos de natação variaram de 45 a 55°, sendo o ângulo mais freqüente 55°, nas 6 paralarvas observadas (FIGURA 22). Algumas posições realizadas pelas paralarvas nesta idade aconteceram com mais frequência, tais como, a posição de subida a 90°. Uma posição de natação que aconteceu com menos frequência acontecia quando a paralarva se posicionava para descer na coluna d' água e abria os tentáculos e descia com eles abertos (FIGURA 23). Ficou claro que o comportamento natatório já estava mais aperfeiçoado porque as paralarvas apresentaram muita rapidez e facilidade para se locomoverem na coluna d' água.



FIGURA 22 - Distribuição de frequência dos ângulos observados em paralarvas com 30 dias

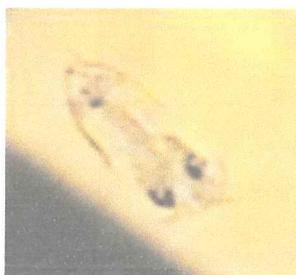


FIGURA 23 - Uma paralarva com 30 dias descendo na coluna d' água com os tentáculos abertos

3.7 COMPORTAMENTO NATATÓRIO E SOCIAL AOS QUARENTA DIAS

Nesta idade de quarenta dias pós-eclosão, as paralarvas apresentaram uma média de 6,7 mm de CM (TABELA 1). As paralarvas apresentaram um completo domínio em relação ao seu comportamento natatório na coluna d' água, já demonstravam constantemente uma natação contra a corrente.

As paralarvas se posicionaram em ângulos de natação variando de 50 a 65°, e não foi somente um ângulo com maior frequência em sua natação, mas três 50, 55 e 60°, nas 17 paralarvas observadas (FIGURA 24). Algumas posições de natação foram mais frequentes, como a posição J (FIGURA 25a) e outra posição que ocorreu frequentemente foi posição de ataque a 0° ("strike"), (FIGURA 25b). A posição mais comum das paralarvas nesta idade quando estavam na coluna d' água sem observar uma presa e sem ter um foco certo, foi a de 50° (FIGURA 25c). Em relação ao comportamento social, as paralarvas não se repeliram mais, pelo contrário se

movimentavam e se localizavam bem próximas uma das outras e nem tentavam atacar a presa de outra paralarva. Este tipo de comportamento demonstrou ser diferente do que ocorreram nas outras idades. E a partir desta idade também se observou que além das paralarvas nadarem bem próximas uma das outras. (FIGURA 26).

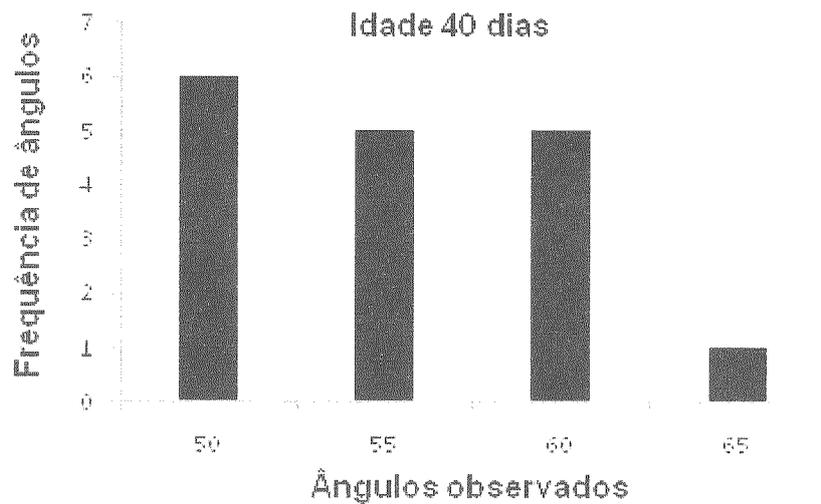


FIGURA 24 - Distribuição de frequência de ângulos observados em paralarvas com 40 dias

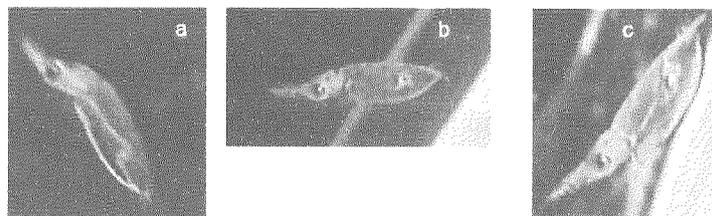


FIGURA 25 - a) Paralarva com 50 dias em posição J, b) paralarva com 50 dias em posição de ataque a aproximadamente 0° e c) paralarva com 50 dias com um ângulo de natação de 50°



