

Fundação Universidade Federal do Rio Grande
Pós-graduação em Oceanografia Biológica

**CEFALÓPODES NAS RELAÇÕES TRÓFICAS
DO SUL DO BRASIL**

ROBERTA AGUIAR DOS SANTOS

Tese apresentada à Fundação Universidade
Federal do Rio Grande, como parte das
exigências para a obtenção do título de
Doutor em Oceanografia Biológica

Orientador: Dr. Manuel Haimovici

RIO GRANDE - RS - BRASIL

1999

Dedico esta tese a toda minha grande família pelo carinho, incentivo e apoio inesgotáveis.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a meus pais, João Alberto e Zeide, irmãos Rodrigo e Alexandre e ao meu esposo Gonzalo por todo incentivo, apoio e atenção que me foi dada durante a realização desta tese.

Ao Dr. Manuel Haimovici pela oportunidade de trabalhar em seu laboratório e por sua orientação, com idéias, discussões e sugestões aos trabalhos realizados.

Aos componentes da banca examinadora, Dra. Maria Cristina Pinedo, Dr. Jorge Pablo Castello, Dr. Carolus Maria Vooren (Depto. Oceanografia-FURG) e ao Dr. José Angel Alvarez Perez (FACIMAR-UNIVALI) pelas valiosas críticas e sugestões feitas ao trabalho de tese.

Aos colegas e pesquisadores que me forneceram os cefalópodes provenientes dos estudos de alimentação de peixes, mamíferos e aves marinhas: Dr. Luís Alberto Zavala-Camin, (Instituto de Pesca de Santos - SP), Dra. Tânia Azevedo (UFSC), Dr. Milton Strieder (UNISINOS), MSc. Paulo Ott, Biol. Ignácio Moreno, Biol. Larissa Oliveira (GEMARS), Dr. Carolus Maria Vooren, Oc. Simone Zarzur, Dra. Maria Cristina Pinedo, MSc. André Barreto MSc. Teodoro Vaske Jr., MSc. Rogério Mello, MSc. Agnaldo S. Martins, MSc. Marcus H. Carneiro, MSc. Mônica B. Peres, MSc. Eduardo Secchi, Oc. Manuela Bassoi e Oc. Luciano Dalla Rosa (FURG)

A todos os colegas que um dia passaram pelo laboratório de Recursos Pesqueiros Demersais e Cefalópodes, pelo auxílio na coleta e amostragem do material e discussões realizadas durante o desenvolvimento desta tese.

Às amizades feitas ao longo destes anos em Rio Grande, na FURG e fora dela, que tanto contribuíram para meu aprimoramento como pessoa.

Aos colegas, professores e funcionários da FURG, que de alguma forma estiveram presentes em cada etapa deste trabalho.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo auxílio financeiro oferecido.

ÍNDICE

Lista de Tabelas	v
Lista de Figuras	vi
Lista de Anexos	vii
Resumo	1
Summary.....	3
1. Introdução	5
2. Material e métodos	11
2.1. Alimentação e predação de <i>Loligo sanpaulensis</i>	11
2.2. Alimentação, predação e biologia reprodutiva de <i>Illex argentinus</i>	13
2.3. Predação sobre cefalópodes.....	15
3. Resultados.....	19
3.1. Alimentação e predação de <i>Loligo sanpaulensis</i>	19
3.2. Alimentação, predação e biologia reprodutiva de <i>Illex argentinus</i>	20
3.3. Predação sobre cefalópodes.....	23
4. Discussão	26
5. Conclusões.....	32
6. Referências bibliográficas	33
Tabelas.....	48
Figuras	51
Anexos.....	Erro! Indicador não definido.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Lista dos potenciais predadores considerados no estudo de relações tróficas de cefalópodes no sul do Brasil. São indicadas também as principais regiões onde as espécies são encontradas (plat: plataforma; tal: talude; oc: águas oceânicas adjacentes) e seus habitats (dem: demersal; pel: pelágico), as médias anuais dos desembarques comerciais (toneladas) de algumas espécies entre 1990 e 1994 (a partir de Haimovici *et al.*, 1998a e Peres & Haimovici, 1998), o número de estômagos com alimento examinado e a fonte de dados de cefalópodes nos conteúdos.....48

Tabela 2. Lista taxonômica das espécies de cefalópodes encontradas na dieta de diversos predadores no sul do Brasil.....50

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa indicando o local de coleta das amostras de <i>Loligo sanpaulensis</i> utilizadas no estudo de sua alimentação no sul do Brasil.....	51
Figura 2. Mapa indicando o local de coleta dos potenciais predadores utilizados no estudo de relações tróficas de cefalópodes no sul do Brasil	52
Figura 3. Mapa indicando o local de coleta das amostras de <i>Illex argentinus</i> utilizadas no estudo de sua alimentação no sul do Brasil.....	53
Figura 4. Mapa indicando o local de coleta das amostras de <i>Illex argentinus</i> utilizadas no estudo de sua biologia reprodutiva no sul do Brasil.....	54
Figura 5. Desenhos dos bicos de cefalópodes mostrando as medidas obtidas em lulas e sepiólídeos (a) e em polvos (b). URL= comprimento do rostro superior; LRL= comprimento do rostro inferior; UHL= comprimento do escudo superior; LHL= comprimento do escudo inferior.	55
Figura 6. Lista dos cefalópodes predados por <i>Loligo sanpaulensis</i> e os peixes pelágicos e demersais capturados na plataforma no sul do Brasil (círculos indicam a presença na dieta; círculos pretos indicam frequência de ocorrência (FO) acima de 10%).....	56
Figura 7. Lista dos cefalópodes predados por <i>Illex argentinus</i> e os peixes demersais e pelágicos capturados no talude superior e águas oceânicas adjacentes no sul do Brasil (círculos indicam a presença na dieta; círculos pretos indicam frequência de ocorrência (FO) acima de 10%).....	57
Figura 8. Lista dos cefalópodes predados por aves e mamíferos marinhos coletados em praias ou capturados acidentalmente pela pesca costeira de emalhe no sul do Brasil (círculos indicam a presença na dieta; círculos pretos indicam as principais espécies predadas).....	58
Figura 9. Diagrama da predação sobre algumas das principais espécies de cefalópodes encontradas no sul do Brasil (distribuição dos cefalópodes baseada em Packard, 1972; Nesis, 1987).	59

LISTA DE ANEXOS

Anexo I. Santos, R.A. & Haimovici, M. (no prelo). Trophic relations of the long-finned squid *Loligo sanpaulensis* on the southern Brazilian shelf. *South African Journal of Marine Science*, 20

Anexo II. Santos, R.A. & Haimovici, M. 1997. Food and feeding of the short -finned squid *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) off southern Brazil. *Fisheries Research* 33: 139-147

Anexo III. Santos, R.A. & Haimovici, M. The argentine short-finned squid *Illex argentinus* in the food-webs of southern Brazil. *Sarsia* (aceito)

Anexo IV. Santos, R.A. & Haimovici, M. 1997. Reproductive biology of winter spring spawners of *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) off southern Brazil. *Scientia Marina* 61 (1): 53-64.

Anexo V. Santos, R.A., & Haimovici, M. Cefalópodes na dieta de médios e grandes peixes pelágicos da plataforma externa e águas oceânicas adjacentes da região sul do Brasil. (manuscrito)

Anexo VI. Santos, R.A. & Haimovici, M. Cephalopods in the diet of marine mammals stranded or incidentally caught along southeastern and southern Brazil (21°S to 34°S). *Fisheries Research* (aceito)

Anexo VII. Ilustrações dos bicos e regressões relacionando suas medidas e o comprimento do manto e o peso total de algumas espécies de cefalópodes do sul do Brasil.

RESUMO

As relações tróficas dos cefalópodes no sul do Brasil, foram investigadas a partir de estudos de alimentação de *Loligo sanpaulensis* e *Illex argentinus* e da presença de cefalópodes na dieta de 71 espécies de potenciais predadores, incluindo 2 de lulas, 47 de peixes, 7 de aves marinhas e 15 de mamíferos marinhos das regiões de plataforma, talude superior e águas oceânicas adjacentes. Foram examinados 668 estômagos de *Loligo sanpaulensis* que se alimentaram de peixes, cuja importância aumentou com o tamanho, crustáceos e, em menor grau, cefalópodes, observando-se uma baixa proporção de canibalismo. Como presa, *Loligo sanpaulensis* foi o cefalópode mais freqüente na dieta dos predadores de plataforma, sendo particularmente importante na dieta de *Pontoporia blainvillei* e ocorrendo na dieta de *Spheniscus magellanicus*, *Arctocephalus australis*, *A. gazella*, *A. tropicalis* e diversos peixes bentônicos e demersais, sem ser freqüente na dieta dos peixes mais abundantes. Foram examinados 729 estômagos de *Illex argentinus* que se alimentaram de peixes, cuja freqüência de ocorrência aumentou com o tamanho, cefalópodes e crustáceos, sendo o canibalismo frequente em todas as faixas de tamanhos. Como presa, *Illex argentinus* foi importante na dieta de predadores do talude superior e de águas oceânicas adjacentes, principalmente *Polyprion americanus*, *Thunnus obesus*, *Xiphias gladius* e algumas espécies de mamíferos marinhos. Estes predadores provavelmente recorrem à biomassa disponibilizada pelas concentrações de desovantes de *Illex argentinus* encontrados na região, principalmente no inverno e primavera, quando migram de águas uruguaias e do norte da Argentina. Nos estômagos das lulas, peixes, aves e mamíferos marinhos foram identificadas 27 famílias e pelo menos 41 espécies de cefalópodes. A diversidade aumentou de 6 famílias na dieta dos predadores de plataforma, para 27 famílias na dieta dos

predadores de talude e da região oceânica adjacente. A família Loliginidae foi dominante na dieta dos predadores de plataforma, enquanto que Ommastrephidae, principalmente *Illex argentinus* e *Ornithoteuthis antillarum*, foi a mais importante na dieta dos predadores do talude superior e de águas oceânicas adjacentes. Lulas amoniacaais, como *Ancistrocheirus lesueurii*, *Histioteuthis spp*, *Chiroteuthis veranii* e *Octopoteuthis sp*, ocorreram com maior frequência na dieta de *Prionace glauca*, *Kogia breviceps*, *K. sima*, *Globicephala melas* e de aves oceânicas. De uma forma geral, os cefalópodes, como fonte de alimento, parecem ser mais importantes no talude superior e águas oceânicas adjacentes, do que sobre a plataforma. Os resultados ressaltam a utilidade dos estudos de alimentação, não apenas para o conhecimento dos hábitos alimentares dos predadores, como também da importância relativa e da diversidade de cefalópodes, em ambientes nos quais sua captura é difícil.

SUMMARY

Trophic relations of cephalopods in southern Brazil were investigated from feeding studies of *Loligo sanpaulensis* and *Illex argentinus* and from predation on cephalopods by 71 species of potential predators, including 2 squids, 47 fishes, 7 seabirds and 15 marine mammals from shelf, upper slope and oceanic adjacent waters. A total of 668 stomachs of *Loligo sanpaulensis* were examined and the prey found were fish, that occurrence increased with squid size, crustaceans and cephalopods, and a low rate of cannibalism was observed. As prey, *Loligo sanpaulensis* was the most frequently cephalopod on the shelf, particularly important in the diet of *Pontoporia blainvillei*. It also occurred in the diet of *Spheniscus magellanicus*, *Arctocephalus australis*, *A. gazella*, *A. tropicalis*, and several benthic and demersal fish, but it was not frequent in the diet of the most abundant fish species. A total of 729 stomachs of *Illex argentinus* were examined and the prey found were fish, that occurrence also increased with size, cephalopods and crustaceans, being the cannibalism rate relatively high for all sizes. As prey, *Illex argentinus* was important in the diet of upper slope and oceanic predators, mainly *Polyprion americanus*, *Thunnus obesus*, *Xiphias gladius* and some marine mammals. These predators probably utilize the available biomass of *Illex argentinus* spawners concentrations, that occur especially in winter and spring, from squids that migrated from Uruguayan and Northern Argentinean waters. In the stomach contents of squid, fish, seabirds and marine mammals, 27 families and 41 species of cephalopods were identified. The diversity ranged from 6 families in the diet of shelf predators to 27 families in those from upper slope and adjacent oceanic waters. The most frequent cephalopod family in the diet of shelf predators was Loliginidae, whilst Ommastrephidae, mainly *Illex argentinus* and *Ornithoteuthis antillarum*, was the most

frequent family in the diet of predators from upper slope and adjacent oceanic waters. Ammoniacal squids, such as *Ancistrocheirus lesueurii*, *Histioteuthis spp*, *Chroteuthis veranii* and *Octopoteuthis sp*, were mainly found in stomach contents of *Prionace glauca*, *Kogia breviceps*, *K. sima*, *Globicephala melas* and oceanic seabirds. Cephalopods seem to be more important as food resource in upper slope and adjacent oceanic waters, when compared to the continental shelf. The results reinforce the value of dietary studies to the understanding of the predators' feeding habits, as well as the role and relative diversity of cephalopods from environments where samples are difficult to obtain.

1. INTRODUÇÃO

Os cefalópodes são invertebrados essencialmente marinhos com cerca de 700 espécies viventes descritas ao redor do mundo (Sweeney & Roper, 1998). Estes moluscos ocupam vários ambientes, desde poças-de-marés até espécies associadas a fontes hidrotermais de grande profundidade (Nesis, 1987; González *et al.*, 1998).

Os cefalópodes desempenham um papel importante nas relações tróficas dos ecossistemas marinhos, tanto por tratarem-se de predadores ativos e eficientes de uma grande diversidade de animais, como por fazerem parte da dieta de várias espécies marinhas, especialmente no ambiente oceânico, onde a disponibilidade de recursos é menor, quando comparada a áreas produtivas de plataforma (Clarke, 1962, 1987; 1996; Voss, 1973; Amaratunga, 1983; Mangold, 1983).

De uma forma geral, no decorrer de seu desenvolvimento os cefalópodes podem ocupar vários níveis tróficos, atuando principalmente como intermediários no fluxo energético entre os consumidores primários e secundários, e os predadores de terceira e quarta ordem do topo das cadeias alimentares (Rodhouse & Nigmatullin, 1996). Suas interações tróficas tornam-se muitas vezes bastante complexas, atuando ora como predadores, ora como presas ou mesmo como competidores de uma mesma espécie em um mesmo ecossistema (Amaratunga, 1983; Angelescu & Prenski, 1987, Dawe & Brodziak, 1998).

Algumas espécies de cefalópodes representam importantes recursos pesqueiros em várias regiões do globo, destacando-se a pesca de lulas das famílias Loliginidae e Ommastrephidae, de polvos da família Octopodidae e de sépias do gênero *Sepia* (FAO,

1998). Devido à grande capacidade dos cefalópodes de responderem rapidamente a mudanças no ambiente, há evidências de que em algumas regiões onde populações de peixes foram sobrexploradas, a abundância de cefalópodes tenha aumentado, tornando-se inclusive recursos alvo de pescarias específicas (Caddy, 1983).

Estudos sobre a alimentação de sepiolídeos, lulas e polvos pelágicos mostram que de uma forma geral, estes predam sobre crustáceos, cefalópodes e peixes (Summers, 1983; Nixon, 1987). Durante seus estágios iniciais de desenvolvimento alimentam-se principalmente de crustáceos planctônicos, tais como eufausiáceos, copépodes e larvas de decápodes (Nixon, 1987). Com o aumento de tamanho, peixes e cefalópodes passam a formar parte da dieta (Mangold, 1983; Summers, 1983). O canibalismo é freqüente, principalmente em lulas que formam cardumes densos e realizam grandes migrações, como os omastrefídeos *Todarodes pacificus* e as espécies do gênero *Illex* (Amaratunga, 1983; Hatanaka *et al.*, 1985, O'Dor, 1992).

Polvos bentônicos predam sobre moluscos, principalmente bivalves e gastrópodes, e crustáceos decápodas, sendo os peixes presas eventuais (Bidder, 1966; Wells, 1978; Ambrose & Nelson, 1983; Ambrose, 1984). Ocorre também canibalismo, mas é amenizado pela territorialidade, comum em espécies deste grupo (Amaratunga, 1983).

Nos ecossistemas, os cefalópodes geralmente ocupam o papel de predadores subdominantes e são importantes na dieta de um grande número de peixes, aves e mamíferos marinhos, muitos deles de importância comercial (Mercer, 1974; Morejohn *et al.*, 1978; Fiscus, 1982; Wolff, 1982a; Okutani & Tsukada, 1988, Clarke, 1996; Smale, 1996). Para muitos de seus predadores, estes moluscos constituem uma de suas principais

fontes de alimento, como é o caso de grandes odontocetos, como cachalotes e zifídeos (Clarke, 1986a, 1987, Fiscus *et al.*, 1989; Mead, 1989), de atuns, espécies afins e alguns tubarões pelágicos (Pinkas *et al.*, 1971; Bello, 1991; Clarke *et al.*, 1996; Hernandez-Garcia, 1995), além de várias aves oceânicas, como albatrozes e petréis (Ogi *et al.*, 1980; Croxall, 1987; Rodhouse *et al.*, 1990).

Muitos cefalópodes que ocorrem além da quebra de plataforma não formam cardumes e são dificilmente capturados pelas artes de pesca tradicionalmente utilizadas nesses ambientes. A análise de conteúdos estomacais dos predadores dominantes, muitos dos quais são alvo da pesca, pode ser a principal fonte de dados sobre a abundância e distribuição destes cefalópodes. A identificação de cefalópodes nos conteúdos estomacais é em geral bastante difícil. Estes invertebrados são compostos basicamente por tecidos moles, com poucas estruturas que persistem após a digestão, tais como bicos, cristalinos, fragmentos de gladius, anéis e ganchos de ventosas (Hess & Toll, 1981; Clarke, 1986a). Por sua maior resistência e por apresentarem pigmentação e escultura características para as diferentes espécies, os bicos são as principais peças utilizadas na identificação dos cefalópodes predados (Mangold & Fioroni, 1966; Wolff, 1982b; Wolff, 1984; Clarke, 1986b).

No sul do Brasil, a fauna costeira de cefalópodes é relativamente bem conhecida, seja a partir de dados de capturas comerciais ou de cruzeiros de pesquisa com várias artes de pesca realizados ao longo do litoral brasileiro (Palacio, 1977; Juanicó, 1979; Haimovici *et al.*, 1989a; Haimovici & Perez, 1991a; Mello *et al.*, 1992; Haimovici *et al.*, 1994a). Nesta região a plataforma e talude continental são influenciados pela Convergência Subtropical, formada pela Corrente do Brasil fluindo para o sul, transportando Água

Tropical de características quente e oligotrófica e pelo ramo costeiro da Corrente das Malvinas, fluindo para o norte transportando Água Subantártica, mais fria e rica em nutrientes (Garcia, 1997, Castello *et al.*, 1997). A descarga do Rio da Prata e da Lagoa dos Patos também influenciam as águas de plataforma, onde a taxa de produção primária particulada média chega a atingir valores de $160\text{g C m}^{-2}\text{ a}^{-1}$ (Castello *et al.*, 1997; Odebrecht & Garcia, 1997). Na plataforma a pesca predominante é dirigida a peixes demersais, principalmente da família Sciaenidae (Haimovici *et al.*, 1998a). Nesta região, a lula *Loligo sanpaulensis* foi o cefalópode mais freqüente em cruzeiros de pesquisa com arrasto de fundo (Haimovici & Andriquetto, 1986) fazendo parte, principalmente no inverno e primavera, da associação de espécies neríticas formada pela anchoíta (*Engraulis anchoita*), xixarro (*Trachurus lathami*), peixe-espada (*Trichiurus lepturus*), pescada-olhuda (*Cynoscion guatucupa*) e merluza (*Merluccius hubbsi*) (Mello *et al.*, 1992). Estudos relacionados à dinâmica populacional e ciclo de vida de *Loligo sanpaulensis* demonstraram a importância desta espécie como componente do ecossistema associado à Convergência Subtropical, característica desta região (Andriquetto, 1989; Andriquetto & Haimovici, 1991).

O talude continental e águas oceânicas adjacentes são fortemente influenciados pelas águas oligotróficas da Corrente do Brasil, cuja produtividade é aumentada, principalmente no período de inverno e primavera, por ressurgência de águas profundas, especialmente da Água Subtropical, também denominada Água Central do Atlântico Sul (Garcia, 1997). A pesca neste ambiente é realizada principalmente com espinhel, seja de fundo, dirigida ao cherne-poveiro (*Polyprion americanus*) ou de superfície, dirigida a atuns (*T. alalunga*, *T. albacares* e *T. obesus*) e ao espadarte (*Xiphias gladius*) (Haimovici *et al.*,

1998a). A informação sobre a composição de espécies de cefalópodes nesta região é escassa e proveniente principalmente de cruzeiros de prospeção de arrasto de fundo realizados com o N/Pq Mestre Jerônimo em 1974 e com o N/Pq Atlântico Sul entre 1986 e 1987 (Rahn & Santos, 1978; Haimovici & Perez, 1991b; Perez & Haimovici, 1993). Nestes cruzeiros, o calamar-argentino (*Illex argentinus*) foi o principal cefalópode capturado. Evidências obtidas a partir de estudos de seu ciclo de vida no sul do Brasil levantaram a hipótese de que parte dos desovantes desta espécie na região, pelo menos aqueles encontrados no inverno e primavera, seriam provenientes de águas uruguaias e do norte da Argentina, para onde seus descendentes retornariam, com o recuo da corrente das Malvinas, encontrando assim áreas mais produtivas para seu desenvolvimento (Haimovici & Perez, 1990; Haimovici *et al.*, 1995; Anexo IV). Nesta região, especialmente na plataforma Argentina, *Illex argentinus* forma parte de uma das principais pescarias de cefalópodes do mundo (Haimovici *et al.*, 1998b).

No Brasil, foram realizados alguns trabalhos referentes à alimentação de cefalópodes da região sul e sudeste, incluindo a dieta de *Loligo plei* (Juanicó, 1979), *Loligo sanpaulensis* (Andrighetto, 1989; Costa, 1994), *Eledone massyae* e *Eledone gaucha* (Perez & Haimovici, 1995) e de paralarvas de *Illex argentinus* (Vidal & Haimovici, 1998).