FIGURA 26 - Duas paralarvas com 50 dias nadando em um mesmo ângulo de natação de 30°, com a paralarva menor atrás

3.8 COMPORTAMENTO NATATÓRIO E SOCIAL AOS CINQUENTA DIAS

Nesta idade de cinquenta dias pós-eclosão, as paralarvas apresentaram uma média de 7,23 mm de CM (TABELA1). Se locomoveram com domínio na coluna d' água e nadavam constantemente contra a corrente. Os ângulos de natação nesta idade variaram de 45 a 65°, sendo que o ângulo com maior ocorrência foi de 60°, nas 59 paralarvas observadas (FIGURA 27). O número de indivíduos observados foi muito maior nesta idade devido a qualidade da filmagem estar muito melhor que as outras, assim possibilitou um número maior número de medições. Não se pode afirmar que as paralarvas de 50 dias nadavam em um só ângulo na coluna d' água, porque de os ângulos 50 e 55° também ocorreram com bastante frequência (FIGURA 27). Em relação ao comportamento social, as paralarvas aos 50 dias não atacavam uma a outra. Pelo contrário, as paralarvas se localizavam e se movimentavam muito próximas uma das outras (FIGURAS 28, 29, 30). E em muitas situações, ao em vez das paralarvas se atacarem elas faziam a posição J em cima da outra, demonstrando uma imposição de respeito, porque quando este tipo de comportamento acontecia, a paralarva que estava atrás se impunha através da posição J e assim se colocava na frente da outra paralarva (FIGURA 31 a e b).

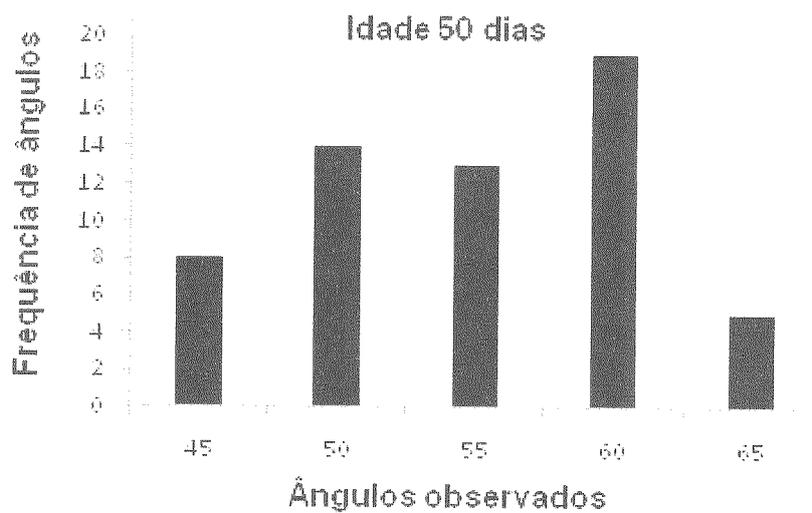


FIGURA 27 - Distribuição de frequência de ângulos observados em paralarvas com 50 dias



FIGURA 28 - Quatro paralarvas com 50 dias, todas permaneceram no mesmo ângulo de natação de 60°



FIGURA 29 - Cinco paralarvas com 50 dias, sendo que a maior estava na frente e a menor permanecia mais afastada do grupo. E todas as paralarvas permaneceram no mesmo ângulo de natação de 60°

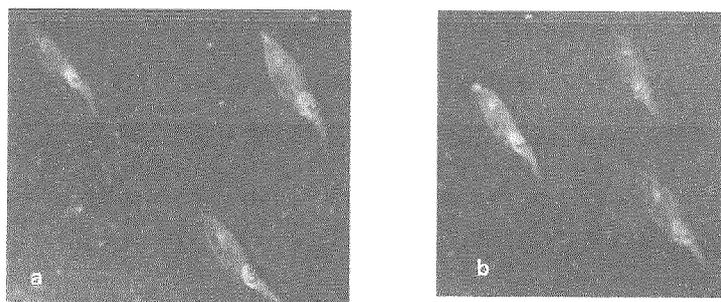


FIGURA 30 - a e b) Três paralarvas com 50 dias, nadavam praticamente no mesmo ângulo de natação

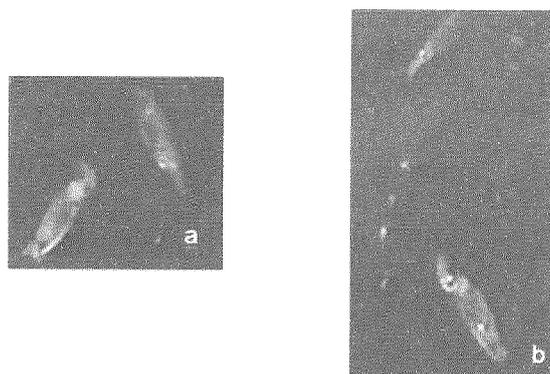


FIGURA 31 - a e b) Duas paralarvas com 50 dias, sendo que uma fazia a posição J em cima da outra

3.9 COMPORTAMENTO NATATÓRIO E SOCIAL AOS CINQUENTA E CINCO DIAS

Nesta idade de cinquenta e cinco dias pós-eclosão, as paralarvas apresentaram uma média de 7,85 mm de CM (TABELA 1). Nesta idade as paralarvas se locomoveram com domínio na coluna d' água, apresentaram um padrão constante de natação. O padrão acontecia e foi notado porque as paralarvas nadavam muito próximas uma das outras e no mesmo ângulo de natação. Os ângulos de natação na coluna d' água variaram de 40 a 60°, sendo o ângulo com maior ocorrência foi o de 50°, nas 21 paralarvas observadas (FIGURA 32). Foi possível observar que quando uma paralarva estava com uma presa envolvida em seus braços o ângulo de natação da paralarva nesta situação foi de 50° (FIGURA 33a). Esta situação demonstrou que mesmo segurando uma presa o ângulo não mudou ao ponto de modificar o padrão de natação. Como nesta idade a filmagem estava muito nítida, foi possível observar outra posição muito interessante, acontecia quando a paralarva não se interessava mais pela sua presa, esta ficava em um

ângulo de natação de 60° e simplesmente largava sua presa. Uma imagem mostrou exatamente o momento em que a paralarva descarta sua presa e ainda destacou os cromatóforos desta paralarva (FIGURA 33b). Quando descartava a presa, observaram-se nitidamente os cromatóforos bem dilatados e por todo o corpo (manto, tentáculos e cabeça), esta imagem foi uma exceção, porque poucas foram as imagens que dava para visualizar os cromatóforos das paralarvas, devido à qualidade da filmagem. Em relação ao comportamento social manteve-se a atração visual e continuou constante nesta idade, devido as paralarvas se movimentarem muito perto uma da outra e em um mesmo ângulo de natação da paralarva em que estiver em seu alcance (FIGURAS 34, 35 e 36b). A imagem demonstra claramente as formação de "schooling" (FIGURAS 34a).



FIGURA 32 - Distribuição de frequência de ângulos observados em paralarvas com 55 dias



FIGURA 33 – a) Nesta idade quando uma paralarva estava com uma presa envolvida em seus braços o ângulo de natação da paralarva nesta situação foi de 50° , b) nesta idade quando a paralarva não se interessava mais pela sua presa, esta ficava em um ângulo de natação de 60° e simplesmente largava sua presa

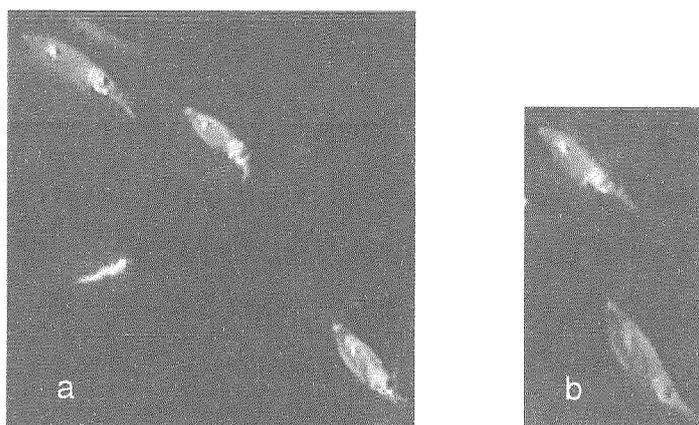


FIGURA 34 - a) Três paralarvas com 55 dias bem próximas e aproximadamente no mesmo ângulo de natação, b) duas paralarvas com 55 dias muito próximas, não estavam no mesmo ângulo de natação (uma a 55 e a outra 60°)



FIGURA 35 - Duas paralarvas com 55 dias se locomoveram no mesmo ângulo de natação de 50°