Trabalhos sobre a alimentação de peixes, aves e mamíferos marinhos no sul do Brasil, em cuja dieta ocorreram cefalópodes, foram freqüentes nas duas últimas décadas, tanto de espécies de plataforma (Pinedo, 1982; Juras & Yamaguti, 1985; Haimovici *et al.*, 1989b; Vieira, 1990; Azevedo & Schieller, 1991; Schwingel, 1991; Haimovici & Krug, 1992, Capitoli & Haimovici, 1993; Ott, 1994; Bassoi, 1997), como de talude e áreas oceânicas adjacentes (Clarke *et al.*, 1980; Zavala-Camin, 1981, 1987; Pinedo, 1987; Vilela,

1990; Mello, 1992; Dalla Rosa, 1995; Zarzur, 1995; Vaske, 1994; Vaske & Castello, 1998; Vaske & Rincón, 1998).

Nesta tese foram desenvolvidos vários trabalhos independentes, que tiveram como objetivo comum o maior conhecimento da ecologia dos cefalópodes, especialmente relacionado à importância deste grupo nas relações tróficas de plataforma, talude superior e águas oceânicas adjacentes na região sul do Brasil.

Com o objetivo específico de avaliar o papel nas relações tróficas de duas das principais espécies de cefalópodes encontradas na região, seja atuando como predadores ou como presas, foram desenvolvidos três trabalhos que envolveram estudos de alimentação e predação sobre *Loligo sanpaulensis* (Anexo I) e *Illex argentinus* (Anexos II e III).

Tendo ainda como referência a presença de *Illex argentinus* no sul do Brasil, principalmente no inverno e primavera quando as maiores concentrações deste calamar foram encontradas, foram também estudados aspectos de sua biologia reprodutiva, com o objetivo de se obter informações adicionais que auxiliaram na avaliação da importância desta espécie na região (Anexo IV).

Outro objetivo específico foi a avaliação da importância de outros cefalópodes nas relações tróficas da região, a partir do estudo da dieta de seus potenciais predadores, adicionando novas informações sobre a distribuição e abundância de várias espécies, principalmente de regiões onde, até o presente, a coleta destes invertebrados era escassa (Anexos V e VI).

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Alimentação e predação de *Loligo sanpaulensis*

Alimentação

No estudo de alimentação de *Loligo sanpaulensis* foram examinados 668 estômagos obtidos de amostras coletadas em desembarques comerciais no porto de Rio Grande, assim como de cruzeiros de pesquisa com arrasto de fundo com o N/Pq Atlântico Sul, ao longo da plataforma do sul do Brasil entre as latitudes de 26°S e 34 ° S (Fig. 1), de 1987 e 1996 (Anexo I).

Dos *Loligo sanpaulensis* coletados foram medidos o comprimento dorsal do manto (ML) em milímetros e obtidos o peso total (TW) em gramas, seguindo as medidas descritas em Roper & Voss (1983). Foram determinados os sexos das lulas e atribuído um estágio de maturação sexual aos exemplares amostrados, segundo Andriquetto (1989).

Os estômagos foram examinados e separados em estômagos vazios e com conteúdo. Peixes ósseos foram reconhecidos pela presença de escamas, vértebras, espinhas e outros fragmentos ósseos e, quando possível, identificados através de seus otólitos. O comprimento total dos peixes identificados foi estimado a partir de relações entre o comprimento do otólito e o comprimento do peixe, através de uma coleção de referência do Laboratório de Recursos Pesqueiros Demersais e Cefalópodes da FURG. Os cefalópodes foram reconhecidos por seus cristalinos, pedaços de gladius, ventosas, ganchos, restos do manto, braços, tentáculos e identificados, principalmente, por seus bicos. Quando possível, os bicos foram medidos e os comprimentos dos cefalópodes foram estimados a partir de uma relação entre o comprimento do bico e o comprimento do manto do cefalópode,

utilizando-se regressões elaboradas a partir da coleção de referência de cefalópodes do Laboratório acima citado (Anexo VII). Crustáceos foram reconhecidos pelos restos do exoesqueleto, apêndices e olhos.

A importância das presas foi baseada na frequência de ocorrência ($FO=Ni/Nt$), onde Ni é o número de estômagos com um determinado tipo de alimento e Nt o número total de estômagos com alimento e comparada entre os grupos de tamanho e estações do ano.

A comparação entre a proporção de ocorrência de presas nos estômagos ou mesmo entre a proporção de estômagos com ou sem alimento tem suas limitações (Hyslop, 1980), principalmente para cefalópodes que despedaçam suas presas, freqüentemente descartando as partes duras, mais úteis na identificação. Entretanto como não há uma solução simples para este problema, o uso da frequência de ocorrência continua sendo a escolha mais comum nos estudos de alimentação de lulas (Brieby & Jobling, 1985; Ivanovic & Brunetti, 1994; Collins *et al.*, 1994; Rocha *et al.*, 1994).

Predação

A predação sobre *Loligo sanpaulensis* foi estudada a partir da presença de exemplares semi-digeridos e bicos desta lula na dieta de 47 espécies de potenciais predadores coletados na plataforma continental (Anexo I), sendo incluída posteriormente dados de outras 24 espécies de predadores do talude superior e de águas oceânicas adjacentes (Tabela 1; item 2.3) entre as latitudes de 26°S e 34°S) entre 1980 e 1996 (Fig. 2). Os predadores incluíram peixes e cefalópodes capturados com diversas artes de pesca, pingüins (*Spheniscus magellanicus*) encontrados mortos ao longo da costa e mamíferos marinhos encontrados mortos nas praias ou em capturas acidentais da pesca costeira de emalhe.

A porcentagem de frequência de ocorrência (FO) de *Loligo sanpaulensis* foi calculada para cada predador como sendo $FO = (NI / Nc) \times 100$, onde NI é o número de estômagos contendo *L. sanpaulensis* e Nc é o número total de estômagos com alimento. O número de lulas em um único estômago foi estimado a partir de exemplares semi-digeridos ou do número de bicos superiores ou inferiores, de acordo com aquele que apresentasse o maior número. Foram medidos o comprimento do rostró superior (URL) e do inferior (LRL) dos bicos seguindo as definições apresentadas por Clarke (1986b). Estas medidas foram utilizadas em regressões elaboradas para estimar comprimentos do manto e peso total dos *Loligo sanpaulensis* predados (Anexos I e VII).

Como estimativas da abundância de alguns dos predadores de *Loligo sanpaulensis* foram utilizadas duas fontes: as capturas por unidade de esforço (CPUE) e estimativas de biomassa de seis cruzeiros de pesquisa realizados entre 1981 e 1983 (Haimovici *et al.*, 1996) e estatísticas dos desembarques comerciais no período de 1990 a 1994 (Haimovici *et al.*, 1998a).

2.2. Alimentação, predação e biologia reprodutiva de *Illex argentinus*

Alimentação

Foram examinados os conteúdos estomacais de 729 *Illex argentinus* capturados a partir de cruzeiros de arrasto de fundo e de meia-água com o N/Pq Atlântico Sul e de amostras ocasionais dos desembarques comerciais no porto de Rio Grande (Anexo II). As amostras foram oriundas da plataforma e do talude superior do sul do Brasil entre as latitudes de 26°35'S e 34°31'S, entre 1981 e 1992 (Fig. 3).

Assim como para *Loligo sanpaulensis*, foram medidos o comprimento dorsal do manto (ML, mm) e o peso total (TW, g). O sexo das lulas foi determinado e o estágio de maturação foi atribuído a partir de Brunetti (1990).

A análise dos conteúdos estomacais seguiu a mesma metodologia empregada no estudo de alimentação de *Loligo sanpaulensis*.

Predação

A predação sobre *Illex argentinus* foi estudada a partir da presença de exemplares semi-digeridos e bicos desta lula na dieta de 63 espécies de potenciais predadores coletados na plataforma continental, talude superior e águas oceânicas adjacentes (Anexo III), sendo incluídos posteriormente dados sobre sua presença na dieta de outras 8 espécies de potenciais (Tabela 1; item 2.3). A área de estudo abrangeu a região entre as latitudes de 26°S e 34°S entre 1980 e 1997 (Fig. 2). Os predadores estudados foram: peixes e cefalópodes capturados com diversas artes de pesca, pingüins (*Spheniscus magellanicus*) encontrados mortos ao longo da costa e mamíferos marinhos encontrados mortos nas praias ou coletados a partir de capturas acidentais da pesca costeira de emalhe.

Assim como para *Loligo sanpaulensis* foi calculada a porcentagem de frequência de ocorrência (FO) de *Illex argentinus* na dieta de cada predador e estimado o número de lulas em cada estômago a partir de exemplares semi-digeridos e dos bicos. Foram também medidos o URL e LRL dos bicos, como apresentado para *Loligo sanpaulensis*. Estas medidas foram então utilizadas em regressões previamente elaboradas para serem estimados o comprimento do manto e peso total dos *Illex argentinus* predados (Anexos III e VII).

Como estimativas da abundância de alguns dos principais predadores de *Illex argentinus* foram utilizadas as estatísticas dos desembarques comerciais no período de 1990 a 1994 no sul do Brasil (Haimovici *et al.*, 1998a; Peres & Haimovici, 1998), assim como estimativas da abundância relativa de peixes demersais capturados no talude superior, a partir de cruzeiros de pesquisa do inverno de 1986 (Vooren *et al.*, 1988)

Biologia reprodutiva

Com o objetivo de se obter maiores informações sobre as características populacionais do *Illex argentinus* encontrado na região sul do Brasil, foram estudados aspectos da sua biologia reprodutiva na região (Anexo IV). As amostras foram coletadas em cruzeiros de pesquisa com redes de arrasto de fundo, no inverno e primavera, quando as maiores concentrações desta espécie são encontradas, sobre a plataforma externa e talude superior entre as latitudes de 27°S e 34°S, entre 1986 e 1992 (Fig.4).

Foram obtidos o comprimento dorsal do manto (ML, mm) e o peso total (TW, g), sexo e atribuído um estágio de maturação sexual aos exemplares amostrados, seguindo a escala de Brunetti (1990). Vários índices foram obtidos a partir de comprimentos e pesos do corpo, assim como das partes do aparelho reprodutivo destes exemplares para comparações entre os estágios de maturação sexual de machos e fêmeas. Foram calculadas ainda, as fecundidades de *Illex argentinus* na região.

2.3. Predação sobre cefalópodes

Além da presença de *Loligo sanpaulensis* e *Illex argentinus* na dieta dos predadores estudados, foi também registrada a presença de outras espécies de cefalópodes na dieta das 71 espécies de predadores potenciais do sul do Brasil, coletados entre as latitudes de 26°S e 34°S entre 1980 e 1997 (Fig. 2). Além dos conteúdos estomacais examinados no

Laboratório de Recursos Pesqueiros Demersais e Cefalópodes, parte do material de cefalópodes, coletados em estudos de alimentação de diversos predadores, foi disponibilizado por outros pesquisadores e colegas da FURG e de outras instituições.

A Tabela 1 apresenta as espécies de predadores de cefalópodes estudadas, que incluíram 2 espécies de lulas e 36 espécies de peixes pelágicos e demersais capturados ao longo da plataforma e talude superior com várias artes de pesca; 11 espécies de peixes pelágicos oceânicos capturados com espinhel de superfície; 7 espécies de aves marinhas e 15 de mamíferos marinhos encontrados ao longo das praias, ou capturados acidentalmente na pesca costeira de emalhe.

Além dos cefalópodes identificados e medidos durante a realização desta tese, foram também incluídas informações publicadas sobre a alimentação de alguns de seus potenciais predadores na região (Clarke *et al.*, 1980; Lessa, 1982; Pinedo, 1982; Pinedo & Barros, 1983; Juras & Yamaguti, 1985; Queiroz, 1986; Pinedo, 1987; Rosas, 1989; Schwingel, 1991; Vaske, 1994; Vaske & Rincón, 1998).

Os nomes científicos e vulgares empregados para as espécies de predadores, bem como dados sobre sua distribuição (plataforma, talude e águas oceânicas) e habitat (demersal ou pelágico) seguiram: Figueiredo, 1977; Menezes & Figueiredo, 1980; Menezes & Figueiredo; 1985; Vooren & Fernandes, 1989; Pinedo *et al.*, 1992; **FAO, 1993**; Pinedo, 1994; Haimovici *et al.*, 1994b; Haimovici *et al.*, 1996; Haimovici *et al.*, 1998a; **Rice, 1998**. Neste trabalho foram considerados como plataforma a região onde a profundidade é inferior a 180 m, talude superior (abrangendo inclusive a quebra de plataforma), entre 180 e 500 m e águas oceânicas adjacentes, regiões onde a profundidade é superior a 500 m, estabelecido a partir de Haimovici (1998). Embora sabendo-se das limitações de estabelecer regiões de

ocorrência de presas delimitadas por isóbatas, especialmente quando se trata de espécies extremamente móveis e, em alguns casos, com pouca relação com o fundo, a criação destas categorias foi necessária para relacionar as distribuições dos cefalópodes e seus predadores na região.

Para muitos dos peixes de plataforma, grandes peixes pelágicos e mamíferos marinhos o número total de estômagos com alimento examinados (Nt) e com cada espécie de cefalópode (Ne) era conhecido e a principal medida para avaliar a importância dos cefalópodes como presas foi a frequência de ocorrência ($FO=Ne/Nt \times 100$). Em alguns casos, o número de estômagos analisados não era conhecido, como em *Polyprion americanus*, cuja dieta foi estudada a partir de alimento regurgitado, e de outros dados derivados de publicações, nos quais a informação era incompleta. O número de cefalópodes obtidos pela contagem de exemplares semi-digeridos ou de bicos de cada espécie no conjunto dos estômagos de cada predador também foi utilizado como medida de importância relativa entre os cefalópodes.

Os cefalópodes foram encontrados nos conteúdos estomacais de seus predadores, em diferentes graus de digestão, desde exemplares inteiros, pouco digeridos, até a presença apenas das mandíbulas quitinosas ou bicos. Para identificação dos exemplares inteiros foi utilizada a coleção de cefalópodes do Laboratório e chaves de identificação disponíveis na literatura (Roper *et al.*, 1984; Nesis, 1987). Foram registrados o número de indivíduos e retiradas, quando possível, as medidas de comprimento do manto (ML, mm) e peso total (TW, g). Para a identificação de exemplares muito digeridos ou de bicos, foi utilizada uma coleção de referência de bicos do Laboratório, inicialmente composta por espécies neríticas e do talude superior, que ao longo do trabalho foi ampliada principalmente a partir dos

exemplares encontrados inteiros nos conteúdos estomacais dos predadores de águas oceânicas. No auxílio da identificação, também foram utilizadas as descrições de bicos de Clarke (1986b).

O comprimento do manto (ML) e o peso total (TW) foram estimados a partir das medidas dos bico superior e inferior, às quais foram ajustadas regressões lineares, potenciais ou exponenciais. Em cada caso foi escolhido o modelo de regressão que apresentou o melhor ajuste dos resíduos percentuais, para toda a amplitude de dados disponíveis.

As medidas dos bicos consideradas nas regressões para lulas e sepiólídeos foram o comprimento do rostro do bico superior (URL) e inferior (LRL) e para polvos o comprimento do escudo do bico superior (UHL) e inferior (LHL) seguindo as definições das medidas descritas em Clarke (1986b) (Fig. 5). Estas medidas foram tomadas sob microscópio estereoscópico ou com o auxílio de um paquímetro, de acordo com os tamanhos dos bicos encontrados, com precisão de 0,1 mm. Para as espécies cujas regressões não estiveram disponíveis a partir dos dados locais, foram utilizadas regressões de Clarke (1986b). No Anexo VII são apresentadas as ilustrações dos bicos superiores e inferiores de 29 espécies de cefalópodes e as regressões relacionando o comprimento dos bicos e o comprimento do manto e peso total para 22 espécies da região.

3. RESULTADOS

3.1. Alimentação e predação de *Loligo sanpaulensis*

Alimentação

Dos 668 estômagos de *Loligo sanpaulensis*, 313 continham restos de alimento. A proporção de estômagos vazios e a ocorrência das diferentes presas não foi significativamente diferente entre machos e fêmeas ($P > 0,05$). Suas presas principais foram peixes (36,4%), crustáceos (23,3%) e, em menor grau cefalópodes (6,4%). As presas identificadas foram peixes bentônicos e demersais como *Symphurus* sp, *Raneya fluminensis*, *Urophycis brasiliensis*, os camarões *Artemesia longinaris* e *Pleoticus muelleri*, o calamar-argentino *Illex argentinus* e apresentou um baixo canibalismo (Anexo I).

No verão e outono a ocorrência de peixes, cefalópodes e crustáceos não apresentou diferenças entre as classes de comprimento do manto dos *Loligo sanpaulensis* examinados ($P > 0,05$). Crustáceos foram particularmente importantes na dieta de lulas com ML entre 20 e 80 mm, enquanto peixes e crustáceos foram igualmente importantes da dieta de lulas maiores. No inverno e primavera, peixes foram as presas mais freqüentes em todas as classes de comprimento do manto considerada, aumentando significativamente sua ocorrência com o tamanho ($P < 0,05$). A proporção de estômagos vazios foi significativamente maior somente nas lulas de classes de comprimento do manto entre 20 e 40 mm, amostradas no período de verão e outono ($P < 0,05$).

Predação

Loligo sanpaulensis foi o principal cefalópode predado sobre a plataforma, embora tenha feito parte da dieta de praticamente todos os grupos de predadores considerados neste trabalho (Anexos I, V e VI; Figs. 6 a 8). Foram seus principais predadores *Pontoporia blainvillei* e ocasionalmente *Spheniscus magellanicus*, *Arctocephalus australis*, *A. gazella* e *A. tropicalis*, além de ter ocorrido com FO acima de 5% nos conteúdos estomacais de peixes bentônicos e demersais como *Mustelus canis*, *Astroscopus sexpinosus*, *Percophis brasiliensis*, *Helicolenus lahillei*, *Paralichthys isosceles*, *P. patagonicus* e *Merluccius hubbsi*. Com menor frequência, *Loligo sanpaulensis* foi encontrado na dieta de peixes pelágicos e demersais como *Pomatomus saltatrix*, *Trichiurus lepturus*, *Cynoscion guatucupa*, *Macrodon ancylodon* e *Pagrus pagrus*.

3.2. Alimentação, predação e biologia reprodutiva de *Illex argentinus*

Alimentação

Dos 729 estômagos examinados de *Illex argentinus*, 363 apresentaram alimento. Fêmeas apresentaram uma proporção significativamente maior de estômagos com alimento em relação aos machos ($P < 0,05$), sem entretanto diferirem na frequência de ocorrência dos tipos de presas encontradas. Peixes ocorreram em 43, 8% dos estômagos, seguido por cefalópodes (27,5%) e crustáceos (18,7%). As presas identificadas foram *Diaphus dumerilii*, *Maurolicus muelleri*, *Merluccius hubbsi*, *Loligo sanpaulensis*, *Illex argentinus*, Enoploteuthidae, *Semirossia tenera*, *Spirula spirula*, *Eledone gaucha*, *Oncaea media* e *Euphausia* sp.

No sul do Brasil, *Illex argentinus* parece alimentar-se preferencialmente entre o entardecer e à noite (18:00 – 02:00 h), uma vez que durante este período a proporção de estômagos vazios foi menor.

Calamares pequenos (< 150 mm ML) prevaleceram nas amostras de verão e outono, enquanto exemplares maiores lulas (≥ 250 mm ML) foram predominantes nas amostras de inverno e primavera, quando grupos desta espécie são encontrados na região para reprodução (Anexo IV). Exemplares menores de 170 mm ML apresentaram alimento em 30,4% dos estômagos examinados, sem diferenças significativas entre as estações do ano ($P>0,05$). Exemplares maiores que 170 mm ML apresentaram alimento em 69,6% dos conteúdos estomacais examinados, sem também apresentarem diferença significativas entre as estações do ano ($P>0,05$). A porcentagem de estômagos com alimento foi significativamente maior para o grupo de calamares maiores que 170 mm ML ($P<0,05$), tanto para o período de verão e outono, como para o de inverno e primavera.

Crustáceos foram as presas mais freqüentes nos calamares menores que 170 mm ML no período de inverno e primavera ($P<0,05$), enquanto a freqüência de cefalópodes e peixes não diferiu significativamente, tanto no verão e outono, como no período de inverno e primavera ($P>0,05$). Entre os calamares maiores que 170 mm ML, crustáceos e peixes foram mais freqüentes no inverno e primavera ($P<0,05$), enquanto a presença de cefalópodes não diferiu entre o período do verão e outono e o período de inverno e primavera ($P>0,05$).

A ocorrência de peixes aumentou significativamente com o tamanho ($P<0,05$), enquanto não foram evidenciadas diferenças na proporção de cefalópodes e crustáceos nas diferentes classes de tamanho consideradas ($P>0,05$).

A alta taxa de canibalismo (67% dos cefalópodes identificados foram *Illex argentinus*), a baixa proporção de estômagos com alimento e a baixa ocorrência de crustáceos, principalmente para juvenis e subadultos sobre a plataforma, poderia refletir a limitação de recursos na região (Anexo II).

Predação

Como presa, *Illex argentinus* foi encontrado especialmente nos conteúdos estomacais de mamíferos marinhos e peixes pelágicos e demersais encontrados no talude superior e águas oceânicas adjacentes, sendo representados principalmente por *Thunnus obesus*, *Xiphias gladius*, *Polyprion americanus*, *Globicephala melas* e *K. breviceps*, sendo pouco freqüente em águas de plataforma. Embora a presença de exemplares pequenos (< 100 mm ML) tenha ocorrido, grande parte de seus principais predadores alimentaram-se de exemplares considerados em maturação ou maduros (> 200 mm ML) (Anexos III e IV)

Biologia reprodutiva

Calamares maduros foram observados de junho a fins de outubro. Os comprimentos dos machos maduros variaram de 188 a 296 mm ML e das fêmeas de 225 a 356 mm ML. Evidências da desova de *Illex argentinus* no sul do Brasil foram obtidas pela presença de uma alta proporção de indivíduos maduros, parcialmente desovados e desovados no inverno e primavera, em amostras coletadas na região do talude superior. A predação principalmente de *Thunnus obesus*, *Xiphias gladius* e *Polyprion americanus* incidiria, especialmente neste período do ano, sobre estes subadultos e adultos, que seriam provenientes de águas mais frias do Uruguai e Argentina, onde provavelmente se localizariam as maiores áreas de criação deste estoque.

Uma descrição mais detalhada dos aspectos do ciclo reprodutivo é apresentado no Anexo IV.

3.3. Predação sobre cefalópodes

Nos conteúdos estomacais das 71 espécies de predadores estudadas, foram identificadas 27 famílias e ao menos 41 espécies de cefalópodes. A lista taxonômica destas espécies é apresentada na Tabela 2. Nas figuras 6 a 8 são apresentadas as listas de cefalópodes e seus predadores na região sul do Brasil.