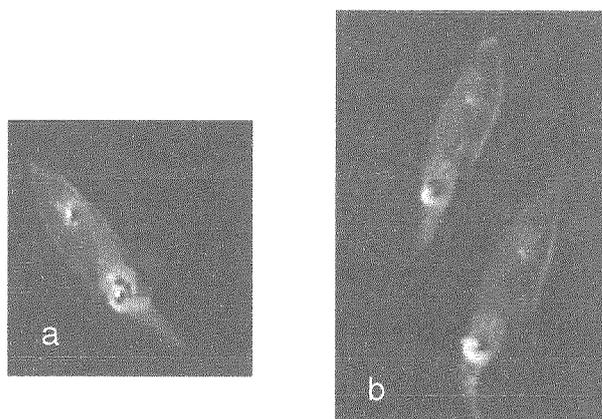


FIGURA 36 - a) Uma paralarva com 55 dias se locomovia na coluna d' água a um ângulo de natação de 50°, b) duas paralarvas com 55 dias se locomoveram a um ângulo de natação de 70° (esta posição foi uma exceção)

3.10 FREQUÊNCIA DOS ÂNGULOS OBSERVADOS AO LONGO DA ONTOGENIA

O gráfico de linhas apresentado abaixo (FIGURA 37) descreve as médias e os respectivos desvios padrões dos ângulos observados em cada idade, entre 0 a 55 dias, ao longo da ontogenia das paralarvas *Doryteuthis opalescens*. Notou-se que as médias dos ângulos observados não apresentaram grandes variações significativas ao longo da ontogenia. No entanto, não pode-se afirmar se houve ou não diferenças significativas porque não foi possível fazer o teste ANOVA, pois os pressupostos não foram atendidos. Porém a partir da FIGURA 37 observou-se uma média máxima de 63° em paralarvas recém-eclodidas (0 dias) e uma média mínima de 48, °, em paralarvas com 14 dias pós-eclosão. Os desvios padrões em relação às médias foram baixos, com um máximo de 8 em paralarvas recém-eclodidas e um mínimo de 4 em paralarvas com 30 dias pós-eclosão.

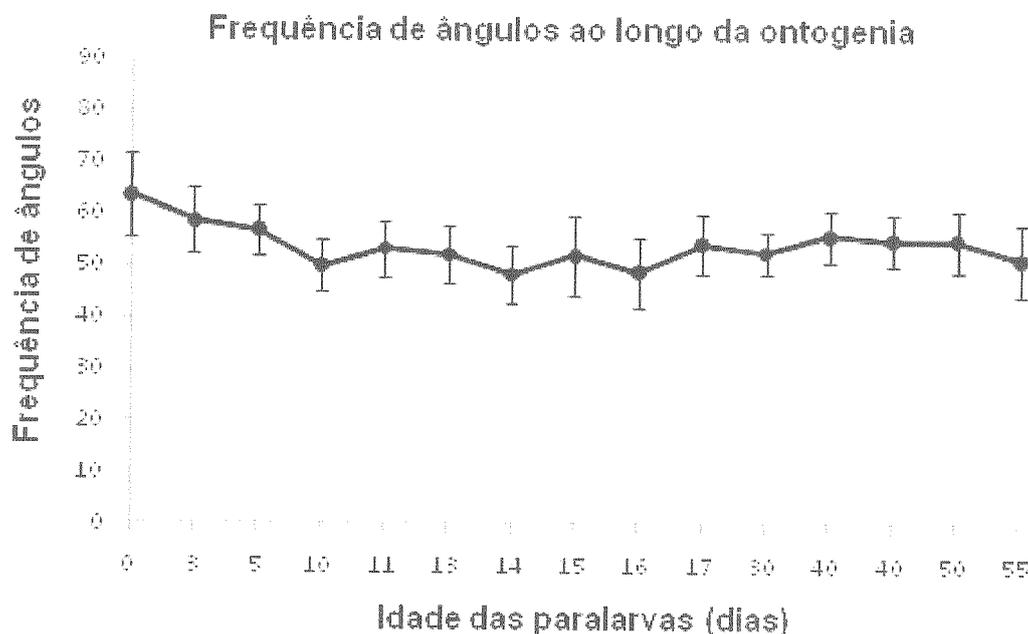


FIGURA 37 - Distribuição de frequência de ângulos ao longo da ontogenia observados em paralarvas *Doryteuthis opalescens* com idades entre 0 a 55 dias

3.11 TABELA DE COMPRIMENTOS DE MANTO E VELOCIDADE DE NATAÇÃO AO LONGO DA ONTOGENIA

Os dados desta Tabela 1 foram utilizados na descrição do comportamento natatório e foram retirados de Vidal *et al.* (2000).

TABELA 1 - Média dos comprimentos do manto

Idade das paralarvas (dias)	CM (Comprimento do Manto, mm)
0	2,65 ± 0,07
5	2,70 ± 0,13
10	3,25
15	3,78 ± 0,24
20	4,01
30	4,68
40	6,70 ± 0,92
50	7,23 ± 1,15
55	7,85

4 DISCUSSÃO

As paralarvas recém-eclodidas de *Doryteuthis opalescens* demonstraram um comportamento disperso quando comparado com as outras idades analisadas no presente estudo. Ou seja, as paralarvas nos primeiros dias de vida, se encontravam dispersas, se locomoviam para todos os lados, para cima (na vertical), para baixo, para os lados (na horizontal), porém sempre a favor da corrente. As paralarvas da espécie em estudo eclodem em um ambiente viscoso e devido ao seu tamanho pequeno (em média 2,65 de CM), não conseguem nadar contra corrente. Um cálculo do número de Reynolds com as paralarvas desse estudo poderia explicar melhor esta transição, porque o mesmo permite avaliar o tipo do escoamento (a estabilidade do fluxo) e pode indicar se flui de forma laminar ou turbulenta. Zeidberg (2004) argumenta que o crescimento do diâmetro do organismo e a capacidade em nadar contra a corrente facilitaria a transição do ambiente dominado pela viscosidade para o inercial do adulto. Foi somente a partir dos quarenta dias que as paralarvas conseguiram nadar constantemente contra a corrente, com uma média de 6,70 mm de CM.

No presente trabalho se confirmou o movimento de natação descrito por O' Dor (1988), que observou que os movimentos das paralarvas e dos juvenis na coluna d' água são dominados pela natação "jet-and-sink" (jato-propulsão e afundamento), onde as nadadeiras somente estabilizam o organismo. Este movimento se deve ao fato de que as paralarvas tem que ficar constantemente expelindo o jato para não afundar e para respirar. O mesmo autor complementa que com o desenvolvimento da lula, seus movimentos de natação se transformam em "climb-and-glide" (subida e planar ou deslizar), nos quais as nadadeiras contribuem substancialmente para gerar o empuxo.

Hunt *et al.* (2000), analisaram as posições de natação em adultos *D. opalescens*. No presente trabalho foi possível observar nas paralarvas de todas as idades de *D. opalescens* os comportamentos descritos por Hunt *et al.* (2000) para os adultos, tais como, posição J, posição "strike", posição "glide", posição de subida na vertical e mesmos movimentos na horizontal. Porém, só foi possível afirmar que algumas posições de natação foram iguais, porque ao longo da ontogenia há uma grande mudança morfológica, principalmente em relação ao manto, braços, tentáculos e nadadeiras, assim é de se esperar que a agilidade, a facilidade de

natação e principalmente a velocidade serão alteradas, visto que lulas juvenis são muito mais rápidas que as paralarvas.

O ângulo de natação nos primeiros dias após a eclosão foi o maior quando relacionado com as outras idades, com uma média de 80°. É possível que esta natação diferenciada nos primeiros dias esteja relacionada com a presença do vitelo dentro da sua cavidade do manto, o que provavelmente as deixava com um menor volume na cavidade do manto, reduzindo a capacidade de natação.

No presente estudo, foi observado muitas vezes em todas as idades que as paralarvas copiavam a posição de natação das que estavam em seu campo de visão e mantinham os mesmos desvios angulares. Por exemplo, duas paralarvas recém-eclodidas fizeram a mesma posição J de natação e ao mesmo tempo. Talvez o mesmo seja verificado em relação à posição de ataque, e que provavelmente seja importante a experiência visual que as paralarvas adquirem observando as outras. Apesar das paralarvas não se localizarem próximas uma das outras até os 15 dias pós-eclosão. Quando uma paralarva chegava muito perto de outra até esta idade, ou era para atacar a presa de outra, ou para repelir a outra paralarva. Porém, aos vinte dias pós-eclosão o comportamento mudou, as paralarvas começaram a nadar próximas umas das outras, mesmo quando a outra estava carregando uma presa e nos mesmos desvios angulares sem se repelirem. A partir dos 40 dias começaram a nadar contra a corrente e aproximadamente nos mesmos desvios angulares e bem perto uma da outra.

Os índices descritos por Hunter (1996) foram observados neste trabalho. A distância pequena de separação entre as paralarvas dos "schoolings" foi constatada a partir dos vinte dias, porém nenhum padrão foi averiguado. O que é de se esperar em um ambiente onde os animais estão em constante movimentação. Em relação aos desvios angulares entre as paralarvas deste estudo também foram evidentes, quando nadavam nos "schoolings" permaneciam aproximadamente nos mesmos desvios angulares.