Além de *Loligo sanpaulensis*, outro representante da família Loliginidae foi *Loligo plei* encontrado principalmente na dieta de predadores de plataforma e talude superior, sendo entretanto pouco freqüente, tanto em número de espécies de predadores, como em número de conteúdos onde foi encontrado (Figs. 6 a 8).

Lulas da família Ommastrephidae, além de *Illex argentinus*, importantes na dieta de predadores do talude superior e de águas oceânicas adjacentes foram, *Ornithoteuthis antillarum* e *Ommastrephes bartramii* (Figs. 6 a 8; Anexos V e VI). A primeira, muito mais freqüente, ocorreu principalmente na dieta de *Katsuwonus pelamis*, *Thunnus alalunga*, *T. albacares*, *Istiophorus albicans* e *Tetrapturus albidus* e a segunda na dieta de *Thunnus obesus*, *Xiphias gladius* e mamíferos marinhos como *Orcinus orca* e *Kogia breviceps*. Outros omastrefídeos, como *Todarodes filippovae* e *Hyaloteuthis pelagica*, foram muito pouco freqüentes, encontrados na dieta de mamíferos marinhos e peixes pelágicos e demersais do talude superior e de águas oceânicas adjacentes.

Outras lulas oceânicas que também foram relativamente freqüentes foram *Lycoteuthis lorigera* e espécies de enoploteutídeos do gênero *Abralia*, espécies de

cefalópodes típicos de região de talude. Foram encontradas principalmente na dieta de *Thunnus alalunga*, *Thunnus obesus*, *Isurus oxyrinchus*, *Sphyrna lewini*, *Globicephala melas* e *Kogia breviceps* (Figs. 6 a 8; Anexos V e VI).

Lulas amoniacaais, assim chamadas por substituírem íons mais pesados como o sódio, por íons mais leves como o amônio, acumulando-os nos tecidos corpóreos ou no celoma (Clarke *et al.*, 1979), ocorreram com certa frequência nos conteúdos de predadores do talude superior e de águas oceânicas adjacentes. As espécies mais frequentes foram *Ancistrocheirus lesueurii*, *Octopoteuthis* sp, *Histioteuthis* spp e *Chiroteuthis veranii*, principalmente na dieta de *Prionace glauca*, *Kogia sima* e *K. breviceps*, *Glbicephala melas* e aves oceânicas (Figs. 7 e 8; Anexos V e VI). A predação sobre cefalópodes pelas aves oceânicas, entretanto, deve ser interpretada com reserva, pois tanto podem ter se alimentado de lulas mortas, principalmente quando se trata de lulas amoniacaais, que flutuam quando morrem, assim como podem ter sido ingeridas a partir de restos de cefalópodes em regurgitos de cetáceos (Clarke *et al.*, 1981; Lipinski & Jackson, 1989; Croxall & Prince, 1994).

Outras lulas oceânicas como *Enoploteuthis* sp, *Abraliopsis* sp, *Moroteuthis robsoni*, *Pholidoteuthis boschmai*, além de cranchídeos e onicoteutídeos não identificados a nível específico, foram encontradas na dieta de peixes pelágicos, aves e mamíferos marinhos do talude superior e de águas oceânicas adjacentes, sendo entretanto pouco frequentes (Figs. 7 e 8; Anexos V e VI).

O polvo pelágico *Argonauta nodosa* foi encontrado principalmente na dieta de espécies de plataforma e talude superior, sendo frequente em conteúdos estomacais de *Spheniscus magellanicus* e, em menor grau, de *Katsuwonus pelamis*, espécie na qual grande

número de exemplares muito pequenos foi observado em alguns estômagos (Figs. 6 a 8; Anexo V).

Outros polvos pelágicos, encontrados com certa freqüência nos conteúdos estomacais dos grandes peixes pelágicos e mamíferos marinhos da região do talude superior e águas oceânicas adjacentes, foram *Tremoctopus violaceus* e *Ocythoe tuberculata*. Com menor freqüência ocorreram *Japetella diaphana*, *Haliphron atlanticus* e o vampiromorfo batí pelágico *Vampyroteuthis infernalis* (Figs. 7 e 8; Anexos V e VI).

Os polvos bentônicos *Eledone gaucha*, *E. massyae*, *Octopus tehuelchus* e *Octopus vulgaris* foram pouco freqüentes, fazendo parte da dieta de peixes demersais e mamíferos marinhos de plataforma e talude superior, embora tenha sido registrada a presença de um pequeno *Octopus vulgaris* (ML < 20 mm) na dieta do atum *Thunnus alalunga* (Figs. 6 a 8; Anexos V e VI).

Os sepiólídeos que ocorreram na dieta dos predadores estudados foram *Semirossia tenera* e *Heteroteuthis dispar*. Ambos foram pouco freqüentes, sendo que *S. tenera* foi encontrada principalmente em espécies predadoras de plataforma e talude superior, enquanto *H. dispar* foi encontrada nos predadores de talude superior e águas oceânicas adjacentes (Figs. 6 a 8; Anexos V e VI).

Os cefalópodes predados, tanto de águas de plataforma como de talude superior e de águas oceânicas adjacentes, foram relativamente pequenos, apresentando em geral ML inferiores a 100 mm. Os maiores foram *Ommastrephes bartramii*, *Illex argentinus*, *Thysanoteuthis rhombus*, *Ancistrocheirus lesueurii*, *Pholidoteuthis boschmai* e *Octopoteuthis* sp, atingindo ML superiores a 250 mm, predados principalmente por

Polyprion americanus, *Thunnus alalunga*, *T. albacares*, *T. obesus*, *Xiphias gladius* e por mamíferos marinhos da região do talude superior e de águas oceânicas adjacentes (Anexos I, III, V e VI). Ressalta-se aqui também, a presença de restos da coroa de braços e massa bucal de um *Architeuthis* sp, cujo comprimento do manto foi estimado em 1012 mm e o peso total em 92 Kg.

4. DISCUSSÃO

Loligo sanpaulensis aparece como a principal espécie de cefalópode encontrada nas relações tróficas de plataforma, provavelmente associada às cadeias tróficas de fundo, o que seria de se esperar em uma região onde as espécies bentônicas e demersais predominam sobre a plataforma (Haimovici, 1998; Haimovici *et al.*, 1998a). Embora os resultados obtidos tenham sido extraídos apenas de coletas demersais, a alimentação associada ao fundo também foi observada em outras regiões para esta mesma espécie e para congêneres (Castellanos, 1967; Karpov & Caillet, 1979; Lipinski, 1987). *Loligo sanpaulensis* parece ocupar um nível intermediário na transferência de energia entre as cadeias tróficas de fundo e pelágicas da região, uma vez que foi constatado sua predação sobre peixes demersais e faz parte, principalmente no inverno e primavera, da comunidade de espécies pelágicas neríticas da plataforma (Mello *et al.*, 1992).

Loligo sanpaulensis ocupa ao longo de seu desenvolvimento distintos níveis tróficos, onde juvenis alimentam-se principalmente de crustáceos, aumentando a proporção de peixes na dieta dos maiores exemplares (Anexo I; Andriguetto, 1989). O baixo canibalismo registrado, poderia estar relacionado ao fato de não formar concentrações muito densas na região (Andriguetto & Haimovici, 1991) e ainda, se for considerada a possibilidade de não

haver grandes limitações de alimento para esta espécie. *Loligo sanpaulensis* parece aproveitar-se, portanto, de um ambiente mais estável na plataforma, estando isto relacionado à própria estratégia de vida de espécies deste gênero de uma forma geral (O’Dor, 1998).

Como presa no sul do Brasil, *Loligo sanpaulensis* foi particularmente importante na dieta da franciscana. Esta lula também foi um dos principais itens da dieta da franciscana ao longo de toda sua área de distribuição, desde águas costeiras da Argentina até o Rio de Janeiro (Brownell, 1975; Pinedo, 1982; Perez *et al.*, 1996; Anexo VI). Outro predador ocasionalmente importante parece ser o pinguim-de-magalhães (Azevedo & Schieller, 1991), na maioria juvenis de ninhais da Patagônia, que chegam ao sul do Brasil no inverno e primavera (Vooren, 1998). Os lobos-marinhos das três espécies que chegam ao sul do Brasil de regiões mais austrais no inverno e primavera (Pinedo *et al.*, 1992), predaram sobre grandes exemplares de *L. sanpaulensis* (Anexo VI), provavelmente quando aproximaram-se da plataforma interna, uma vez que os maiores indivíduos destas lulas ocorrem apenas nesta região costeira (Andriquetto & Haimovici, 1991). Outras espécies que tiveram *Loligo sanpaulensis* como presa relativamente freqüente foram peixes bentônicos e demersais que, excluindo o linguado *Paralichthys patagonicus*, são pouco abundantes no sul do Brasil. *Loligo sanpaulensis* foi pouco freqüente na dieta de alguns dos peixes demersais e pelágicos mais abundantes na região, como a corvina, o peixe-espada, a pescada-olhuda e a pescadinha-real, sendo entretanto provável que, pela abundância destas espécies de peixes, a pressão de predação que este grupo de peixes exerça seja maior que a do resto dos predadores em conjunto.

Ao longo de seu desenvolvimento *Illex argentinus* passa para níveis tróficos superiores, alimentando-se além de crustáceos planctônicos e cefalópodes, de uma maior proporção de peixes, especialmente de espécies mesopelágicas de talude, como *Maurolicus*

muelleri, *Diaphus dumerilii* e a merluza. Entretanto, ao contrário de *Loligo sanpaulensis* e até mesmo do próprio calamar-argentino na plataforma argentina (Anexo I; Ivanovic & Brunetti, 1994), o canibalismo parece ser importante no sul do Brasil. Isto pode estar associado a escassez de alimento nas redes tróficas pelágicas de plataforma, principalmente quando relacionado aos juvenis, ou ainda às migrações reprodutivas e às densas concentrações de adultos que ocorrem nas áreas de desova ao longo do talude do sul do Brasil, principalmente no inverno e primavera (Haimovici & Perez, 1990; Anexo IV). O canibalismo é um fenômeno comum em espécies que migram, como os omastrefídeos, principalmente nos maiores exemplares quando a disponibilidade de alimento decresce (Amaratunga, 1983), fazendo possivelmente dos menores machos as vítimas mais prováveis (O'Dor, 1998; O'Dor & Dawe, 1998).

Como presa *Illex argentinus* aparece como um elo importante nas cadeias tróficas do talude e águas oceânicas, sendo predada por grandes peixes pelágicos, como o espadarte e a albacora-bandolim e grandes peixes demersais como o cherne-poveiro e o cação-bico-doce (Anexos III e V), evidenciando também seu papel na transferência de energia entre o ambiente demersal e pelágico. Adicionalmente, fez parte da dieta de algumas espécies de mamíferos marinhos encontrados na região como, o golfinho-comum, cachalotes e a baleia-piloto.

A importância de *Illex argentinus* na dieta do espadarte e da albacora-bandolim, poderia estar associada à capacidade que estes peixes teriam de predarem em águas mais profundas (Carey & Robison 1981; Colette & Nauen 1983; Holland et al., 1990), onde o calamar-argentino se encontraria durante o dia (Moiseev, 1991). Outros atuns e agulhões, por não possuírem tal capacidade, se alimentariam preferencialmente nas camadas de água mais superficiais (Colette & Nauen 1983; Holland et al., 1990).

Atuns, agulhões e o espadarte, que foram alguns de seus principais predadores, migram do norte para o sul do Brasil, principalmente nos meses frios de maio a outubro, quando a influência das águas frias da corrente das Malvinas, fluindo para norte, é mais forte na região, associado ao deslocamento da Convergência Subtropical e ao aumento da produtividade na região (Antero da Silva, 1994; Castello *et al.*, 1997; Weidner & Arocha, 1999). Esta migração dos atuns e afins para o sul do Brasil, coincide também com a migração reprodutiva de adultos e subadultos de *Illex argentinus* para esta mesma região, provenientes de águas uruguaias e do norte da Argentina, encontrando aqui condições oceanográficas favoráveis ao desenvolvimento embrionário de sua prole, bem como ao retorno de seus descendentes para regiões mais produtivas ao sul (Haimovici & Perez 1990; Haimovici *et al.*, 1995; Anexo IV). Esta presença sazonal das concentrações do calamar-argentino para desova, estaria disponibilizando por sua vez, alimento para populações destes grandes predadores pelágicos, assim como de peixes demersais do talude e águas oceânicas adjacentes.

O calamar-argentino foi muito pouco importante como presa para as espécies de plataforma (Anexo III). Isto, confirma as informações obtidas em cruzeiros de pesquisa nesta região (Haimovici & Andriquetto, 1986) e sustenta a idéia de que as áreas de criação dos *Illex argentinus* que reproduzem-se no Brasil, possam localizarem-se em águas mais produtivas da plataforma uruguaia e argentina (Anexo IV).

Dentre os outros cefalópodes presentes na dieta dos predadores estudados, *Ornithoteuthis antillarum* apareceu como uma das espécies mais freqüentes. Sua presença como espécie abundante nas águas superficiais do talude superior e de águas oceânicas adjacentes também começa a ser observada a partir de coletas com redes de meia-água nas regiões sul e sudeste do Brasil (Programa REVIZEE – Avaliação do Potencial Sustentável

de Recursos Vivos na Zona Econômica Exclusiva, dados não publicados). Sua maior ocorrência na dieta dos atuns *Thunnus alalunga* e *T. albacares* e dos agulhões, poderia estar relacionada tanto por ser uma espécie epipelágica, como por atingir tamanhos menores que *Illex argentinus* e *Ommastrephes bartramii*, tornado-se assim uma presa mais fácil para estas espécies de predadores.

Algumas das espécies oceânicas encontradas como *Ancistrocheirus lesueurii*, *Octopoteuthis sp*, *Histioteuthis spp*, *Chiroteuthis veranii* e lulas da família Cranchiidae, são lulas amoniacais de flutuabilidade neutra e natação lenta (Clarke *et al.*, 1979). Embora tenham sido encontradas em todos os grupos de predadores do talude superior e de águas oceânicas adjacentes, foram mais frequentes nos conteúdos estomacais do tubarão-azul, *Prionace glauca*, um nadador lento de amplo espectro trófico, e de algumas espécies e mamíferos marinhos, como *Kogia sima* (Pinedo, 1987), *K. breviceps* e *Globicephala melas*, que são espécies teutófagas adaptadas a alimentarem-se em profundidade (Clarke, 1986a).

A análise da dieta dos predadores de cefalópodes mostra que a sua diversidade aumenta da costa para águas mais oceânicas (Fig. 9), onde 27 famílias de cefalópodes foram registradas na dieta dos predadores considerados da região do talude superior e de águas oceânicas adjacentes contra apenas 6 famílias encontradas na dieta dos predadores considerados de plataforma.

Na plataforma, muitos dos peixes abundantes não se alimentaram de cefalópodes, ao contrário do que ocorreu no talude superior e águas oceânicas adjacentes, sugerindo que os cefalópodes sejam mais importantes nas relações tróficas destes ambientes.

É difícil comparar quantitativamente a abundância dos predadores de cefalópodes de plataforma com a dos de talude superior e águas oceânicas adjacentes, porque os dados

disponíveis são esparsos e de fontes, períodos e graus de precisão diferentes. Entre 1981 e 1983 a partir de cruzeiros de pesquisa realizados na plataforma do sul do Brasil, estimativas da abundância conjunta do peixe-espada, pescadinha-real e pescada-olhuda subadultas e adultas, que foram os predadores de cefalópodes mais abundantes, situaram-se na faixa das 50.000 t, podendo variar em 20% deste número, para um nível de confiança de 90% (Haimovici *et al.*, 1996). Para o talude superior e águas oceânicas adjacentes, apenas dispõe-se de dados de capturas comerciais. Os desembarques anuais da pesca de atuns, afins e tubarões pelágicos, excluindo o bonito-listrado, foram em média de 3.400 t entre 1990 e 1994 e os desembarques de bonito-listrado e albacora-laje com isca viva de 3.200 t (Haimovici *et al.*, 1998a). Este valor não inclui a pesca pela frota atuneira internacional que opera na região. No ambiente demersal do talude, as capturas estimadas de cherne atingiram cerca de 2.000 a 3.000 t anuais no início dos anos 90 (Peres & Haimovici, 1998). Destes dados pode-se supor que a biomassa de predadores de cefalópodes de plataforma seja maior que a biomassa dos predadores do talude superior e de águas oceânicas adjacentes, porém esta diferença não pareceria ser muito grande. Embora estando longe de poder quantificar esta diferença, como a importância dos cefalópodes na dieta dos predadores de plataforma foi muito menor, pode-se concluir também que os cefalópodes do talude superior e de águas oceânicas adjacentes tenham sido mais abundantes que os de plataforma.

Neste trabalho um panorama geral do papel dos cefalópodes nas relações tróficas do sul do Brasil é apresentado, ressaltando a utilidade de estudos de alimentação de predadores, que não só contribuíram com o conhecimento de seus hábitos alimentares e relações tróficas, mas também com informações adicionais sobre a ecologia dos

cefalópodes da região. Estudos futuros sobre o papel dos cefalópodes no ecossistema devem incluir estimativas da abundância dos seus predadores e de suas taxas de ingestão, digestão e taxas de conversão de alimento. Neste sentido serão necessários também estudos de digestão e de evacuação dos bicos, para ser estabelecido o tempo médio de permanência destas estruturas nos tratos digestivos dos predadores, uma vez que este é um problema que dificulta qualquer análise quantitativa da importância dos cefalópodes na dieta de seus predadores. Estes estudos poderão ser realizados em colaboração com instituições, como o Museu Oceanográfico Prof. Eliézer de Carvalho Rios, com animais em cativeiro (e.g. pingüins e leões marinhos).

Como parte desta tese foi gerada a base de uma coleção de referência de cefalópodes, assim como estão sendo feitas descrições detalhadas de seus bicos. Este material deverá ser organizado na forma de um guia, a fim de ser utilizado como uma ferramenta auxiliar nos estudos de relações tróficas de cefalópodes e de outros animais marinhos da região.

5. CONCLUSÕES

- *Loligo sanpaulensis* foi o principal cefalópode encontrado nas cadeias tróficas de plataforma no sul do Brasil. Ocupa um nível trófico intermediário, alimentando-se principalmente de crustáceos e peixes, pelo menos alguns associados ao fundo, e em menor grau de cefalópodes. Foi presa de uma grande diversidade de espécies neríticas, incluindo os peixes demersais mais abundantes na plataforma.
- *Illex argentinus* foi a principal espécie de cefalópode presente nas cadeias tróficas da região do talude. Ocupa também um nível trófico intermediário, alimentando-se de

crustáceos, peixes e cefalópodes. O canibalismo mostrou-se importante em todas as faixas de tamanhos, sugerindo uma disponibilidade de alimento limitada. Foi predado principalmente por espécies de grandes peixes demersais e predadores pelágicos que atingem maiores profundidades, que parecem recorrer ao calamar como uma de suas principais fontes de alimento, principalmente quando concentrações reprodutivas desta lula são encontradas na região.

- No talude superior e águas oceânicas adjacentes, *Ornithoteuthis antillarum* foi o principal cefalópode nas cadeias tróficas pelágicas, tendo sido ausente em cruzeiros de pesquisa anteriores realizados com redes de arrasto de fundo.
- Sobre o talude superior e em águas oceânicas adjacentes, a diversidade dos cefalópodes predados foi maior que sobre a plataforma.
- A biomassa de cefalópodes e seu papel nas relações tróficas parece também ser maior na região do talude superior e em águas oceânicas adjacentes

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Amaratunga, T. 1983. The role of cephalopods in the marine ecosystem. Advances in assessment of world cephalopod resources. FAO Fish. Tech. Paper 231: 379-415.
- Ambrose, R. F. 1984. Food preferences, prey availability and the diet of *Octopus bimaculatus* Verril. J. Exp. Mar. Biol. Ecol, 77: 29-44.
- Ambrose, R. F. & Nelson, B.V. 1983. Predation by *Octopus vulgaris* in the Mediterranean. Mar. Ecol. 4 (3): 251-261.
- Andriquetto, J. M. 1989. Abundância, distribuição, hábitos alimentares e ciclo reprodutivo de *Loligo sanpaulensis*, Brackoniecki, 1984 (Cephalopoda, Myopsida) na plataforma e talude

- superior do Rio Grande do Sul, Brasil. Tese de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR, 115 pp.
- Andriguetto, J.M. & Haimovici, M. 1991. Abundance and distribution of *Loligo sanpaulensis* Brakoniecki, 1984 (Cephalopoda: Loliginidae) in southern Brazil. *Sci. Mar.*, 55(4): 611-618.
- Angelescu, V. & Prenski, L.B. 1987. Ecología trófica de la merluza común del mar argentino (Merlucciidae, *Merluccius hubbsi*). Parte 2. Dinámica de la alimentación analizada sobre la base de las condiciones ambientales, la estructura y las evaluaciones de lo efectivos en su área de distribución. *Série Contribuciones INIDEP No. 561*, 205 pp.
- Antero da Silva, J. N. 1994. International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas. - Collective volume of scientific papers, vol. 41, Report of the second ICCAT Billfish Workshop: 180-188.
- Azevedo, T. & Schieller, A. 1991. Notes on the diet and the ingestion of plastic material by magellanic penguin *Spheniscus magellanicus* in Santa Catarina Island and mainland (Brazil). *Unity Document of Biology Service Ethology and Psychology Animal*, Rapport No. 457, University of Liè, Belgique, 8 pp.
- Bassoi, M. 1997. Avaliação da dieta alimentar de toninhas, *Pontoporia blainvillei* (Gervais e D'Orbigny, 1844), capturadas acidentalmente na pesca costeira de emalhe, no sul do Rio Grande do Sul. Monografia, Fundação Universidade do Rio Grande, Rio Grande, RS, 68 pp.
- Bello, G. 1991. Role of cephalopods in the diet of the swordfish, *Xiphias gladius*, from the eastern Mediterranean Sea. *Bull. Mar. Sci.*, 49: 312-324.
- Bidder, A. M. 1966. Feeding and Digestion in Cephalopods. *In*: Wilbur, P. & T. Young, (eds). *Physiology of Mollusca Vol. II*. Academic Press, N.Y., 97-124.

- Brieby, A. & Jobling, M. 1985. Predatory role of the flying squid (*Todarodes sagittatus*) in North Norwegian Waters. NAFO Sci. Coun. Studies, 9: 125-132.
- Brownell, Jr., R.L. 1975. Feeding ecology of the franciscana dolphin, *Pontoporia blainvillei*, in Uruguayan waters. J. Fish. Res. Board Can., 32: 1073-1078.
- Brunetti, N.E. 1990. Escala para la identificación de estadios de madurez sexual del calamar *Illex argentinus*. Frente Marítimo, 7(A): 45-51.
- Caddy, J.F. 1983. The cephalopods: factors relevant to their population dynamics and to the assessment and management of stocks. FAO Fish. Tech. Paper 231: 416-452.
- Capitoli, R.R. & Haimovici, M. 1993. Dieta alimenticia del besugo *Pagrus pagrus* en el extremo sur de Brasil. Frente Marítimo, 14: 81-86.
- Carey, F.G. & Robison, B. H. 1981. Daily patterns in the activities of swordfish, *Xiphias gladius*, observed by acoustic telemetry. Fish. Bull. 79(2): 277-292.
- Castellanos, Z. J. A. 1967. Contribución al estudio biológico de *Loligo brasiliensis* Bl. Bol. Inst. Biol. Mar. 14: 5-35.
- Castello, J. P., M. Haimovici, C. Odebrecht & C.M. Vooren 1997. Relationships and Function of Coastal and Marine environments: the continental shelf and slope. In: Seeliger, U., C. Odebrecht & J.P. Castello (eds). Subtropical Convergence Environments: the Coast and Sea in the Southwestern Atlantic. Springer, Berlin, 171-178.
- Clarke, M. R. 1962. The identification of cephalopod beaks and the relationship between beak size and total body weight. Bull. British Museum (Nat. His.) Zool., 8: 419-480.
- Clarke, M.R. 1986a. Cephalopods in the diet of odontocetes. In: M.M. Bryden & R. Harrison (eds). Research in dolphins. Claredon Press, Oxford, 281-321.
- Clarke, M.R. (ed.) 1986b. A handbook for the identification of cephalopod beaks. Claredon Press, Oxford, 273 pp.

- Clarke, M. R. 1987. Cephalopod biomass-estimation from predation. *In*: Boyle, P.R. (ed). Cephalopod Life Cycles, Vol.2. Academic Press, London, 221-238
- Clarke, M.R. 1996. Cephalopods as prey. III. Cetaceans. *In*: Clarke, M. R. (ed). The role of cephalopods in the world's oceans. Phil. Trans. Royal Soc. London , 351: 1053-1065.
- Clarke, M.R., Croxall, J.P. & Prince, P.A. 1981. Cephalopod remains in regurgitations of the wandering albatross *Diomedea exulans* L. at South georgia. British Antarc. Surv. Bull., 54: 9-21.
- Clarke, M.R., Denton, E.J. & Gilpin-Brown, J.B. 1979. On the use of ammonium for buoyancy in squids. J. mar. Biol. Ass., 59: 259-276.
- Clarke, M.R., Clarke, D.C., Martins, H.R. & da Silva, H.M. 1996. The diet of the blue shark (*Prionace glauca*) in Azorean waters. Life mar. Sci., 14A: 41-56.
- Clarke, M.R., MacLeod, N., Castello, H.P. & Pinedo, M.C. 1980. Cephalopod remains from stomach of a sperm whale stranded at Rio Grande do Sul in Brazil. Mar. Biol., 59(4): 235-239.
- Colette, B. & Nauen, C.E. 1983. Scombrids of the world (2). FAO Species Catalogue, 135 pp.
- Collins, M.A., Grave, S. de, Lordan, C., Burnell, G.M. & Rodhouse, P.G. 1994. Diet of the squid *Loligo forbesi* Steenstrup (Cephalopoda: Loliginidae) in Irish waters. ICES J.mar. Sci., 51: 337-344.
- Costa, P. A.S. 1994. Alimentação, ciclo reprodutivo e associação de *Loligo sanpaulensis* Brakoniecki, 1984 (Cephalopoda: Loliginidae) com a ictiofauna demersal na plataforma costeira de Cabo Frio, RJ. Tese de Mestrado, Museu Nacional do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ, 80 pp.
- Croxall, J.P. 1987 (ed.). Seabirds: feeding ecology and role in marine ecosystems. Cambridge University Press, 408 pp.

- Croxall, J.P. & Prince, P.A. 1994. Dead or alive, night or day: how do albatrosses catch squid? *Antarctic Sci.*, 6(2): 155-162.
- Dalla Rosa, L. 1995. Interações com a pesca de espinhel e informações sobre a dieta alimentar de orca, *Orcinus orca* Linnaeus, 1758 (Cetacea, Delphinidae), no sul e sudeste do Brasil. Monografia, Fundação Universidade do Rio Grande, Rio Grande, RS, 39 pp.
- Dawe, E.G. & Brodziak, J.K.T. 1998. Chapter 7. Trophic relationships, ecosystem variability and recruitment. *In*: Dawe, E.G., Rodhouse, P.G. & R.K. O'Dor (eds). Squid recruitment dynamics: The genus *Illex* as a model, the commercial *Illex* species and influences on variability. *FAO Fish. Tech. Paper*, 376: 125-156.
- FAO, 1998. Fisheries statistics 1996. Capture production. *FAO Fish. Series* 82 (50): 681 pp.
- Figueiredo, J.L. 1977. Manual de peixes marinhos do sudeste do Brasil. I. Introdução. Cações, raias e quimeras. Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, 104 pp.
- Fiscus, C. H. 1982. Predation by marine mammals on squids of the eastern North Pacific ocean and Bering Sea. *Mar. Fish. Review* 44 (2): 1-10.
- Fiscus, C.H., Rice, D.W. & Wolman, A.A. 1989. Cephalopods from the stomachs of sperm whales taken off California. *NOAA Tech. Rep. NMFS* 82, 12 pp.
- Garcia, C.A.E. 1997. Physical Oceanography. *In*: Seeliger, U., C. Odebrecht & J. P. Castello (eds). Subtropical Convergence Environments: the Coast and Sea in the Southwestern Atlantic. Springer, Berlin, 94-96
- González, A.F., Guerra, A., Pascual, S. & Briand, P. 1998. *Vulcanoctopus infernalis* gen. et sp. nov. (Mollusca, Cephalopoda): an octopod from a deep-sea hydrothermal vent site. *Cah. Biol. Mar.* 39: 169-184.

- Haimovici, M. 1998. Teleósteos demersais e bentônicos. *In*: Seeliger, U., C. Odebrecht & J. P. Castello (eds). Os ecossistemas costeiro e marinho do extremo sul do Brasil. Editora Ecoscientia, Rio Grande, 143-152.
- Haimovici, M. & Andriquetto, J.M. 1986. Cefalópodes costeiros capturados na pesca de arrasto do litoral sul do Brasil. *Arqu. Biol. Tec. Paraná*, 29 (3): 473-495.
- Haimovici, M. & Krug, L.C. 1992. Alimentação e reprodução da anchova *Pomatomus saltatrix* no litoral sul do Brasil. *Revta. brasil. Biol.*, 52 (3): 503-513.
- Haimovici, M. & Perez, J.A.A. 1990. Distribución y maduración sexual del calamar argentino *Illex argentinus* (Castellanos, 1960) (Cephalopoda: Ommastrephidae), en el sur de Brasil. *Sci. Mar.*, 54(2), 179-185.
- Haimovici, M. & Perez, J.A.A. 1991a. Coastal cephalopod fauna of southern Brazil. *Bull. mar. Sci.*, 49(1-2): 221-230.
- Haimovici, M. & Perez, J.A.A. 1991b. Abundância e distribuição de cefalópodes em cruzeiros de prospecção pesqueira demersal na plataforma externa e talude continental do sul do Brasil. *Atlântica*, 13 (1): 189-200.
- Haimovici, M., Castello, J.P. & Vooren, C.M. 1998a. Pescarias. *In*: Seeliger, U., C. Odebrecht & J. P. Castello (eds). Os ecossistemas costeiro e marinho do extremo sul do Brasil. Editora Ecoscientia, Rio Grande, 205-218
- Haimovici, M., Martins, A. S. & Vieira, P. C. 1996. Distribuição e abundância de teleósteos demersais sobre a plataforma continental do sul do Brasil. *Revta. brasil. Biol.* 56(1): 27-50.
- Haimovici, M., Perez, J.A.A. & Costa, P.A.S. 1989a. A review of cephalopods occurring in the waters of Rio de Janeiro state, Brazil with first record of four species. *Revta. brasil. Biol.*, 49 (2): 503-510.

- Haimovici, M., Perez, J.A.A. & Santos, R.A. 1994a. Class Cephalopoda Cuvier, 1797. In: E.C. Rios. Seashells of Brazil 2^a. ed., Editora da FURG, Rio Grande, RS, 311-320 + figuras.
- Haimovici, M., Teixeira, R.L. & de Arruda, M.C. 1989b. Alimentação da castanha *Umbrina canosai* (Pisces: Scianidae) no sul do Brasil. Revta. brasil. Biol., 49(2): 511-522.
- Haimovici, M., Vidal, E.A.G. & Perez, J.A.A. 1995. Larvae of *Illex argentinus* (Castellanos, 1960) from five surveys on the continental shelf of southern Brazil. ICES mar. Sci. Symp., 199: 414-424.
- Haimovici, M., Martins, A. S., Figueiredo, J.L. & Vieira, P. C. 1994b. Demersal bony fish of the outer shelf and upper slope of the southern Brazil Subtropical Convergence Ecosystem. Mar. Ecol. Prog. Ser., 108: 59-77.
- Haimovici, M., Brunetti, N. E., Rodhouse, P. G., Csirke, J. & Leta, R. 1998b. Chapter 3. *Illex argentinus*. In: Dawe, E.G., P.G. Rodhouse & R.K. O'Dor (eds). Squid recruitment dynamics: The genus *Illex* as a model, the commercial *Illex* species and influences on variability. FAO Fish. Tech. Paper, 376: 27-52
- Hatanaka, H., Kawahara, S., Uozumi, Y. & Kasaharam, S. 1985. Comparison of life cycles of five ommastrephid squid fished by Japan: *Todarodes pacificus*, *Illex illecebrosus*, *Illex argentinus*, *Nototodarus sloani sloani* and *Nototodarus sloani gouldi*. NAFO Sci. Coun. Studies 9: 59-68.
- Hernández-García, V. 1995. The diet of the swordfish *Xiphias gladius* Linnaeus, 1758, in the central east Atlantic, with emphasis on the role of cephalopods. Fish. Bull. 93: 403-411.
- Hess, S.C. & Toll, R.B. 1981. Methodology for specific diagnosis of cephalopod remains in stomach contents of predators with reference to the broadbill swordfish, *Xiphias gladius*. J. Shellf. Resear., 1 (2): 161-170.

- Holland, K.N., Brill, R.W. & Chang, R.K. 1990. Horizontal and vertical movements of yellowfin and bigeye tuna associated with fish aggregating devices. *Fish. Bull.* 88: 493-507.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis - a review of methods and their application. *J. Fish Biol.*, 17: 411-429.
- Ivanovic, M. & Brunetti, N.E. 1994. Food and feeding of *Illex argentinus*. *Antarctic Sci.* 6(2): 185-193.
- Jefferson, T.A., Leatherwood, S. & Webber, M.A. 1993. Marine mammals of the world. FAO Species identification guide. UNEP, 320 pp.
- Juras, A.A. & Yamaguti, N. 1985. Food and feeding habits of king weakfish *Macrodon ancylodon* caught in the southern coast of Brazil (Lat. 29° to 32° S). *Bol. Inst. Oceanográfico, São Paulo*, 33(2): 149-157.
- Juanicó, M. 1979. Contribuição ao estudo da biologia dos cefalópodes Loliginidae do Atlântico Sul Ocidental, entre Rio de Janeiro e Mar del Plata. Tese de Doutorado, Instituto Oceanográfico Universidade de São Paulo, São Paulo, SP, 102 pp.
- Karpov, K. A. & Cailliet, G. M. 1979. Prey composition of the marked squid, *Loligo opalescens* Berry, in relation to depth and location of capture, size of squid, and sex of spawning squid. *Rep. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest.* 20: 51-57.
- Lessa, R. 1982. Biologie et dynamique des populations de *Rhinobatus horkelii* du plateau continental du Rio Grande do Sul (Brésil). Tese de Doutorado, Université Bretagne Occidentale, Brest, France, 238 pp.
- Lipinski, M. R. 1987. Food and feeding of *Loligo vulgaris reynaudii* from St. Francis Bay, South Africa. *In: Payne, A. I. L., J. A. Gulland & K. H. Brink (eds) The Benguella and Comparable Ecosystems, S. Afr. J. mar. Sci.*, 5: 557 - 564.

- Lipinski, M.R. & Jackson, S. 1989. Surface-feeding on cephalopods by procellariiform seabirds in the southern Benguela region, South Africa. *J. Zool. Lond.*, 218: 549-563.
- Mangold, K. 1983. Food, Feeding and Growth in Cephalopods. *Mem. Victoria Museum*, 44: 81-93.
- Mangold, K. & Fioroni, P. 1966. Morphologie et Biomerie des Mandibules de Quelques Cehalopodes Meiterraneéns. *Vie et Milieu* 17 (A): 1139-1196.
- Mead, J.G. 1989. Beaked whales of the genus *Mesoplodon*. *In*: Ridgway, S.H. & R. Harrison, (eds). *Handbook of Marine Mammals. Vol. 4 River Dolphins and Larger Toothed Whales*. Academic Press, 349-430.
- Mello, R.M. 1992. Análise de conteúdos estomacais, intensidade de alimentação, idade e crescimento do espadarte, *Xiphias gladius* (Xiphioidei: Xiphiidae), no sul do Brasil. Tese de Mestrado, Universidade do Rio Grande, Rio Grande, RS, 149 pp.
- Mello, R. M., Castello, J. P. & Freire, K. M. 1992. Asociación de especies pelágicas marinas en el sur de Brasil durante invierno y primavera. *Frente Marítimo*, 11: 63 - 70.
- Menezes, N.A. & Figueiredo, J.L. 1980. Manual de peixes marinhos do sudeste do Brasil. IV. Teleostei (3). Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, 96 pp.
- Menezes, N.A. & Figueiredo, J.L. 1985. Manual de peixes marinhos do sudeste do Brasil. V. Teleostei (4). Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, 105 pp.
- Mercer, M. C. 1974. Modified Leslie-DeLury assessment of the Northern pilot whale (*Globicephala melaena*) and annual production of the short-finned squid (*Illex illecebrosus*) Based upon their interaction at Newfoundland. *Inter. Comm. NW Atl. Fish. Res. Doc.* 74/49 (Ser. no. 3256), 14 pp.
- Moiseev, S. I. 1991. Observation of the vertical distribution and behaviour of nektonic squids using manned submersibles. *Bull. Mar. Sci.* 49(1-2): 446-456.

- Morejohn, G. V., Harvey, J. T. & Krasnow, L. T. 1978. The importance of *Loligo opalescens* in the food web of marine vertebrates in Monterey bay, CA. Fish. Bull. 169: 67-98.
- Nesis, 1987. Cephalopods of the World, Squids, Cuttlefishes, Octopuses and allies. Neptune City. T.F.H. Publications, 351 pp.
- Nixon, M. 1987. Cephalopods diet. *In*: Boyle, P.R. (ed). Cephalopod Life Cycles. Vol. 2. Comparative Reviews. Academic Press. New York, 201-219.
- Odebrecht, C. & Garcia, V.M.T. 1997. Phytoplankton. *In*: Seeliger, U., C. Odebrecht & J. P. Castello (eds). Subtropical Convergence Environments: the Coast and Sea in the Southwestern Atlantic, Springer, Berlin, 109-110.
- O'Dor, R. K. 1992. Big squid, big currents. *In*: Payne, A.I.L., K.H. Brink, K. Mann, & R. Hilborn (eds). Benguela Trophic Functioning. S. Afr. J. mar. Sci., 12: 225-235.
- O'Dor, R.K. 1998. Chapter 11. Squid life-history strategies. *In*: Dawe, E.G., P.G., Rodhouse, & R.K., O'Dor, (eds). Squid recruitment dynamics: The genus *Illex* as a model, the commercial *Illex* species and influences on variability. FAO Fish. Tech. Paper, 376: 233-254.
- O'Dor, R.K. & Dawe, E.G. 1998. Chapter 5. *Illex illecebrosus*. *In*: Dawe, E.G., P.G., Rodhouse, & R.K., O'Dor, (eds). Squid recruitment dynamics: The genus *Illex* as a model, the commercial *Illex* species and influences on variability. FAO Fish. Tech. Paper, 376: 77-104.
- Ogi, H., Kubodera, T. & Nakamura, K. 1980. The pelagic feeding ecology of the short-tailed shearwater *Puffenus tenuirostris* in the Subarctic Pacific region. Yamashima Inst. Ornithology, 12 n°3 (59): 19-44.

- Okutani, T. & Tsukada, S. 1988. Squids eaten by lancetfish and tunas in the Tropical Indo-Pacific Oceans. *J. Tokyo Univ. Fish.* 75(1): 1-44 .
- Ott, P.H. 1994. Estudo da ecologia alimentar de *Pontoporia blainvillei* (Gervais e D'Orbigny, 1844) (Cetacea, Pontoporiidae) no litoral norte do Rio Grande do Sul, sul do Brasil. Monografia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, 69 pp.
- Packard, A. 1972. Cephalopods and fish: the limits of convergence. *Biol. Rev.* 47: 241-307
- Palacio, F.J. 1977. A study of coastal cephalopods from Brazil with reference to Brazilian zoogeography. Tese de Doutorado, University of Miami, Miami, 311 pp.
- Peres, M.B. & Haimovici, M. 1998. A pesca dirigida ao cherne poveiro, *Polyprion americanus* (Polyprionidae, Teleostei) no sul do Brasil. *Atlântica* (20): 141-161.
- Perez, J.A.A. & Haimovici, M. 1993. Cefalópodes do talude continental do sul do Brasil. *Atlântica* 15:49-72.
- Perez, J.A.A & M. Haimovici, 1995. Descriptive ecology of two South American eledonids (Cephalopoda: Octopodidae). *Bull. Mar. Sci.*, 56(3): 752-766.
- Perez, J.E., Gingarelli, M., Beilis, A. & Corcuera, J. 1996. Alimentación del delfin franciscana en el sur de la provincia de Buenos Aires, Argentina. (Resumo) 7ª Reunión de Trabajo de Especialistas en Mamíferos Acuáticos de América del Sur, Viña del Mar, Chile, p. 91.
- Pinedo, M. C. 1982. Análise dos Conteúdos Estomacais de *Pontoporia blainvillei* (Gervais & D'Orbigny, 1844) e *Tursiops gephyreus* (Lahlile, 1908) (Cetacea, PLatanistidae e Delphinidae) na Zona Estuarial e Costeira de Rio Grande, RS, Brasil. Tese de Mestrado, Fundação Universidade do Rio Grande, Rio Grande, RS, 95 pp.
- Pinedo, M.C. 1987. First record of a dwarf sperm whale from Southwest Atlantic with reference to osteology, food habits and reproduction. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.* 38: 71-186.

- Pinedo, M.C. 1994. Review of small cetacean fishery interactions in southern Brazil with special reference to the franciscana. Rep. Int. Whaling Comm. Spec. Iss. 15: 251-264.
- Pinedo, M.C. & Barros, N. 1983. Análise dos conteúdos estomacais do leão marinho *Otaria flavescens* e do lobo marinho *Arctocephalus australis* na costa do Rio Grande do Sul, Brasil. Resumos do VIII Simposio Latinoamericano sobre Oceanografia Biológica, 28 de nov a 02 de dez. 1983. Montevideo, Uruguay, p. 25.
- Pinedo, M.C., Rosas, F. & Marmontel, M. 1992. Cetáceos e pinípedes do Brasil. Uma revisão dos registros e guia para identificação das espécies. UNEP/FUA Imprensa Universitária. Manaus, 213 pp.
- Pinkas, L., Oliphant, M.S. & Iverson, L.K. 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in California waters. Calif. Dept. Fish and Game Fish. Bull., 152: 105 pp.
- Queiroz, E. L. 1986. Estudo comparativo da alimentação de *Sympterygia acuta* Garman, 1877 e *S. bonapartei* Muller y Henle, 1841 (Pisces, Rajiformes) com relação à distribuição, abundância, morfologia e reprodução, nas águas litorâneas do Rio Grande do Sul, Brasil. Tese de Mestrado, Fundação Universidade do Rio Grande, Rio Grande, RS, 326 pp.
- Rahn, E. & Santos, A. 1978. A pesca de lulas (*Loligo* spp) e calamares (*Illex argentinus*) nas costas de Santa Catarina e Rio Grande do Sul. Relatório síntese n° 5 N/Pq Mestre Jerônimo. SUDEPE/PDP 5: 39 pp.
- Rice, D.W. 1998. Marine mammals of the world. Systematics and distribution. Special publication no. 4. The society for marine mammalogy. Lawrence, K.S., 231 pp.
- Rocha, F., Castro, B.G., Gil, M.S. & Guerra, A. 1994. The diets of *Loligo vulgaris* and *Loligo forbesi* (Cephalopoda: Loliginidae) in Northwestern Spanish Atlantic waters. *Sarsia*, 79: 119 - 126.

- Rodhouse, P. G. & Nigmatullin, C. M. 1996. Role as consumers. *In*: Clarke, M. R. (ed). The role of cephalopods in the world's oceans. *Phil.Trans. Royal Soc. Lond.*, 351: 1003-1022.
- Rodhouse, P. G., Prince, P. A., Clarke, M. R. & Murray, A. W. A. 1990. Cephalopod Prey of the Grey-headed Albatross *Diomedea chrysostoma*. *Mar. Biol.* 104: 353-362.
- Roper, C.F.E. & Voss, G.L. 1983. Guidelines for taxonomic descriptions of cephalopods species. *Mem. Victoria Museum*, 44: 48-64.
- Roper, C.F.E., Sweeney, M.J. & Nauen, C.E. 1984. Cephalopods of the world. - FAO Species Catalogue, vol.3. *FAO Fish. Synop.*, 125 (3): 227 pp.
- Rosas, F.C. 1989. Aspectos da dinâmica populacional e interações com a pesca, do leão-marinho do Sul, *Otaria flavescens* (Shaw, 1800) (Pinnipedia, Otariidae), no litoral Sul do Rio Grande do Sul, Brasil. Tese de Mestrado, Fundação Universidade do Rio Grande, Rio Grande, RS, 88 pp.
- Schwingel, P.R. 1991. Alimentação de *Engraulis anchoita* (Clupeiformes: Engraulidae) na plataforma continental do Rio Grande do Sul, Brasil. Tese de Mestrado, Fundação Universidade do Rio Grande, Rio Grande, RS, 98 pp.
- Smale, M.J. 1996. Cephalopods as prey. IV. Fishes. *In*: Clarke, M.R. (ed). The role of cephalopods in the world's oceans. *Phil. Trans. Royal Soc. Lond.*, 351: 1067-1082.
- Summers, W.C. 1983. Physiological and trophic ecology of cephalopods. *In*: The Mollusca, Vol 6: 261 -279.
- Sweeney, M.J. & Roper, C.F.E. 1998. Classification, type localities, and type repositories of recent Cephalopoda. *In*: Voss, N.A., M. Vecchione, R. B. Toll & M. J. Sweeney (eds). Systematics and biogeography of Cephalopods, Vol. II. *Smithsonian Contr. Zool.*, 586: 561-599.