Os principais fatores relatados para a formação dos "schoolings" em *D. opalescens* no presente trabalho foi atração visual entre as paralarvas e a capacidade em nadar contra a corrente com desvios angulares muito próximos. Foi observado que os "schoolings" começaram a ser formar a partir dos 40 dias, quando as paralarvas possuíam em média 8,84 mm CM e quando já conseguiam nadar contra a corrente (VIDAL, 2000). Este resultado se diferenciou do encontrado por

Yang *et al.* (1983), que estudou a mesma espécie, também em laboratório e observou que os "schools" começavam a se formar com 60 a 80 dias, quando as paralarvas já possuíam aproximadamente 15 mm de CM. Hurley (1978), afirmou que "schoolings" de *Doryteuthis opalescens* consiste em indivíduos de aproximadamente mesmo tamanho. Neste presente estudo este comportamento foi confirmado, quando os "schoolings" foram observados haviam uma predominância de indivíduos de mesmo tamanho, talvez porque as paralarvas tenham eclodido no mesmo momento. Hurley (1978) também sugere que os indivíduos maiores e menores não poderiam estar juntos já que não iriam nadar na mesma velocidade. Esta autora ainda sugere que seria menos plausível este comportamento para lulas que para peixes, porque nos "schoolings" de peixes, a velocidade parece ser um fator importante. Experimentos realizados em campo e em laboratório indicam que lulas em "schools" permaneçam muito tempo na mesma posição na coluna d' água no presente trabalho.

Os peixes pelágicos e as lulas representam um impressionante caso de evolução convergente, não somente morfológicamente, mas também em termos comportamentais (PACKARD, 1972). Um aspecto de comportamento onde isto é particularmente aparente é no "schooling". Desde que muitas das mesmas pressões ecológicas existiram para ambos os grupos pelágicos, isto não é surpresa que alguns tipos de comportamentos de "schooling" teriam se desenvolvido tanto em peixes quanto em lulas.

5 CONCLUSÃO

- Primeiros dias de vida pós-eclosão as paralarvas demonstraram um comportamento mais disperso quando comparado com as outras idades.
- A partir dos 40 dias as paralarvas nadavam constantemente contra a corrente e essa dispersão na coluna d'água não se observou mais.
- As posições de natação realizadas pelas paralarvas foram as mesmas ao longo da ontogenia.
- As posições de natação mais realizada pelas paralarvas ao longo da ontogenia foram a posição J e a posição "glide".
- Em relação ao comportamento social das paralarvas, foi observado até os dez dias após a eclosão que as paralarvas se copiavam, mas não permaneciam próximas umas das outras e em algumas situações se repeliam.
- A partir dos vinte dias pós-eclosão começaram a se agrupar e nadar próximas, mas não constantemente. E aos 40 dias as paralarvas nadavam muito próximas, nos mesmos desvios angulares. A atração visual e a capacidade de nadar contra a corrente foram os fatores principais para a formação dos "schoolings".

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AMARATUNGA, T. 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, p. 379-415, 1983.

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

ANDERSON, E. J.; DEMONT, M. E. The mechanics of locomotion in the squid *Loligo pealei*: locomotory function and unsteady hydrodynamics of the jet and intramantle pressur. *J. Exp. Biol.*, v. 203, p. 2851-2863, 2000.

BLAINVILLE, H. D. Memoire sur les especes du genre Calmar (*Loligo* Lamarck). **Journal de Physique de Chimie et d' Histoire Naturelle**, v. 96, p 116-135, 1823.

BARTOL, I. K.; PATTERSON, M. R.; MANN, R. Swimming mechanics and behavior of the shallow-water brief squid *Lolliguncula brevis*. **The Journal of Experimental Biology**, v. 204, p. 3655 – 3682, 2001.

BONNE, Q.; PULSFORD, A.; CHUBB. A. D. Squid mantle muscle. **Journal of the Marine Biological Association of the U.K.**, p. 327-342. 1981.

BOYLE, P. R. Cephalopod life cycles. Comparative reviews. Academic Press, London, v. 1, p. 475, 1983.

BOYLE, P. R. Cephalopod biology in the fisheries context. **Fisheries Research**, v. 8, p. 303-321, 1990.

BRAKONIECKI, T. F. A full description of *Loligo sanpaulensis*, Brakoniecki, 1984 and a redescription of *Loligo gahi*, D'Orbigny, 1835, two species of squid (Cephalopoda: Myopsida) from the Southwest Atlantic. **Bull. Mar. Sci**, v. 34, p. 435-448, 1984.