- Vaske, T. Jr. 1994. Alimentação da rêmora *Remora osteochir* Cuvier, 1829 e peixe-piloto *Naucrates ductor* Linnaeus, 1758, no sul do Brasil. *Revta. brasil. Biol.* 55 (2): 315-321.
- Vaske, T. Jr. & Castello, J.P. 1998. Conteúdo estomacal da albacora-laje (*Thunnus albacares*) durante o inverno e primavera no sul do Brasil. *Revta. brasil. Biol.* 58 (4): 639-647.
- Vaske, T. Jr. & Rincón, G. 1998. Conteúdo estomacal dos tubarões azul (*Prionace glauca*) e anequim (*Isurus oxyrinchus*) em águas oceânicas no sul do Brasil. *Revta. brasil. Biol.* 58 (3): 445-452.
- Vidal, E.G. & Haimovici, M. 1998. Feeding and the possible role of the proboscis and mucus cover in the ingestion of microorganisms by rhyngoteuthion paralarvae (Cephalopoda: Ommastrephidae). *Bull. Mar. Sci.*, 62(3): 305-316.
- Vieira, P. C. 1990. Biologia populacional de *Cynoscion striatus* (Pisces: Scianidae) no litoral sul do Brasil. Tese de Mestrado, Fundação Universidade do Rio Grande, 81 pp.
- Vilela, M.J.A. 1990. Idade, crescimento, alimentação e avaliação do estoque de bonito listado *Katsuwonus pelamis* (Scombridae: Thunnini), explorado na região sudeste-sul do Brasil. Tese de Mestrado, Fundação Universidade do Rio Grande, Rio Grande, RS, 81 pp.
- Vooren, C.M. 1998. Aves marinhas e costeiras. *In*: Seeliger, U., C. Odebrecht & J.P. Castello (eds). Os ecossistemas costeiro e marinho do extremo sul do Brasil. Editora Ecoscientia, Rio Grande, 170 - 176.
- Vooren, C.M. & Fernandes, A.C. 1989. Guia de albatrozes e petréis do sul do Brasil. Editora Sagra, Porto Alegre, 99 pp.
- Vooren, C. M., Haimovici, M., Vieira, P. V., Duarte, V. S. & Ferreira, B. P. 1988. Pesca experimental na margem externa da plataforma e no talude continental do Rio Grande do Sul no inverno de 1986. *Anais V Congresso Brasileiro de Engenharia de Pesca*, 435-447
- Voss, G. L. 1973. Cephalopod Resources of the World. *FAO Fish. Circ. no. 149*, 75 pp.

- Weidner, D.M. & Arocha, F. 1999. World swordfish fisheries. An analysis of swordfish fisheries, market trends and trade pattern. Past-present-future. Volume IV. Latin America. Part A. South America. Section 2. Atlantic. Segment B. Brazil. NOAA Tech. Memo. NMFS-F/SPO-35, 682 pp.
- Wells, M. J. 1978. Octopus. Physiology and behaviour of an advanced invertebrate. Halsted Press, John Wiley, N.Y., 417 pp.
- Wolff, G. A. 1982a. A study of feeding relationships in tuna and porpoises throughout the application of cephalopods beaks analysis. Fin. Tech. Rep. DAR-7924779. 231 pp.
- Wolff, G. A. 1982b. A beak key for eight eastern tropical pacific cephalopod species with relationship between their beak dimensions and size. Fish. Bull. 8 (2): 3 57-370.
- Wolff, G. A. 1984. Identification and estimation of size from the beaks of 18 species of cephalopods from the Pacific Ocean. NOAA Tech. Rep. NMFS 17, 50 pp .
- Zarzur, S. 1995. Alimentação e ingestão de plásticos nos Procellariiformes (albatrozes e petréis) encontrados na praia do Cassino, Monografia, Fundação Universidade do Rio Grande, Rio Grande, RS, 36 pp.
- Zavala-Camin, L. A. 1981. Hábitos alimentares e distribuição de atuns e afins (Osteichthyes - Teleostei) e suas relações ecológicas com outras espécies pelágicas das regiões Sudeste e Sul do Brasil. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. São Paulo, SP, 237 p.
- Zavala-Camin, L. A. 1987. Ocorrência de peixes, cefalópodes e crustáceos em estômagos de atuns e espécies afins, capturadas com espinhel no Brasil (23° S - 34° S) 1972-1985. Bol. Inst. Pesca São Paulo, 14: 93-102.

Tabela 1. Lista dos potenciais predadores considerados no estudo de relações tróficas de cefalópodes no sul do Brasil. São indicadas também as principais regiões onde as espécies são encontradas (plat: plataforma; tal: talude; oc: águas oceânicas adjacentes) e seus habitats (dem: demersal; pel: pelágico), as médias anuais dos desembarques comerciais (toneladas) de algumas espécies entre 1990 e 1994 (a partir de Haimovici *et al.*, 1998a e Peres & Haimovici, 1998), o número de estômagos com alimento examinado e a fonte de dados de cefalópodes nos conteúdos.

Espécie de predador	Nome vulgar	Região	Habitat	Desembarques médios anuais	No. de estômagos	Fonte
Cefalópodes						
<i>Illex argentinus</i>	calamar-argentino	plat, tal	dem	-	363	1
<i>Loligo sanpaulensis</i>	lula	Plat	dem	100	313	1
Peixes						
<i>Astroscopus sexpinosus</i>	miracéu	Plat	dem	-	6	1
<i>Conger orbignyanus</i>	congrio-negro	Plat	dem	-	146	1
<i>Coryphaena hippurus</i>	dourado	oc	pel	-	811	1
<i>Cynoscion guatucupa</i>	pescada-olhuda	plat	dem	8785	220	1
<i>Cynoscion jamaicensis</i>	goête	plat	dem	-	73	1
<i>Engraulis anchoita</i>	anchoíta	plat	pel	-	512	2
<i>Evoxymetopon taeniatus</i>		tal	dem	-	14	1
<i>Galeorhinus galeus</i>	cação-bico-doce	tal	dem	-	101	1
<i>Helicolenus lahillei</i>	sarrão	tal	dem	-	33	1
<i>Istiophorus albicans</i>	agulhão-vela	oc	pel	-	35	1
<i>Isurus oxyrinchus</i>	tubarão-anequim	oc	pel	<500	19	1
<i>Katsuwonus pelamis</i>	bonito-listrado	plat, tal	pel	2402	295	1
<i>Macrondon ancylodon</i>	pescadinha-real	plat	dem	3966	1402	3
<i>Merluccius hubbsi</i>	merluza	plat	dem	129	231	1
<i>Micropogonias furnieri</i>	corvina	plat	dem	14709	194	1
<i>Mustelus canis</i>	caçonete	plat	dem	-	54	1
<i>Naucrates ductor</i>	peixe-piloto	oc	pel	-	39	4
<i>Pagrus pagrus</i>	pargo-rosa	plat	dem	238	362	1
<i>Paralichthys isosceles</i>	linguado	plat	dem	-	304	1
<i>Paralichthys orbignyanus</i>	linguado-vermelho	plat	dem	<1000	308	1
<i>Paralichthys patagonicus</i>	linguado-branco	plat	dem	<1000	290	1
<i>Percophis brasiliensis</i>	tira-vira	plat	dem	-	66	1
<i>Polyprion americanus</i>	cherno-poveiro	tal	dem	2036	>100	1
<i>Pomatomus saltatrix</i>	anchova	plat	pel	3521	164	1
<i>Porichthys porosissimus</i>	mamangá	plat	dem	-	114	1
<i>Prionace glauca</i>	tubarão-azul	oc	pel	<500	19; 40	1;5
<i>Prionotus nudigula</i>	cabrinha-vermelha	plat	dem	-	244	1
<i>Prionotus punctatus</i>	cabrinha	plat	dem	988	743	1
<i>Rhinobatus horkeli</i>	viola	plat	dem	460	82; 918	1;6
<i>Scomber japonicus</i>	cavalinha	plat	pel	969	30	2
<i>Scyliorhinus besnardi</i>		tal	dem	-	8	1
<i>Sphyrna lewini</i>	tubarão-martelo	oc	pel	<500	13	1
<i>Squatina argentina</i>	cação-anjo	plat	dem	-	56	1
<i>Squatina guggenheim</i>	cação-anjo	plat	dem	<1000	109	1
<i>Squatina occulta</i>	cação-anjo	plat	dem	<1000	58	1

Tabela 1. Continuação ...

Espécie de predador	Nome vulgar	Região	Habitat	Desembarques médios anuais	No. de estômagos	Fonte
Peixes						
<i>Sympterygia acuta</i>	raia-emplastro	plat	dem	-	1510	7
<i>Sympterygia bonapartei</i>	raia	plat	dem	-	809	7
<i>Tetrapturus albidus</i>	agulhão-branco	oc	pel	-	52	1
<i>Thunnus alalunga</i>	albacora-branca	oc	pel	1075	110	1
<i>Thunnus albacares</i>	albacora-laje	oc	pel	684	418	1
<i>Thunnus obesus</i>	albacora-bandolim	oc	pel	500	104	1
<i>Trachurus lathami</i>	xixarro	plat	pel	1555	124	2
<i>Trichiurus lepturus</i>	peixe-espada	plat, tal	dem	441	490	1
<i>Umbrina canosai</i>	castanha	plat	dem	9629	726	1
<i>Urophycis brasiliensis</i>	abrótea	plat	dem	1186	663	1
<i>Urophycis cirrata</i>	abrótea	tal	dem		58	1
<i>Xiphias gladius</i>	espadarte	oc	pel	601	218	1
Aves marinhas						
<i>Spheniscus magellanicus</i>	pingüim-de-magalhães	plat			120	1
<i>Diomedea exulans</i>	albatroz-viajeiro	oc			3	1
<i>Diomedea melanophris</i>	albatroz-de-sobrancelha	oc			8	1
<i>Phoebastria palpebrata</i>	albatroz-pardo-de-cap-a-clara	oc			1	1
<i>Fulmarus glacialis</i>	petrel-prateado	oc			13	1
<i>Puffinus gravis</i>	pardela-de-sobre-branco	oc			47	1
<i>Puffinus puffinus</i>	pardela-pequena	oc			34	1
Mamíferos marinhos						
<i>Arctocephalus australis</i>	lobo-marinho-do sul	plat, tal			15; 26	1; 8
<i>Arctocephalus gazella</i>	lobo-marinho-antártico	oc			3	1
<i>Arctocephalus tropicalis</i>	lobo-marinho-subantártico	oc			12	1
<i>Mirounga leonina</i>	elefante-marinho-do-sul	oc			1	1
<i>Otaria flavescens</i>	leão-marinho-do sul	plat, tal			56; (a)	8; 9
<i>Delphinus sp</i>	golfinho-comum	plat, tal, oc			3	1
<i>Globicephala melas</i>	baleia-piloto	plat, tal, oc			4	1
<i>Lagenodelphis hosei</i>	golfinho-de-Fraser	tal, oc			4	1
<i>Kogia breviceps</i>	cachalote-pigmeu	tal, oc			2	1
<i>Kogia sima</i>	cachalote-anão	plat, tal			1	10
<i>Orcinus orca</i>	orca	plat, tal, oc			2	1
<i>Pontoporia blainvillei</i>	franciscana	plat			111; 257	1; 11
<i>Physeter macrocephalus</i>	cachalote	tal, oc			1	12
<i>Pseudorca crassidens</i>	falsa-orca	oc			3	1
<i>Tursiops truncatus</i>	boto	plat, oc			1; 12	1; 11

1 examinado por RAS ou MH

2 Schwingel, 1991

3 Juras & Yamaguti, 1985

4 Vaske, 1994

5 Vaske & Rincón, 1998

6 Lessa, 1982

7 Queiroz, 1986

8 Pinedo & Barros, 1983

9 Rosas, 1989

10 Pinedo, 1987

11 Pinedo, 1982

12 Clarke *et al.*, 1980

(a) números não indicados

Tabela 2. Lista taxonômica das espécies de cefalópodes encontrados na dieta de diversos predadores no sul do Brasil

Classe Cephalopoda	Família Histioteuthidae
Subclasse Coleoidea	<i>Histioteuthis sp</i>
Superordem Decabrachia	Família Neoteuthidae
Ordem Spirulida	<i>Alluroteuthis antarctica</i>
Família Spirulidae	Família Brachioteuthidae
<i>Spirula spirula</i>	<i>Brachioteuthis sp</i>
Ordem Sepiolida	Família Ommastrephidae
Família Sepiolidae	<i>Illex argentinus</i>
<i>Heteroteuthis dispar</i>	<i>Todarodes filippovae</i>
<i>Semirossia tenera</i>	<i>Ommastrephes bartramii</i>
Ordem Teuthida	<i>Ornithoteuthis antillarum</i>
Subordem Myopsina	<i>Hyaloteuthis pelagica</i>
Família Loliginidae	Família Thysanoteuthidae
<i>Loligo plei</i>	<i>Thysanoteuthis rhombus</i>
<i>Loligo sanpaulensis</i>	Família Chiroteuthidae
Subordem Oegopsina	<i>Chiroteuthis veranii</i>
Família Lycoteuthidae	Família Mastigoteuthidae
<i>Lycoteuthis lorigera</i>	<i>Mastigoteuthis sp</i>
Família Enoploteuthidae	Família Cranchiidae
<i>Enoploteuthis sp</i>	Superordem Octobrachia
<i>Abralia veranyi</i>	Ordem Octopodida
<i>Abralia redfieldi</i>	Subordem Incirrina
<i>Abraliopsis sp</i>	Família Bolitaenidae
Família Ancistrocheiridae	<i>Japetella diaphana</i>
<i>Ancistrocheirus lesueurii</i>	Família Octopodidae
Família Pyroteuthidae	<i>Octopus vulgaris</i>
<i>Pterygioteuthis giardi</i>	<i>Octopus tehuelchus</i>
Família Octopoteuthidae	<i>Eledone gaucha</i>
<i>Octopoteuthis sp</i>	<i>Eledone massyae</i>
<i>Taningia danae</i>	Família Tremoctopodidae
Família Onychoteuthidae	<i>Tremoctopus violaceus</i>
<i>Moroteuthis ingens</i>	Família Ocythoidae
<i>Moroteuthis robsoni</i>	<i>Ocythoe tuberculata</i>
<i>Kondakovia longimana</i>	Família Argonautidae
Família Gonatidae	<i>Argonauta nodosa</i>
<i>Gonatus antarcticus</i>	Família Alloposidae
Família Lepidoteuthidae	<i>Haliphron atlanticus</i>
<i>Pholidoteuthis boschmai</i>	Ordem Vampyromorphida
Família Architeuthidae	Família Vampyroteuthidae
<i>Architeuthis sp</i>	<i>Vampyroteuthis infernalis</i>

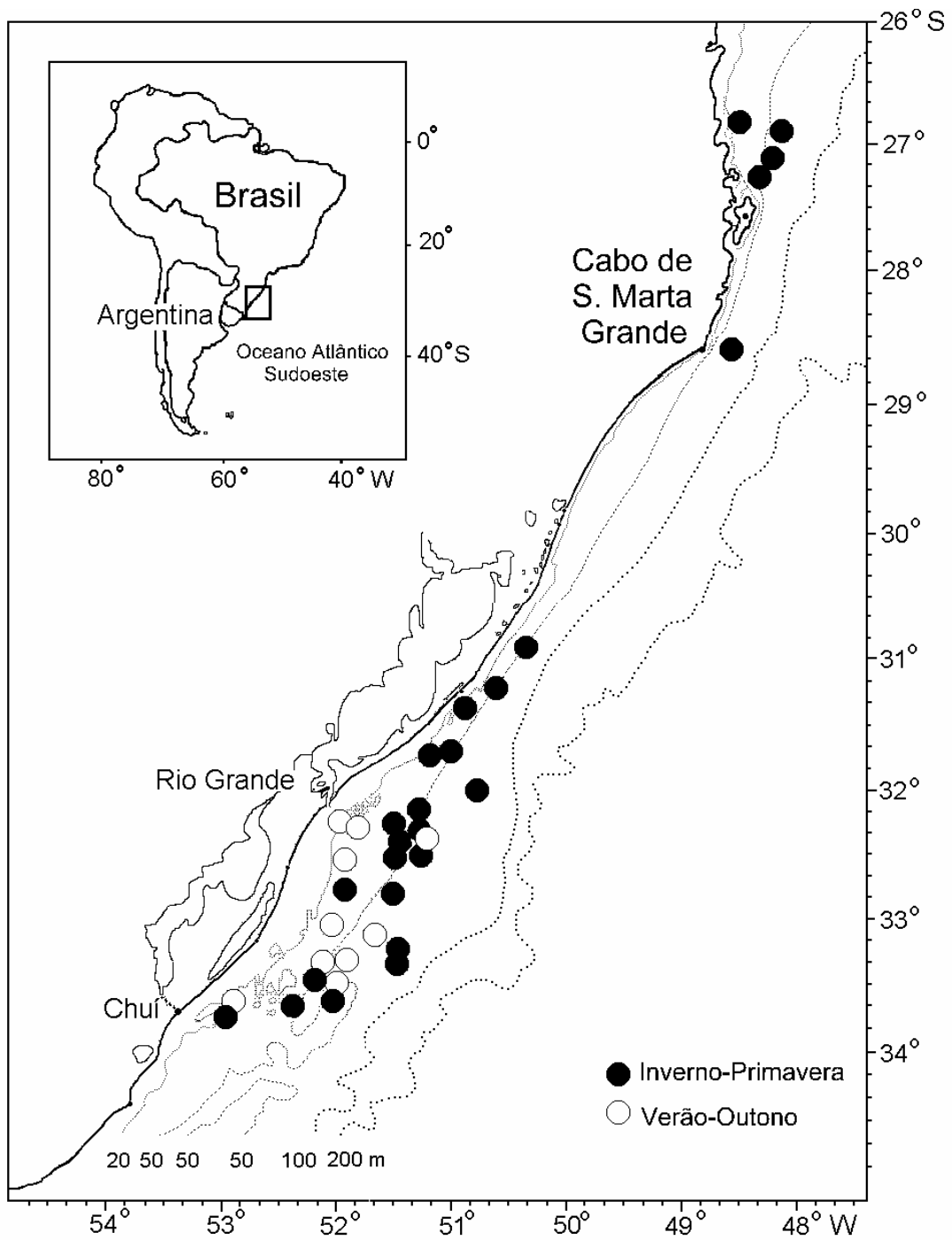


Figura 1. Mapa indicando o local de coleta das amostras de *Loligo sanpaulensis* utilizadas no estudo de sua alimentação no sul do Brasil.

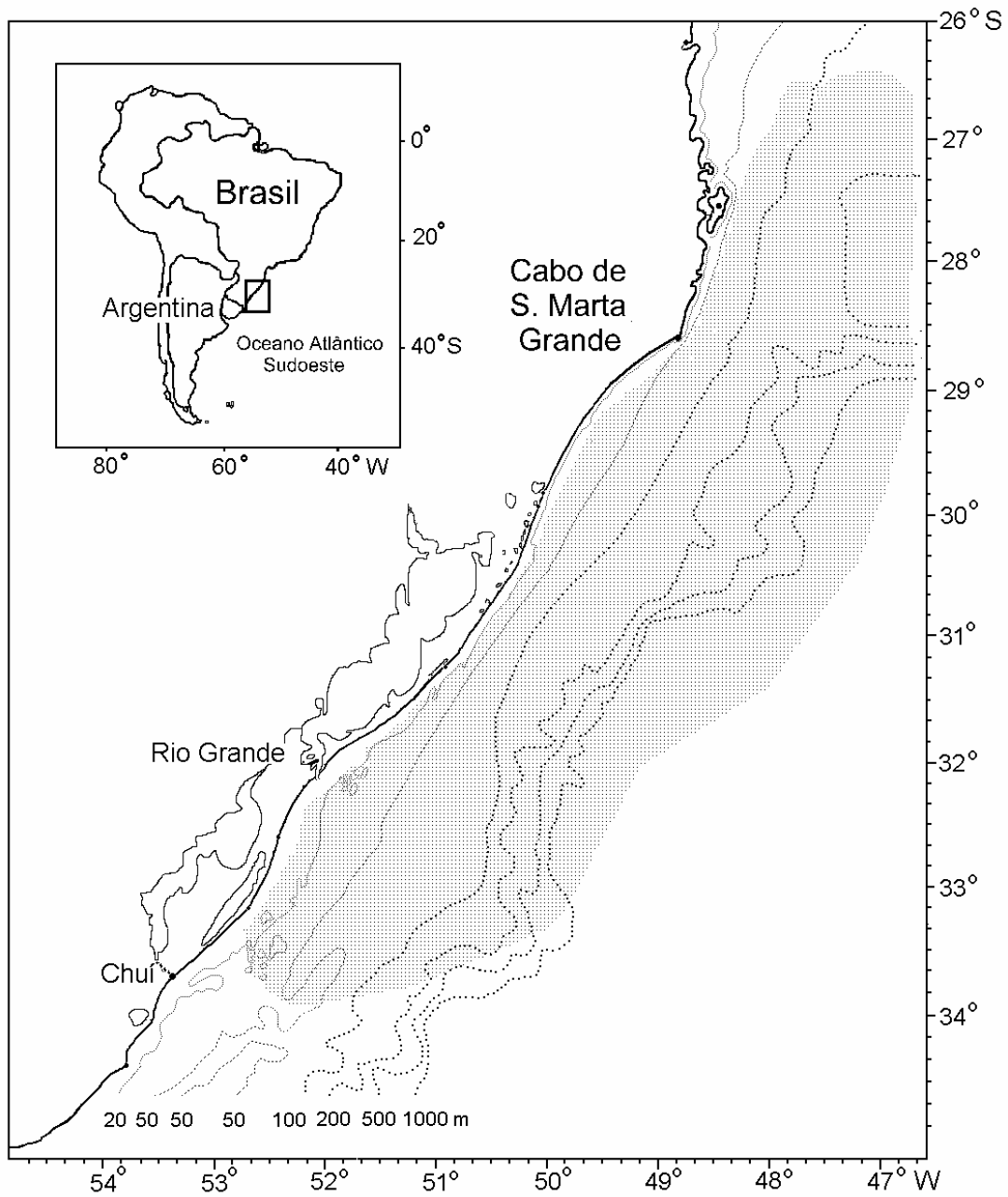


Figura 2. Mapa indicando o local de coleta dos potenciais predadores utilizados no estudo de relações tróficas de cefalópodes no sul do Brasil.

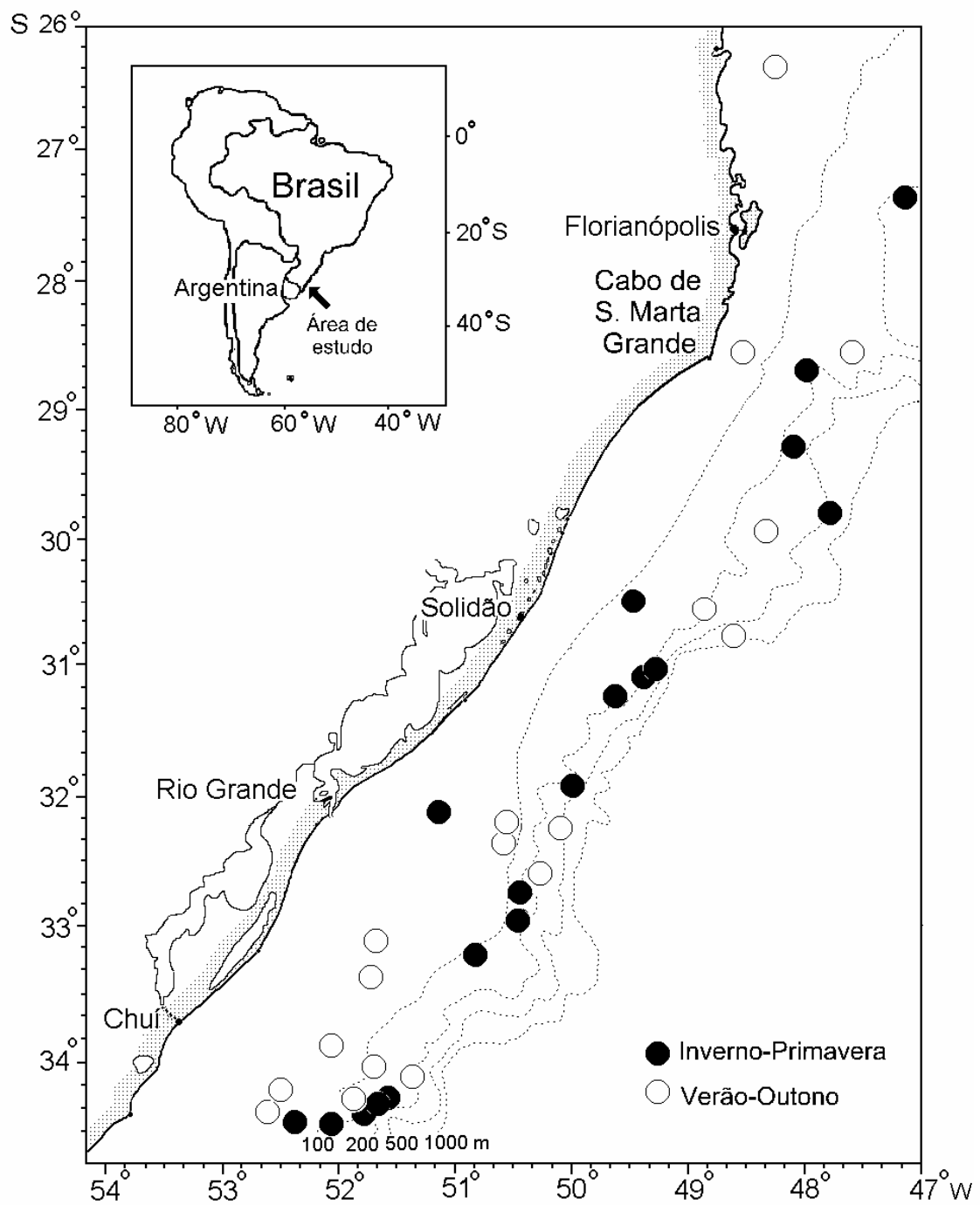


Figura 3. Mapa indicando o local de coleta das amostras de *Illex argentinus* utilizadas no estudo de sua alimentação no sul do Brasil.

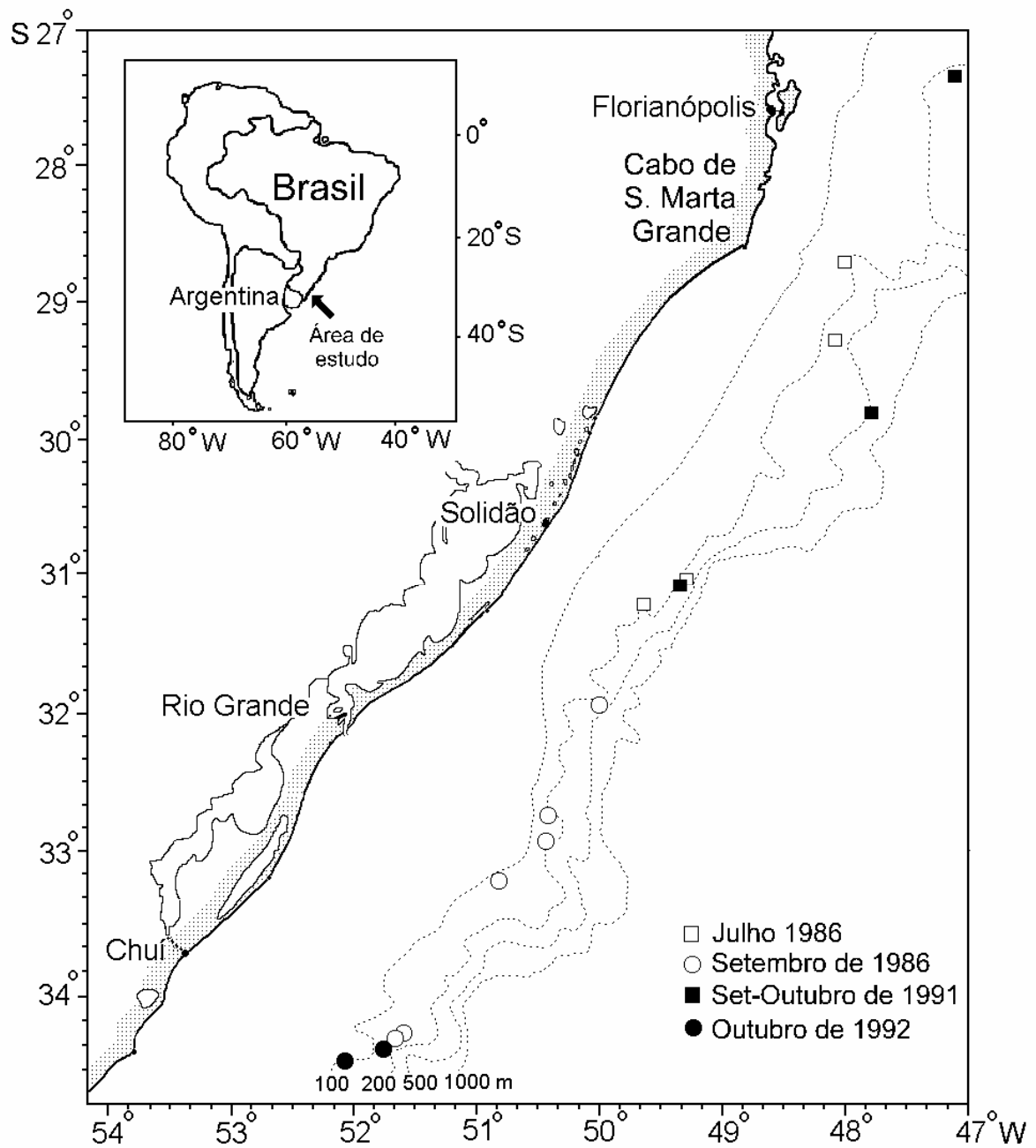


Figura 4. Mapa indicando o local de coleta das amostras de *Illex argentinus* utilizadas no estudo de sua biologia-reprodutiva no sul do Brasil.

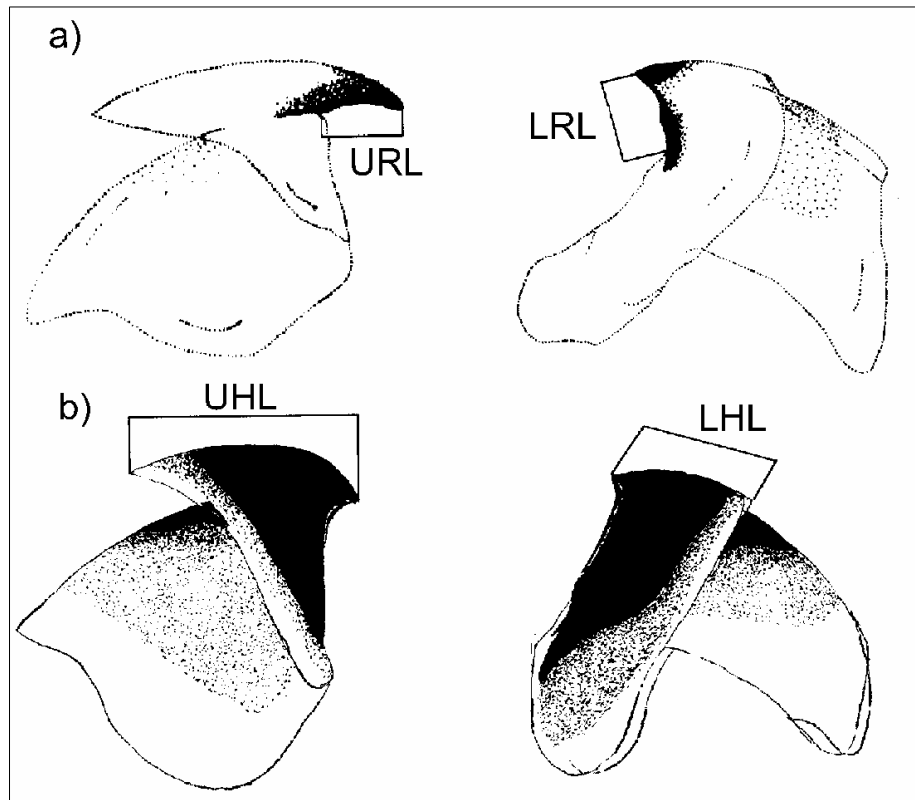


Figura 5. Desenhos dos bicos de cefalópodes mostrando as medidas obtidas em lulas e sepiolídeos (a) e em polvos (b). URL= comprimento do rostro superior; LRL= comprimento do rostro inferior; UHL= comprimento do escudo superior; LHL= comprimento do escudo inferior.

Predadores	<i>Loligo sanpaulensis</i>	<i>Astroscoptes sexpinosus</i>	<i>Conger orbignyianus</i>	<i>Cynoscion guatucupa</i>	<i>Cynoscion jamaicensis</i>	<i>Macrodon ancylodon</i>	<i>Merluccius hubbsi</i>	<i>Micropogonias furnieri</i>	<i>Mustelus canis</i>	<i>Pagrus pagrus</i>	<i>Paralichthys isosceles</i>	<i>Paralichthys orbignyianus</i>	<i>Paralichthys patagonicus</i>	<i>Percophis brasiliensis</i>	<i>Pomatomus saltatrix</i>	<i>Porichthys porosissimus</i>	<i>Squatina argentina</i>	<i>Squatina oculata</i>	<i>Sympteria acuta</i>	<i>Sympteria bonapartei</i>	<i>Trichiurus lepturus</i>	<i>Umbrina canosai</i>	
No. de conteúdos	313	6	156	220	73	1402	231	194	54	362	90	308	290	66	164	114	56	58	1510	809	490	726	
Presas																							
<i>Spirula spirula</i>																							
<i>Heteroteuthis dispar</i>																							
<i>Semirossia tenera</i>									○	○												○	
<i>Loligo plei</i>											○		○										
<i>Loligo sanpaulensis</i>	○	●	○	○	○	○	○	○	●	○	○	○	○	●	○	○			○	○	○	○	○
<i>Lycoteuthis lorigera</i>							○															○	
<i>Enoplateuthis sp</i>																							
<i>Abralia veranyi</i>																							
<i>Abralia redfieldi</i>																							
<i>Abralia sp</i>																							
<i>Abraliopsis sp</i>																							
<i>Ancistrocheirus lesueurii</i>																							
<i>Pterygioteuthis giardi</i>																							
<i>Octopoteuthis sp</i>																							
<i>Taningia danae</i>																							
<i>Moroteuthis ingens</i>																							
<i>Moroteuthis robsoni</i>																							
<i>Kondakovia longimana</i>																							
<i>Gonatus antarcticus</i>																							
<i>Pholidoteuthis boschmai</i>																							
<i>Architeuthis sp</i>																							
<i>Histioteuthis spp</i>																							
<i>Alluroteuthis antarctica</i>																							
<i>Brachiotheuthis sp</i>																							
<i>Illex argentinus</i>	○						○			○					○		○	○				○	
<i>Todarodes filippovae</i>																							
<i>Ommastrephes bartramii</i>																							○
<i>Ornithoteuthis antillarum</i>																							
<i>Hyaloteuthis pelagica</i>																							
<i>Thysanoteuthis rhombus</i>																							
<i>Chiroteuthis veranii</i>																							
<i>Mastigoteuthis sp</i>																							
Cranchiidae																							
<i>Japetella diaphana</i>																							
<i>Octopus vulgaris</i>																							
<i>Octopus tehuelchus</i>										○													
<i>Eledone gaucha</i>																							
<i>Eledone massyae</i>										○	○												
<i>Tremoctopus violaceus</i>																							
<i>Ocythoe tuberculata</i>																							
<i>Argonauta nodosa</i>				○	○					○													○
<i>Haliphron atlanticus</i>																							
<i>Vampyroteuthis infernalis</i>																							

Figura 6. Lista dos cefalópodos predados por *Loligo sanpaulensis* e os peixes pelágicos e demersais capturados na plataforma no sul do Brasil (círculos indicam a presença na dieta; círculos pretos indicam frequência de ocorrência (*FO*) acima de 10%).

Predadores	<i>Illex argentinus</i>	<i>Evomyxmetopon taeniatus</i>	<i>Galeorhinus galeus</i>	<i>Helicolenus lathilei</i>	<i>Polyprion americanus</i>	<i>Scylliorhinus besnardi</i>	<i>Urophycis cirrata</i>	<i>Coryphaena hippurus</i>	<i>Istiophorus albicans</i>	<i>Isurus oxyrinchus</i>	<i>Katsuwonus pelamis</i>	<i>Naucratus ductor</i>	<i>Prionace glauca</i>	<i>Sphyrna lewini</i>	<i>Tetrapturus albidus</i>	<i>Thunnus alalunga</i>	<i>Thunnus albacares</i>	<i>Thunnus obesus</i>	<i>Xiphias gladius</i>
No. de conteúdos	363	14	101	33	>100	8	58	81	35	19	295	39	40	13	52	110	418	101	218
Presas																			
<i>Spirula spirula</i>	○																		
<i>Heteroteuthis dispar</i>						●	○									●	○	○	○
<i>Semirossia tenera</i>	○						○												
<i>Loligo plei</i>							○												
<i>Loligo sanpaulensis</i>	○		○	○			○												
<i>Lycoteuthis lorigera</i>					○				●	○			○	●	●	○	●	○	○
<i>Enoplateuthis sp</i>																			○
<i>Abralia veranyi</i>																			
<i>Abralia redfieldi</i>						●										○	○		
<i>Abralia sp</i>																○	○		○
<i>Abraliopsis sp</i>																			
<i>Ancistrocheirus lesueurii</i>					○				○				●				○	○	○
<i>Pterygoteuthis giardi</i>					○														
<i>Octopoteuthis sp</i>		○			○		○									○	○	○	○
<i>Taningia danae</i>																			
<i>Moroteuthis ingens</i>													○						○
<i>Moroteuthis robsoni</i>																			
<i>Kondakovia longimana</i>																			
<i>Gonatus antarcticus</i>																			
<i>Pholidoteuthis boschmai</i>																			○
<i>Architeuthis sp</i>													○						
<i>Histioteuthis sp</i>		○						○	●				●			○	○	○	○
<i>Alluroteuthis antarctica</i>																			
<i>Brachiotheuthis sp</i>																			
<i>Illex argentinus</i>	○	○	●	●	●	●		○	○	○	○	○	○	○	○	●	●	●	●
<i>Todarodes filippovae</i>					○														○
<i>Ommastrephes bartramii</i>					○			○	●				○		●	○	○	●	●
<i>Ornithoteuthis antillarum</i>								○	●	○					●	●	●	●	○
<i>Hyaloteuthis pelagica</i>																			
<i>Thysanoteuthis rhombus</i>										○									○
<i>Chiroteuthis veranii</i>								○					●		○	○	○	●	●
<i>Mastigoteuthis sp</i>																			
Cranchiidae																			
<i>Japetella diaphana</i>																			○
<i>Octopus vulgaris</i>					○	●										○			
<i>Octopus tehuelchus</i>																			
<i>Eledone gaucha</i>	○																		
<i>Eledone massyae</i>																			
<i>Tremoctopus violaceus</i>								○					○		○	○	○	○	○
<i>Ocythoe tuberculata</i>								○							○	○	○		
<i>Argonauta nodosa</i>						○	○	○		○	○	●		○	○	○	○	○	○
<i>Haliphron atlanticus</i>													○	○	○	○	○		
<i>Vampyroteuthis infernalis</i>																	○		

Figura 7. Lista dos cefalópodes predados por *Illex argentinus* e os peixes demersais e pelágicos capturados no talude superior e águas oceânicas adjacentes no sul do Brasil (círculos indicam a presença na dieta; círculos pretos indicam frequência de ocorrência (FO) acima de 10%).

Predadores	<i>Diomedea exulans</i>	<i>Diomedea melanophris</i>	<i>Fulmarus glacialis</i>	<i>Phoebastria palpebrata</i>	<i>Puffinus gravis</i>	<i>Puffinus puffinus</i>	<i>Spheniscus magellanicus</i>	<i>Arctocephalus australis</i>	<i>Arctocephalus gazella</i>	<i>Arctocephalus tropicalis</i>	<i>Mirounga leonina</i>	<i>Delphinus sp</i>	<i>Globicephala melas</i>	<i>Kogia breviceps</i>	<i>Kogia sima</i>	<i>Lagenodelphis hosei</i>	<i>Orcinus orca</i>	<i>Physeter macrocephalus</i>	<i>Pontoporia blainvilliei</i>	<i>Pseudorca crassidens</i>	<i>Tursiops truncatus</i>
No. de conteúdos	3	8	13	1	47	34	120	41	1	8	1	3	5	2	1	4	3	1	368	3	1
Presas																					
<i>Spirula spirula</i>																					
<i>Heteroteuthis dispar</i>			○											○							
<i>Semirossia tenera</i>										●			○						○		
<i>Loligo plei</i>						○										○			○		○
<i>Loligo sanpaulensis</i>				○	○	●	●	○	●		●				○	○		●			
<i>Lycoteuthis lorigera</i>									○		●	●	○			○					
<i>Enoploteuthis sp</i>																					
<i>Abralia veranyi</i>																					
<i>Abralia redfieldi</i>													●								
<i>Abralia sp</i>													○								
<i>Abraliopsis sp</i>																					
<i>Ancistrocheirus lesueurii</i>												○									
<i>Pterygoteuthis giardi</i>																					
<i>Octopoteuthis sp</i>	●											○	○			○	○				
<i>Taningia danae</i>																		○			
<i>Moroteuthis ingens</i>													○								
<i>Moroteuthis robsoni</i>									○				○				○	○			
<i>Kondakovia longimana</i>																		○			
<i>Gonatus antarcticus</i>						○											○	○			
<i>Pholidoteuthis boschmai</i>																			○		
<i>Architeuthis sp</i>																			○		
<i>Histiototeuthis spp</i>	●	●	●						○			●	●	●		○	○				
<i>Alluroteuthis antarctica</i>	●	●			○			○													
<i>Brachioteuthis sp</i>														○							
<i>Illex argentinus</i>						○			○	○	●	○	●								
<i>Todarodes filippovae</i>																		○			
<i>Ommastrephes bartramii</i>									●								○			○	
<i>Ornithoteuthis antillarum</i>													○				○				
<i>Hyaloteuthis pelagica</i>											○										
<i>Thysanoteuthis rhombus</i>																					
<i>Chiroteuthis veranii</i>				●								○	○	○							
<i>Mastigoteuthis sp</i>																					
Cranchiidae											○	●	●	○			○	○			
<i>Japetella diaphana</i>													○								
<i>Octopus vulgaris</i>																					
<i>Octopus tehuelchus</i>																			○		
<i>Eledone gaucha</i>																			○		
<i>Eledone massyae</i>																					
<i>Tremoctopus violaceus</i>					○																
<i>Ocythoe tuberculata</i>									○								○				
<i>Argonauta nodosa</i>		●		●	○	●	○	○											○		
<i>Haliphron atlanticus</i>																					
<i>Vampyroteuthis infernalis</i>																					

Figura 8. Lista dos cefalópodes predados por aves e mamíferos marinhos coletados em praias ou capturados acidentalmente pela pesca costeira de emalhe no sul do Brasil (círculos indicam a presença na dieta; círculos pretos indicam as principais espécies predadas).