BRAKONIECKI, T. F. **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, p. 163. 1986.

BROCCO, S. L.; & CLONEY, R. A. Reflector cells in the skin of *Octopus dofleini*. **Cell and Tissue Research**, p. 167-186, 1980.

BUDELMANN, B. U.; BLECKMANN, H. A lateral line analogue in cephalopods: water waves generate microphonic potentials in the epidermal head lines of *Sepia* and *Lolliguncula*. **Journal of Comparative Physiology**, p. 1-5, 1988.

BUDELMANN, B. U.; RIESE, U.; BLECKMANN, H. Structure, function, biological significance of the cuttlefish "lateral lines", ed. E. Boucaud-Camou, Caen: **Centre de**

Publications de l'Universite de Caen. First International Symposium on the Cuttlefish *Sepia*, p. 201-209, 1991.

CADDY, J. F. The cephalopods: factors relevant to their population dynamics and to the assessment and management of stocks. *FAO. Fisheries Technical Paper*, v. 231, p. 416-452, 1983.

CHAMBERLAIN, J. A. The role of body extension in cephalopod locomotion. *Palaeontology*, v. 23, p. 445 - 461 1980.

CLONEY R. A.; FLOREY E. Ultrastructure of cephalopod chromatophore organs. *Zeitschrift fur Zellforschung*, p. 250-280, 1968.

COLE, K. S.; GILBERT, D. L. Jet propulsion of squid. *Biological Bulletin*, p. 245-246, 1970.

COOPER, K. M.; HANLON, R. T.; BUDELMANN, B. U. Physiological color change in squid iridophores and ultrastructural mechanisms in *Lolliguncula brevis*. *Cell and Tissue Research*, v. 259, p. 15-24, 1990.

DELTON, E. J.; GILPIN, J.B. Floatation mechanisms in modern and fossil cephalopods. *Advances in Marine Biology*, p. 197-268, 1973.

DELTON, E. J. On buoyancy and lives of modern and fossil cephalopods. *Proceedings of the Royal Society of London*, p. 273-299, 1974.

DONOVAN, D. T. Cephalopod phylogeny and classification. *Biological Reviews*, p. 259-287, 1964.

FILIPPOVA, Y. A.. The distribution of squids in the pelagic waters of the worldocean. *Osnovy biologicheskoi produktivnosti okeana - ee ispol'zovanie*. Izdatel'stvo "Nauka", Moskva, **NMFS/NOAA, Foreign Fisheries (translation)**, p. 89-101, 1971.

FLOREY, E. Nervous control and spontaneous activity of the chromatophores of a cephalopod, *Doryteuthis opalescens*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, p. 305-324, 1966.

FLOREY, E. Ultrastructure and function of cephalopod chromatophores. *American Zoologist*, p. 429-442, 1969.

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

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

HANLON, R. T.; MESSENGER, J. B. **Cephalopod Behaviour**. Cambridge University Press, p. 232, 1996.

HARTWICK, E. B.; BREEN, P. A.; TULLOCH, L. A removal experiment with *Octopus dofleini*. **Journal of the Fisheries Research Board of Canada**, p. 1492-1495, 1978.

HINDLE, R. A. **Animal Behaviour: A Synthesis of Ethology and Comparative Psychology**. Ed. McGraw-Hill, New York. 1970.

HUNT, J. C.; Zeidberg, L. D.; HAMNER, W. M.; ROBISON, B.H. The behaviour of *Loligo opalescens* (Mollusca: Cephalopoda) as observed by a remotely operated vehicle (ROV), **Journal Marine Biology**, v. 80, p. 873-883, 2000.

HUNTER, J. R. Procedure for analysis of schooling behaviour. **Journal Fish, Res, Bd. Can**, v. 23 (4), p. 547-562, 1996.

HURLEY, A. C. Feeding behaviour, food consumption, growth, and respiration of the squid *Doryteuthis opalescens* raised in the laboratory. **Fishery Bulletin**, v. 74, p. 176 - 182, 1976.

HURLEY, A. C. Mating behaviour of the squid *Doryteuthis opalescens*. **Mar. Behav. Physiol.**, v. 4, p. 195-203, 1977.

HURLEY, A. C. School structure of the squid *Loligo opalescens*. **Fishery Bulletin**, v. 76, p. 433-472, 1978.

KYTE, M. A.; COURTNEY, G. W. A field observation of aggressive behaviour between two North Pacific octopus, *Octopus dofleini martini*. *The Veliger*, p. 427-428, 1978.

LANE, F. W. **Kingdom of the Octopus: The Life History of the Cephalopoda**. London: Jarrold, 1957.