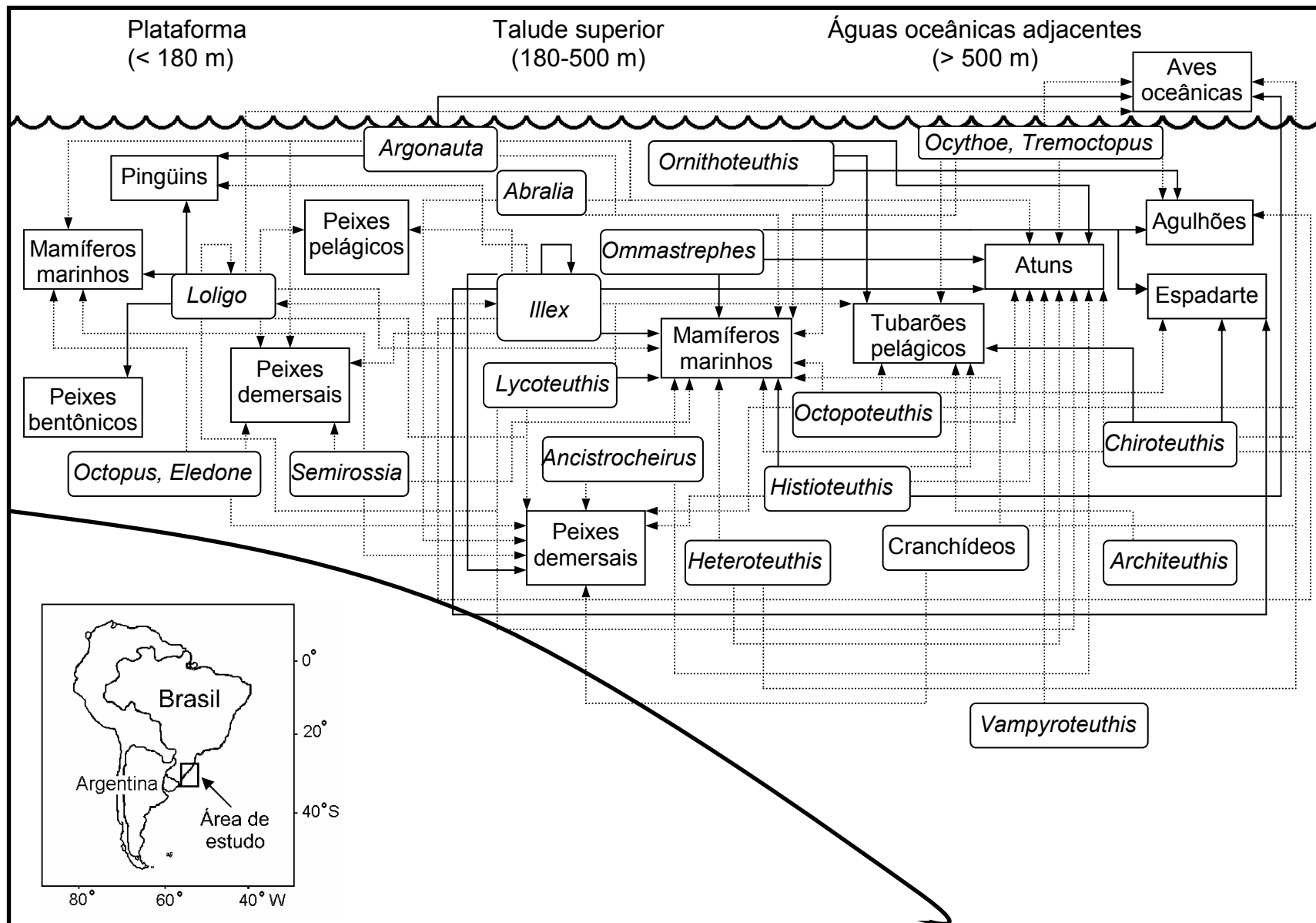


Figura 9. Diagrama da predação sobre algumas das principais espécies de cefalópodes encontradas no sul do Brasil (distribuição dos cefalópodes baseada em Packard, 1972; Nesis, 1987).

ANEXO I

Santos, R.A. & Haimovici, M. (no prelo). Trophic relations of the long-finned squid *Loligo sanpaulensis* on the southern Brazilian shelf. *South African Journal of Marine Science*, 20

TROPHIC RELATIONSHIPS OF THE LONG-FINNED SQUID *LOLIGO SANPAULENSIS* ON THE SOUTHERN BRAZILIAN SHELF

R. A. SANTOS* and M. HAIMOVICI*

The diet and predators of *Loligo sanpaulensis* (Cephalopoda: Loliginidae) on the southern Brazilian shelf were studied by examining the stomach contents of 668 long-finned squid (12–184 mm mantle length) caught by bottom trawl and the stomach contents of 47 potential predators, including stranded penguins and marine mammals as well as fish and cephalopods caught with diverse fishing gears in the region. Of 313 long-finned squid stomachs containing food, fish occurred in 36.4% of stomachs, crustaceans in 23.3% and cephalopods in 6.4%. Identified prey included demersal fish, shrimps and conspecifics. *Loligo sanpaulensis* was preyed on by 31 of the 47 potential predatory species examined. The frequency of occurrence (FO) was high (>20%) in the stomach contents of La Plata dolphins *Pontoporia blainvillei*, penguins *Spheniscus magellanicus*, fur seals *Arctocephalus* spp., the benthic shark *Mustelus canis* and the benthic finfish *Astroscoptes sepioides* and *Percophis brasiliensis*. It was less important (5–20% FO) for the benthic and demersal fish *Helicolenus lahillei*, *Paralichthys isosceles*, *P. patagonicus*, *Merluccius hubbsi* and *Urophycis mystacea*, and of minor importance (2–5% FO) in the diet of the finfish *Trichiurus lepturus*, *Cynoscion guatucupa*, *Macrodon ancylodon*, *Pagrus pagrus* and *Pomatotus saltatrix*. *Loligo sanpaulensis* seems to be a link in the pelagic and benthic foodwebs of the southern Brazilian shelf, because it is preyed on by such high-level predators as marine mammals and penguins, and by several of the most abundant fish found in the region.

Squid are important components of foodwebs in most marine ecosystems (Amaratunga 1983, Clarke 1996). They are organisms with a fast metabolic rate and growth and they play an important role in the transfer of energy to higher trophic levels (Nixon 1987, O'Dor and Wells 1987). Their role in the ecosystem is reflected, in part, by their relative importance in the diet of their predators (Clarke 1987).

The common long-finned squid *Loligo sanpaulensis* Brakoniecki 1984 (Cephalopoda: Loliginidae) occurs along the east coast of South America between 21 and 40°S and is endemic to the region under the influence of the Subtropical Convergence. It seems to be adapted to a wider temperature range than the congeners *L. gahi*, which never reach warm waters north of the subtropical front, and *L. plei*, which is always found north of the front (Roper *et al.* 1984, Haimovici and Perez 1991a).

Along the coast of southern Brazil between late autumn and early spring, the shelf is dominated by cold waters of the coastal branch of the Malvinas Current flowing northwards and, from late spring to early autumn, by warm coastal waters under the influence of the south-flowing Brazil Current (Garcia 1997). In this environment, the most abundant squid is *Loligo sanpaulensis*, whereas over the upper slope the dominant squid species is *Illex argentinus*, with little overlapping between the two (Haimovici and Perez

1991b). In the cooler season, the density of *L. sanpaulensis* is comparable with congeneric species from other shelves of the world (Andrighetto and Haimovici 1991) but, because of its relatively small size and widespread distribution on the shelf, it is not subject to a directed fishery and is only caught as by-catch by shrimp trawlers in coastal waters (Haimovici and Mendonça 1996).

In this paper, the importance of long-finned squid in the foodweb of the southern Brazilian shelf is assessed on the basis of an analysis of stomach contents of *L. sanpaulensis* collected in a series of demersal trawl surveys and commercial landings and the stomach contents of potential predators collected from diverse sources.

MATERIAL AND METHODS

Diet

Squid samples were obtained from bottom trawl surveys by the R.V. *Atlântico Sul* and from catches by commercial trawlers targeting flatfish and shrimp from the continental shelf of southern Brazil from 1987 to 1996, between 26°50' and 34°31' S and 20 and 84 m (Fig. 1). Stomachs, either frozen or fixed in

* Departamento de Oceanografia, Fundação Universidade do Rio Grande, P. O. Box 474, Rio Grande, 96201-900 RS, Brazil.
Email: posras@super.furg.br

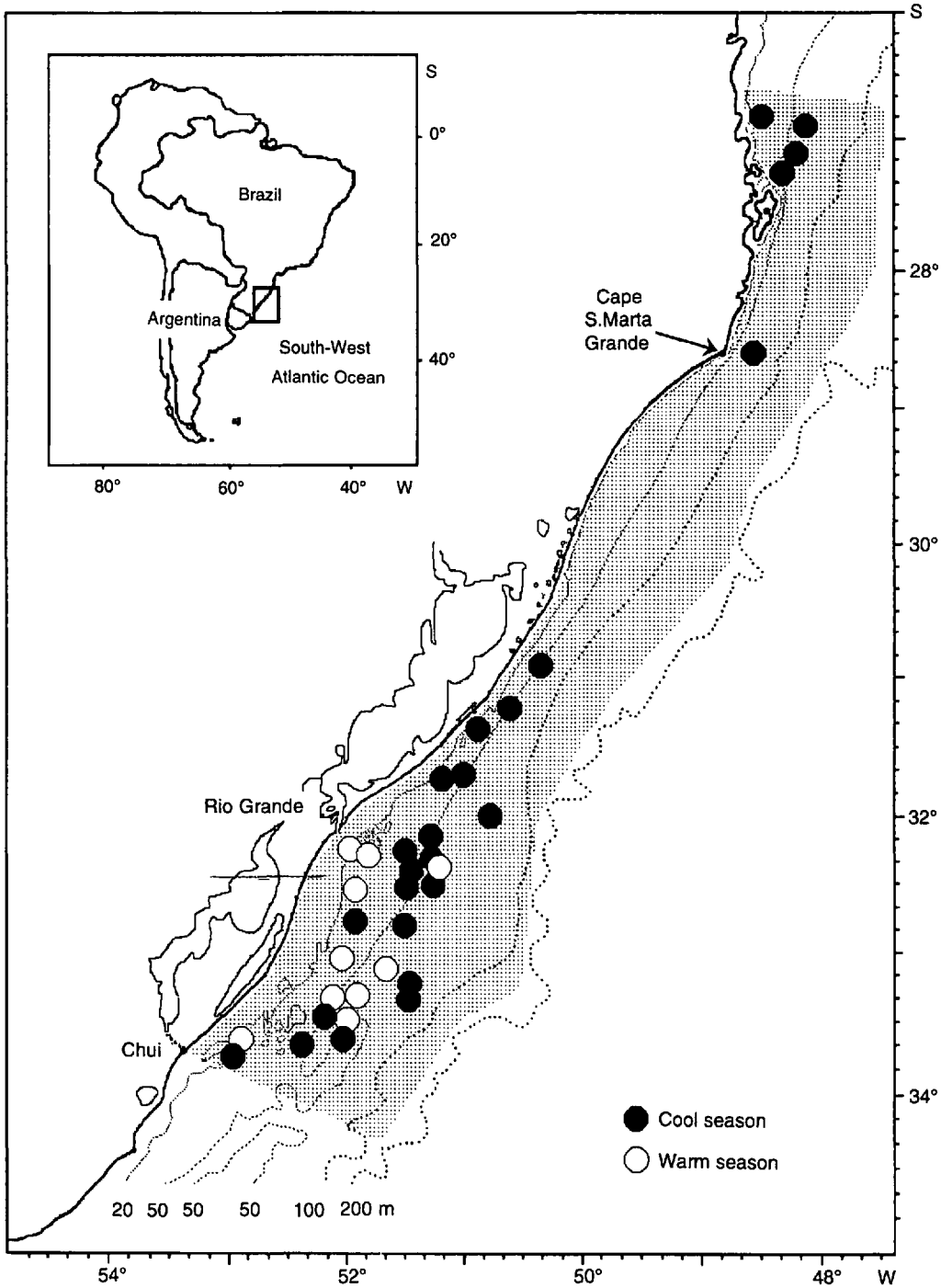


Fig. 1: The southern Brazilian shelf. Circles indicate where sampled *Loligo sanpaulensis* were collected. Stippled area indicates where the sampled potential predators were collected

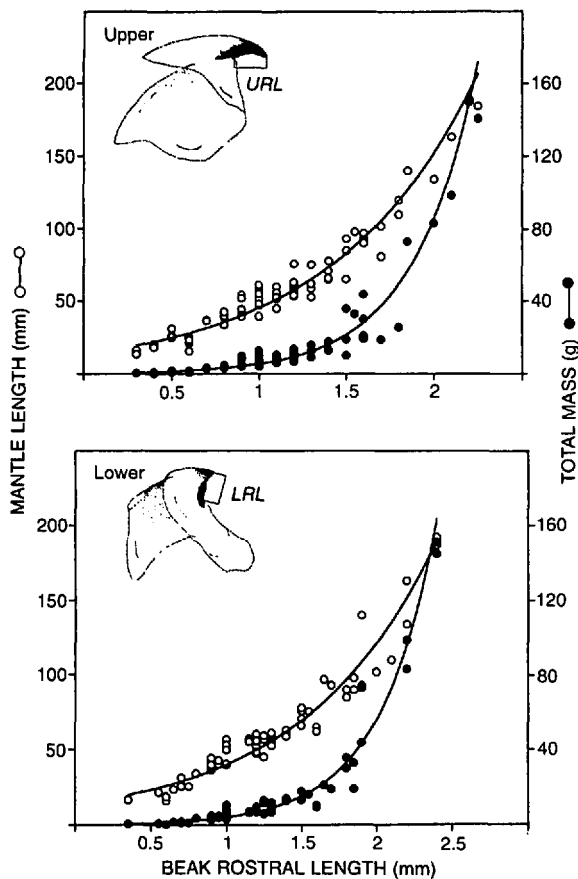


Fig. 2: Exponential relationships between mantle length and beak rostral length and between total mass and beak rostral length for *Loligo sanpaulensis* from the southern Brazilian shelf (the relevant equations are given in text)

10% saline solution of formalin, were examined for food content. Fish were recognized from skin, scales, vertebrae, eye lenses, otoliths, spines, rays and bony fragments. Identification to genus or species and estimation of total length (TL) was mainly from otoliths by comparison with a reference collection available at the laboratory ashore. Cephalopods were recognized from beaks, gladii, suckers, arms, tentacles and the remains of the mantle. Identification to species was usually based on beaks and, when possible, dorsal mantle lengths (ML) of prey were estimated from relationships between beak rostral length and mantle length, also based on a reference collection. Crustacean remains were mainly parts of the exoskeletons,

appendages and eyes.

Stomach content analysis included the determination of relative frequency of occurrence of prey types ($FO = N_p/N_i$), where N_p is the number of stomachs containing a prey type and N_i is the total number of stomachs with food. These frequencies of grouped prey types were compared by Chi-squared test. Although comparisons of frequencies of occurrence of prey items or stomachs with and without food have inherent limitations (Hyslop 1980), this method is the usual choice in feeding studies in nature, especially for cephalopods, which mince their prey (Breiby and Jobling 1985, Collins *et al.* 1994, Ivanovic and Brunetti 1994, Rocha *et al.* 1994).

Potential predators

Predation on *Loligo sanpaulensis* was studied from the presence of beaks or partly digested specimens in the stomach contents of potential predators from the study area (Fig. 1). Besides observations by the current authors, data were obtained from the literature. Predators included fish and cephalopods caught over the shelf in fishing surveys with diverse gears, more than 100 penguins (*Spheniscus magellanicus*) found dead along the coast, and marine mammals stranded on beaches along the southern Brazilian coast or from incidental catches by gillnets in the coastal fishery.

The percentage frequency of occurrence of *L. sanpaulensis* was calculated for each predator as $\%FO = (N_i/N_c) \times 100$, where N_i is the number of stomachs containing long-finned squid and N_c is the total number of stomachs with food. The numbers of squid in individual stomachs were estimated from undigested specimens and from counts of the upper or lower beaks, whichever were the most numerous. The rostral lengths of upper (URL) and lower (LRL) beaks were measured in mm, following Clarke (1986).

To estimate the size of long-finned squid in the stomach contents, exponential relationships of the URL and LRL to dorsal mantle length ML and total mass (TM) were calculated from 75 reference specimens measuring from 13 to 192 mm and 0.3 to 151.0 g (Fig. 2). The relevant equations were

$$ML = 13.546e^{1.211URL} \quad (r = 0.959);$$

$$ML = 13.173e^{1.109LRL} \quad (r = 0.958);$$

$$TM = 0.3408e^{2.766URL} \quad (r = 0.952);$$

$$TM = 0.2768e^{2.659LRL} \quad (r = 0.953).$$

Estimates of the abundance of the main predators of

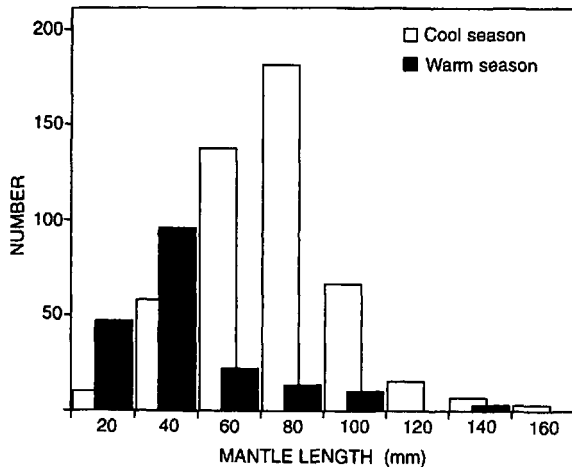


Fig. 3: Mantle length distribution of all *Loligo sanpaulensis* sampled

L. sanpaulensis in southern Brazil were obtained from two sources: catch per unit effort (*cpue*) and biomass estimates from six bottom trawl surveys performed between 1981 and 1983 (Haimovici *et al.* 1996) and commercial landing statistics in the period 1990–1994 (Haimovici *et al.* 1997).

RESULTS

Diet

From a total of 668 squid of 12–184 mm *ML* examined, 313 (46.8%) had food in their stomachs. In the warmer season (January–early June), most of the specimens were <60 mm *ML* (\overline{ML} = 54.1 mm, Fig. 3). In the cooler season (July–October), specimens up to 120 mm were common (\overline{ML} = 83.1, Fig. 3). Females had food in their stomachs more frequently (51.2%) than males (40.8%, $\chi^2_{v=1} = 6.93$, $p = 0.0085$). Fish occurred in 36.4% of stomachs with food, crustaceans in 23.3%, cephalopods in 6.4% and unidentified digested food in 38.3% (Table I). A single type of prey (fish, cephalopod or crustacean) was found in 92.2% of the stomachs with identifiable remains and a mixed diet of only two prey types in the remaining 7.8%. No significant differences were found in the percentages of prey categories between the sexes ($\chi^2_{v=2} = 5.84$, $p = 0.0587$), so data were pooled over sexes for further analysis.

The observed high occurrence of empty stomachs

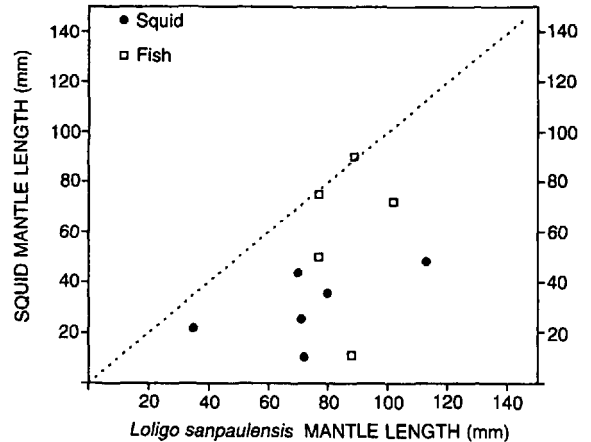


Fig. 4: Relationships between the size of *Loligo sanpaulensis* and the size of prey found in their stomachs

and unidentified digested food was probably attributable to the very high digestion rate (Bidder 1966, Lipiński 1987). Prey identification was very difficult because squid macerate prey during ingestion. Identified bony fish included only *Urophycis brasiliensis*, *Raneya fluminensis* and *Symphurus* sp. The cephalopod prey items were all squid, and included *Loligo sanpaulensis* with *ML* of 21.8–48.6 mm and a single specimen of *Illex argentinus* of 10 mm *ML*. Recognizable crustaceans were the shrimps *Artemesia longinaris* and *Pleoticus muelleri* (Table I). The *ML* and *TL* respectively of squid and fish eaten ranged from 12.5 to 101.1% of the predator's mantle length (Fig. 4).

The proportions of fish, cephalopods and crustaceans in the stomach contents and empty stomachs of different size groups of long-finned squid in the warm and cool seasons are shown in Figure 5. In the warm season the sizes of fish, cephalopods and crustaceans did not differ significantly with predator size (respectively $\chi^2_{v=3} = 0.389$, $p = 0.4367$; $\chi^2_{v=3} = 0.389$, $p = 0.9943$; $\chi^2_{v=3} = 6.673$, $p = 0.97475$). Crustaceans were the main prey of the squid *ML* range 20–80 mm, with %*FO* of 54.5–70, whereas fish and crustaceans were equally important for large squid (%*FO* = 44.4). In the cooler season, fish were the most frequent prey for all sizes of squid, increasing significantly with size from 16.7 to 46.1% ($\chi^2_{v=3} = 23.6$, $p = 0.0001$). The proportion of empty stomachs was not significantly different among sizes in the cooler season, but there was a significant difference in the warm season ($\chi^2_{v=4} = 24.2$, $p = 0.0001$).

Table I: Number of stomachs containing a given prey (n), percentage frequency of occurrence (%FO) and the length range of prey items in 313 *Loligo sanpaulensis* stomachs with food from the southern Brazilian shelf

Prey item	n	%FO	Length range (mm)
Osteichthyes	114	36.4	
<i>Symphurus</i> sp.	1	0.3	50–75
<i>Urophycis brasiliensis</i>	3	1.0	72
<i>Raneya fluminensis</i>	1	0.3	11–90
Unidentified Osteichthyes	109	34.8	
Crustacea	73	23.3	
<i>Artemesia longinaris</i>	11	3.5	
<i>Pleoticus muelleri</i>	10	3.2	
Unidentified Dendrobranchiata	24	7.7	
Unidentified Brachyura	1	0.3	
Unidentified Crustacea	27	8.6	
Cephalopoda	20	6.4	
<i>Illex argentinus</i>	1	0.3	10
<i>Loligo sanpaulensis</i>	10	3.2	22–49
<i>Loligo</i> sp.	2	0.6	
Unidentified Teuthoidea	7	2.2	
Digested, unidentified	120	38.3	

Predators

The presence of *Loligo sanpaulensis* in the diet of 47 potential predators was investigated, 35 of them from stomach contents examined by the authors. The diet of 31 of the potential predator species included *Loligo sanpaulensis* to some extent (Table II).

The %FO of *Loligo sanpaulensis* was highest (>20%) in the stomach contents of the La Plata dolphin *Pontoporia blainvillei*, the common dolphin *Delphinus delphis*, the fur seals *Arctocephalus australis*, *A. gazzella* and *A. tropicalis*, the penguin *Spheniscus magellanicus*, the benthic shark *Mustelus canis* and the benthic fish *Astroscopus sexpinosus* and *Percophis brasiliensis*. Frequencies between 5 and 20% were found in stomach contents of the benthic finfish *Helicolenus lahillei*, *Paralichthys isosceles*, *P. patagonicus* and *Urophycis mystacea*, and the demersal-pelagic fish *Merluccius hubbsi*. %FO was between 2 and 5% in the diet of the finfish *Cynoscion guatucupa*, *Macrodon ancylodon*, *Pagrus pagrus*, *Pomatomus saltatrix* and *Trichiurus lepturus*, species that feed at different levels of the water column. Cannibalism was rare, cephalopods identified as *Loligo sanpaulensis* being found in just 3.2% of the stomachs examined.