MANGOLD, K. M.; YOUNG, R. E.; NIXON, M. **Growth versus maturation in cephalopods**. In: T. Okutani, R. K. O'Dor and T. Kubodera (eds.). *The Recent Advances in Cephalopod Fishery Biology*. Tokai University Press. Tokyo, p. 697-704, 1993.

MATHER, J. A.; & O'DOR, R. K. Spatial organization of schools of the squid *Illex illecebrosus*. **Marine Behaviour and Physiology**, p. 259-271, 1984.

MOYNIHAN, M. & RODANICHE, A. F. The Behaviour and Natural History of the Caribbean Reef Squid *Sepiotheuthis sepioidea*. *Fortschr. Verhaltensforsch. Adv. Ethol.*, v. 25, p. 1-151, 1982.

MOYNIHAN, M. **Communication and Noncommunication by Cephalopod. Bloomington**. Indiana University Press., p. 141, 1985.

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

O'DOR, R. K.; FOY, E. A.; HELM, P. L.; BALCH, N. The locomotion and energetics of hatchling squid, *Illex illecebrosus*. **American Malacological Bulletin** 4, p. 55-60, 1986.

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

O' DOR, R. K. Forces acting on swimming squid. **J. Exp. Biol.**, v. 137, p. 421 – 442, 1988.

OKUTANI, T.; O'DOR, R. K.; KUBODERA, T. Recent advances in Cephalopod Fishery Biology. **Tokay University Press**, Tokyo, 1993.

PACKARD, A.. **Cephalopods and fish: the limits of convergence**. *Biological Reviews*, p. 241-307, 1972.

PARTRIDGE, B. L.; PITCHER, T. J.; CULLEN, J. M. WILSON, J. **3-dimensional structure of fish schools**. *Behav. Ecol. Sociobiol*, 1980.

PITCHER, T. J. Heuristic definitions of fish shoaling behaviour. **Animal Behaviour**, p. 611-612, 1983.

RATHJEN, W. F. **Squid fishing techniques**. Gloucester, Gulf and South Atlantic Fisheries Development Foundation, p. 15, 1984.

RECKSIEK, C. W. & FREY, H. W. Biological, oceanographic, and acoustic aspects of the market squid, *Doryteuthis opalescens*. *Berry. Cal. Fish & Game, Fish Bull.*, v. 169, p. 185, 1978.

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

SEWEENEY, M. J. & ROPER, C. F. E. **Classification, type localities, and type repositories of recent Cephalopoda**. In Voss, N.A., VECCHIONE, M.; TOLL, R. B.; SWEENEY, M. J. Ed: *Systematics and biogeography of cephalopods, Part II*. *Smithsonian Contribution to Zoology*, v. 586, p. 561-599, 1998.

SHAW, E. Schooling fishes. **American Scientist**, p. 166-175, 1978.

TEICHERT, C. **Main features of cephalopod evolution. In the Mollusca: Paleontology and Neontology of Cephalopods**. Ed. M. R. Clarke & E. R. Trueman, San Diego: Academic Press, v. 12, p. 11-79, 1988.

VERMEIJ, G. J. **Evolution and Escalation: An Ecological History of Life**. Princeton University Press. 1987.

VOSS, G. L. The biology and bathymetric distribution of deep-sea cephalopods. **Marine Science**, v. 5, p. 511-535, 1967.

VOSS, G. L. *Loligo surinamensis*, a New Species of Loliginid Squid (Cephalopoda, Myopsida) from Northeastern South America. A redescription *Egea inermis* Joubin, **Bull. Mar.** v. 48, p.43-53, 1974.

WELLS, M. J. Oxygen extraction and jet propulsion in cephalopods. **Canadian Journal of Zoology**, p. 815-824, 1990.

WILSON, E. O. **Sociobiology**. Cambridge, MA: Harvard University Press. 1975.

YANG, W. T.; HANLON, R. T.; KREJCI, M. E., HIXON, R. F.; HULET, W. H. Laboratory rearing of *Doryteuthis opalescens*, the market squid of California. **Aquaculture**, v. 31, p. 77-88, 1983.

YOUNG, R. E.; HARMAN, R. F. "Larva", "paralarva" and "subadult" in cephalopod terminology. **Malacologia**, v. 29, p. 201-207, 1988.

ZEIDBERG, L. D. Allometry measurements from *in situ* video recordings can determine the size and swimming speeds of juvenile and adult squid *Loligo opalescens* (Cephalopoda: Myopsida). **The Journal of Experimental Biology**, v. 207, p. 4195-4203, 2004.