The size distribution of the long-finned squid in the diet of six predators for which data were available are shown in Figure 6: La Plata dolphin, found year-round, preyed on small to large long-finned squid with \bar{ML} of 92.7, 98.2, 104.0 and 115.9 mm respectively in winter, spring, autumn and summer. *Arctocephalus*

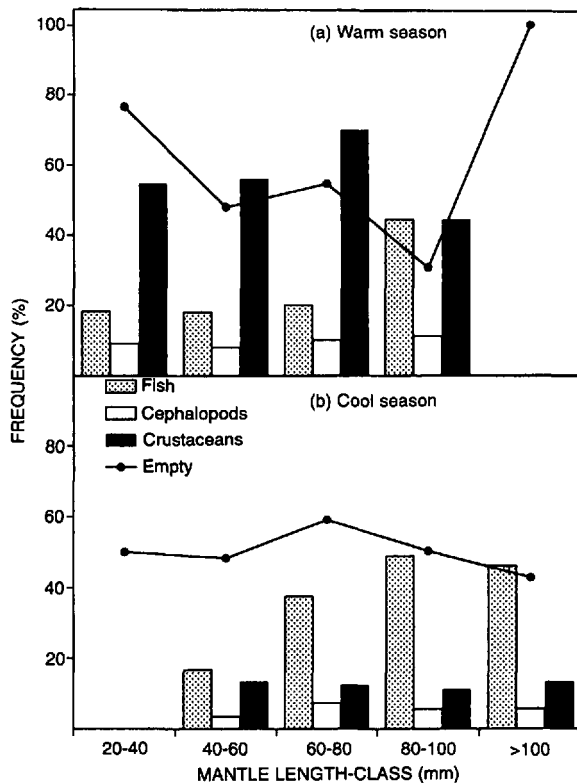


Fig. 5: Relative frequency of occurrence of fish, cephalopods and crustaceans in different ML classes of *Loligo sanpaulensis* from (a) the warm ($n = 80$) and (b) the cool ($n = 233$) seasons on the southern Brazilian shelf. The percentage frequency of occurrence of empty stomachs is also indicated

australis, sampled only in winter and spring, also preyed on small and large squid, but with a dominance of large ones ($\bar{ML} = 96.4$ mm). The penguin, which appears over the southern Brazilian shelf only in the cooler season, also preyed on small and large squid, with \bar{ML} in winter of 71.5 mm and in spring of 86.1 mm. The common dolphin *Delphinus delphis*, collected only in winter, preyed on small specimens ($\bar{ML} = 57.5$ mm) as did the demersal fish *Trichiurus lepturus* ($\bar{ML} = 54.7$ mm) and *Paralichthys patagonicus* ($\bar{ML} = 55.1$ mm).

Mean commercial landings, *cpues* and estimated abundance of the main fish on the southern Brazilian shelf that preyed upon *L. sanpaulensis* are shown in Table III. Species representing 83.7% of commercial landings and 70.6% of total catches in bottom trawl surveys fed to some degree on *L. sanpaulensis*, but only 9.4% of commercial landings and 10.7% of total

Table II: List of fish, cephalopods, penguins and marine mammals found on the southern Brazilian shelf that preyed on *Loligo sanpaulensis*. Number of stomachs with food examined and the source of data, the percentage of stomachs with *Loligo sanpaulensis* (%FO), numbers of squid per stomach, and their mantle length (ML) and total mass (TM) mean and range are indicated

Predator species	Number of stomachs examined and source of feeding data	<i>Loligo sanpaulensis</i> as prey			
		%FO	Number	Mean and range	
				ML (mm)	TM (g)
FISH					
<i>Astroscopeus seppinosus</i>	6 ¹	33.3	4-5	67.5 (37-93)	15.4 (3.6-30.3)
<i>Conger orbignyanus</i>	156 ¹	0.6	1	30	2.2
<i>Cynoscion guatucupa</i>	220 ¹	2.7	1	61.5 (40-72)	12.2 (4.3-16.7)
<i>Cynoscion jamaicensis</i>	78 ¹	1.3	1	33	2.7
<i>Galeorhinus galeus</i>	166 ¹	*	-	-	-
<i>Helicolenus lahillei</i>	33 ¹	6.1	1	44.0 (43-45)	5.3 (5.0-5.6)
<i>Macrondon ancylodon</i>	1 402 ²	3.8	-	-	-
<i>Merluccius hubbsi</i>	231 ¹	6.1	-	-	-
<i>Micropogonias furnieri</i>	194 ¹	1.0	1	26.4 (25-27)	1.6 (1.2-1.8)
<i>Mustelus canis</i>	51 ¹	27.5	1-2	61.9 (30-100)	14.0 (2.2-35.9)
<i>Pagrus pagrus</i>	362 ¹	*	1-4	47.2 (13-134)	6.2 (0.3-70.9)
<i>Paralichthys isosceles</i>	90 ¹	8.9	1-2	49.9 (32-73)	7.1 (2.5-17.3)
<i>Paralichthys orbignyanus</i>	308 ¹	0.6	3-4	16.2 (9-25)	0.5 (0.1-1.4)
<i>Paralichthys patagonicus</i>	290 ¹	8.6	1-2	55.1 (38-193)	8.9 (3.8-165.6)
<i>Percophis brasiliensis</i>	63 ¹	36.5	1-2	62.9 (20-140)	9.9 (0.8-78.5)
<i>Pomatomus saltatrix</i>	164 ¹	3.7	-	-	-
<i>Porichthys porosissimus</i>	133 ¹	0.8	1	70.7	16.0
<i>Sympterigia acuta</i>	1 510 ³	*	-	-	-
<i>Sympterigia bonapartei</i>	809 ³	*	-	-	-
<i>Trichiurus lepturus</i>	490 ¹	4.9	1-4	54.7 (20-182)	8.8 (0.8-144.5)
<i>Umbrina canosai</i>	726 ¹	0.1	-	-	-
<i>Urophycis brasiliensis</i>	663 ¹	1.4	1	49.0 (23-85)	8.6 (1.3-22.4)
<i>Urophycis mystacea</i>	58 ¹	5.2	1-2	69.4 (51-83)	15.0 (7.1-21.6)
CEPHALOPODS					
<i>Loligo sanpaulensis</i>	313 ¹	3.2	1	35.0 (22-49)	3.1 (1.1-6.8)
<i>Illex argentinus</i>	363 ¹	1.7	1-2	40.5 (36-46)	3.8 (3.3-5.9)
PENGUINS					
<i>Spheniscus magellanicus</i>	120 ¹	66.7	1-220	74.4 (25-190)	18.0 (1.4-159.7)
MARINE MAMMALS					
<i>Pontoporia blainvillei</i>	361 ^{4,1}	51.0	1-180	98.7 (33-188.5)	34.8 (2.5-163.6)
<i>Arctocepalus australis</i>	15 ¹	93.3	1-6	96.4 (45-171)	32.9 (5.6-125.0)
<i>Arctocepalus gazzella</i>	3 ¹	33.3	1	105	40.2
<i>Arctocepalus tropicalis</i>	12 ¹	33.3	1-4	83.9 (58-134)	23.8 (10.1-70.9)
<i>Delphinus delphis</i>	3 ¹	100.0	13-30	57.5 (36-113)	9.9 (3.3-47.7)

* Numbers not reported

¹ Present study

²Juras and Yamaguti (1985)

³Queiroz (1986)

⁴Pinedo (1982)

survey catches had long-finned squid at a value >5% FO in their stomach contents (Fig. 7).

DISCUSSION

The diet of *Loligo sanpaulensis*, consisting mainly of fish and crustaceans, and to a lesser extent squid, was basically similar to the diet of other loliginids (Karpov and Cailliet 1979, Lipiński 1987, Collins *et*

al. 1994, Rocha *et al.* 1994, Coelho *et al.* 1997). The present results are consistent with those obtained by Andriquetto (1989) for the same species in the region, although there were some differences, e.g. the relatively greater importance of crustaceans in the warmer season than found by Andriquetto. This difference should be interpreted with caution, because most of the current summer samples were obtained from a shrimp-directed fishery.

Only three fish species preyed on by long-finned squid could be identified from their otoliths: *Symphu-*

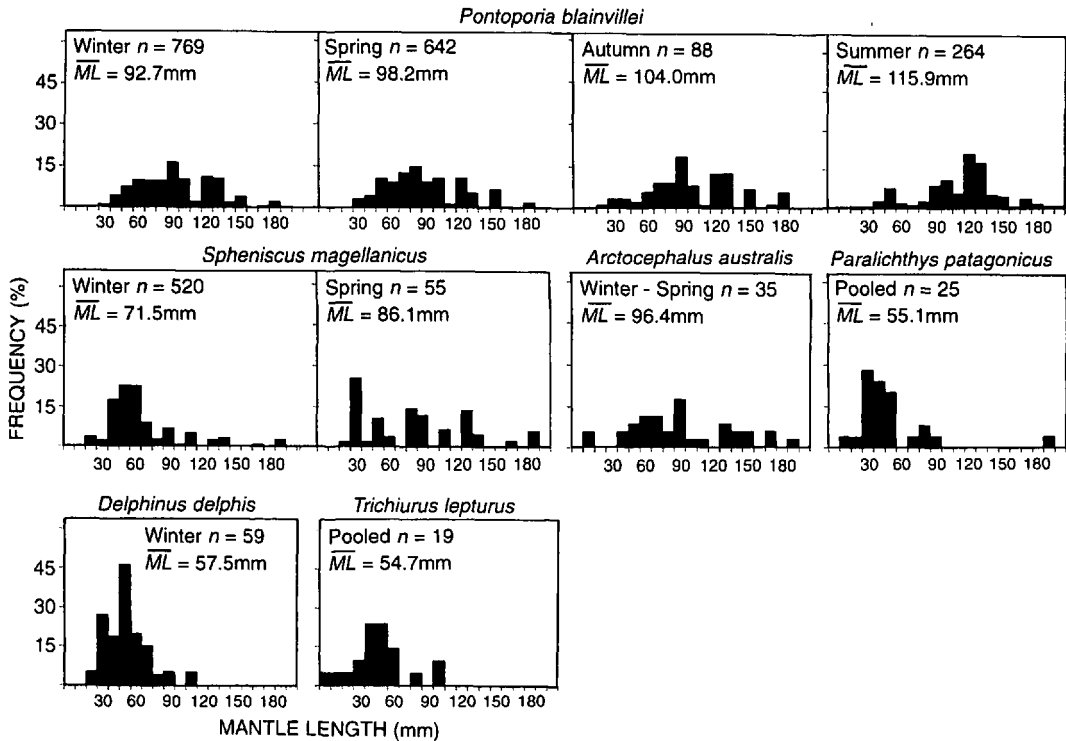


Fig. 6: Mantle length (ML) distribution of *Loligo sanpaulensis* in the stomach contents of *Pontoporia blainvillei*, *Spheniscus magellanicus*, *Delphinus delphis*, *Arctocephalus australis*, *Trichiurus lepturus* and *Paralichthys patagonicus* from the southern Brazilian shelf (n = number of specimens of *Loligo sanpaulensis*)

rus sp., *Urophycis brasiliensis* and *Raneya fluminensis*, all of which are uncommon benthic fish (Haimovici *et al.* 1996). They cannot be assumed to be representative of the diet of long-finned squid, because only seven otolith pairs recovered from 5 of the 114 stomachs containing fish remains could be identified to that level. However, their occurrence is an indication that *Loligo sanpaulensis* feeds near the bottom. The two shrimps identified in the stomach contents, *Artemesia longinaris* and *Pleoticus muelleri*, are also benthic organisms and are abundant from spring to summer in coastal waters (Ruffino 1991). Squid were not frequently found in the diet of *Loligo sanpaulensis* and cannibalism did not appear to be important off southern Brazil. Cannibalism in loliginids is usually associated with limited food resources or crowded conditions, such as on spawning grounds, and its frequency of occurrence increases with size and maturation (Fields 1965, Karpov and Cailliet 1979, Amaratunga 1983, Lipiński 1987). *Loligo sanpaulensis* does not form dense aggregations (An-

driguetto and Haimovici 1991), probably explaining the low incidence of cannibalism observed.

Illex argentinus only preyed occasionally on *Loligo sanpaulensis* (%FO = 1.7), because the overlapping distribution of the two species is restricted to larger juveniles over the outer shelf in winter and spring (Haimovici and Perez 1991b). Predation by *Loligo sanpaulensis* on *Illex argentinus* was even less important (%FO = 0.3). Therefore, it is concluded that trophic interactions between the two dominant squid of southern Brazil waters are not important. A different picture can be drawn for the northern and southern shelf of Argentina, where the distribution of *Illex argentinus* overlaps respectively with *Loligo sanpaulensis* and *Loligo gahi* and predation on these species reaches 5.2 and 13.1% FO respectively (Table I in Ivanovic and Brunetti 1994).

Although few data on prey size were obtained, the finding of predation on fish species with a TL as large as the predator's ML is in agreement with that described for other *Loligo* species (Rocha *et al.* 1994).

Table III: Mean landings from the shelf fisheries, 1990–1994, and the mean *cpue* and biomass range estimates from bottom trawl surveys, 1981–1983, for some of the most important fish of the southern Brazilian shelf that preyed on *Loligo sanpaulensis* and their main prey

Predator species	Mean landings ('000 tons)*	Mean <i>cpue</i> (kg·h ⁻¹)*	Estimated biomass ('000 tons)†	Main prey	Source of feeding data
<i>Loligo sanpaulensis</i>	0.1	(4.4)‡	(1.2–3.5)‡	Benthic fish and crustaceans	This study
<i>Cynoscion guatucupa</i>	8.8	183.6	36.7–325.2	Benthic and pelagic fish, crustaceans	Vieira (1990)
<i>Macrodon ancylodon</i>	4.0	25.17	1.8–20.7	Shrimps, benthic fish and <i>L. sanpaulensis</i>	Juras and Yamaguti (1985)
<i>Pagrus pagrus</i>	0.3	0.83	–	Demersal fish, benthic invertebrates, cephalopods	Capitoli and Haimovici (1993)
<i>Mustelus canis</i>	Not recorded	9.0	–	Benthic crustaceans, <i>L. sanpaulensis</i> and fish	Unpublished data
<i>Paralichthys isosceles</i>	Not recorded	0.5	–	Benthic crustaceans, fish and cephalopods	Unpublished data
<i>Paralichthys</i> spp.	1.4	3.3	–	Benthic crustaceans, fish and cephalopods	Carneiro (1995)
<i>Percophis brasiliensis</i>	0.2	0.7	–	Benthic fish, <i>L. sanpaulensis</i> and crustaceans	Unpublished data
<i>Pomatomus saltatrix</i>	3.5	0.2	–	Pelagic fish and crustaceans	Haimovici and Krug (1992)
<i>Trichiurus lepturus</i>	0.4	43.9	3.1–37.8	Benthic and pelagic crustaceans, fish and cephalopods	Martins (1992)
Total demersal shelf fisheries	49.2				
Total pelagic shelf fisheries	8.9				

* From Haimovici *et al.* (1997)† From Haimovici *et al.* (1996)

‡ From Andriquetto and Haimovici (1991)

Among the predators of *Loligo sanpaulensis*, the La Plata dolphin *Pontoporia blainvillei* is probably the one that relies on it extensively. This small dolphin lives in coastal waters of Argentina, Uruguay and Brazil and, in all three regions, *L. sanpaulensis* is part of its diet (Brownell 1975, Pinedo 1982, Perez *et al.* 1996). It also appears to select the larger squid, because the average size of squid preyed on by this dolphin was bigger than those found during surveys, especially in summer, where the *ML* found by Andriquetto and Haimovici (1991) was 58.4 mm. The impact of the La Plata dolphin on the long-finned squid along southern Brazil must be considerable, because recent aerial surveys have estimated the dolphin population at about 4 400 animals between 29 and 34°S (E. Secchi, Museu Oceanográfico de Rio Grande, Brazil, pers. comm.).

The penguin *Spheniscus magellanicus* includes this squid among its main prey in the study area (Azevedo and Schieller 1991). Considerable numbers of one-year-old juvenile penguins from breeding grounds along the Patagonian coast reach the continental shelf of southern Brazil during winter and spring and frequently are found dead along the coast after storms (Vooren 1997). Penguins do not appear to be size-selective for the long-finned squid, because the size

distribution in the stomach contents did not differ from that found by Andriquetto and Haimovici (1991) for winter and spring.

Young fur seals *Arctocephalus australis*, from breeding grounds off Uruguay, as well as vagrant adult males of *A. gazzella* and *A. tropicalis* from the Antarctic Convergence, reach southern Brazil in winter (Pinedo *et al.* 1992). All three species prey on *Loligo sanpaulensis*, with preference for larger specimens. These fur seals do not occur in large numbers in the region and their impact on the long-finned squid is therefore probably small.

Among fish that prey on long-finned squid, the benthic shark *Mustelus canis* and the ambushing finfish *Paralichthys* spp., *Percophis brasiliensis* and *Astroscopus sexpinosus* always feed near the bottom, whereas other bony fish that prey on *Loligo sanpaulensis* feed both near the bottom and in the water column (Juras and Yamaguti 1985, Vieira 1990, Haimovici and Krug 1992, Martins 1992, Carneiro 1995).

The long-finned squid appears to be more important in the diet of the bottom-feeding fish but, except for the flatfish, these are not abundant: <9.4% of commercial landings and 10.7% of the total catches in bottom trawl surveys. In contrast, it was only of secondary

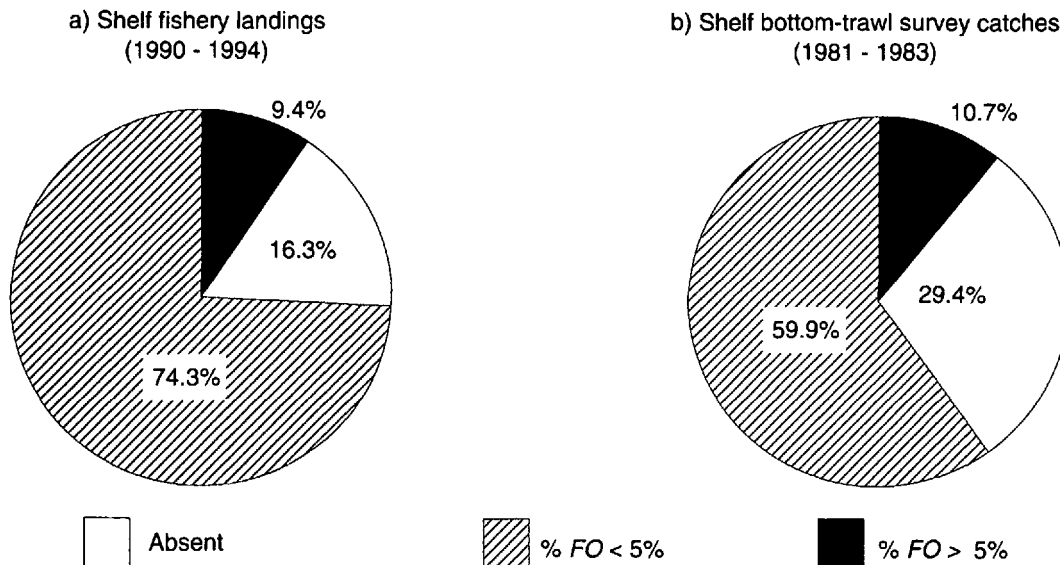


Fig. 7: Percentage distribution of predatory fish sampled from each of two time-period-specific sources by intensity of predation on *Loligo sanpaulensis*, as reflected by percentage frequency of occurrence (%FO) in predator stomachs – (a) commercial landings (after Haimovici *et al.* 1997), (b) bottom trawl survey catches (after Haimovici *et al.* 1996)

importance to demersal-pelagic species, including the cutlassfish *Trichiurus lepturus* and the weakfish *Cynoscion guatucupa* and *Macrodon ancylodon*, that represent 74.3% of commercial landings and 59.5% of the total catch in bottom trawl surveys. Therefore, despite the fact that *Loligo sanpaulensis* was a prey of secondary importance for demersal and pelagic finfish that feed in the water column, the total predation on long-finned squid by these species may be more important than the total predation by bottom-feeding fish, marine mammals and penguins combined, because the former group is far more abundant.

An analysis of midwater trawl surveys by Mello *et al.* (1992) found that *Loligo sanpaulensis*, *Trichiurus lepturus* and *Cynoscion guatucupa* form part of the main nektonic assemblages of the region. This association suggests that *Loligo sanpaulensis* ascends in the water column, probably at night, where it probably feeds and is preyed upon (Mello *et al.* 1992). On the other hand, the occurrence of demersal-benthic species in the stomach contents of long-finned squid and its presence in the stomach contents of several benthic predators indicates a strong connection of this squid with the sea bed, as also observed by other authors for this species off Argentina (Castellanos 1967) and also other species of the genus (Karpov and Cailliet 1979, Lipiński 1987).

It can be concluded that *L. sanpaulensis* over the southern Brazilian shelf occupies an intermediary level in the pelagic and benthic foodwebs, because it feeds and is eaten in the water column and on the sea bed. It also seems to play an important role in those foodwebs because it is preyed upon by high-level predators such as marine mammals and penguins and by several of the most abundant fish species found there.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Drs E. G. Dawe (Department of Fisheries and Oceans, St Johns, Canada) and M. J. Smale (Port Elizabeth Museum) for their critical comments on the manuscript and the Ministry of Education of Brazil – CAPES (RAS) and the Brazilian Research Council – CNPq (MH) for financial support.

LITERATURE CITED

- AMARATUNGA, T. 1983 — The role of cephalopods in the marine ecosystem. In *Advances in Assessment of World Cephalopod Resources*. F.A.O. Fish. tech. Pap. 231: 379–412.

- ANDRIGUETTO, J. M. 1989 — Abundância, distribuição, hábitos alimentares e ciclo reprodutivo de *Loligo sanpaulensis* Brakonjecki, 1984 (Cephalopoda, Myopsida) na plataforma costeira e talude superior do Rio Grande do Sul, Brasil. M.Sc. thesis, Universidade Federal Paraná, Curitiba-PR, Brazil: 115 pp.
- ANDRIGUETTO, J. M. and M. HAIMOVICI 1991 — Abundance and distribution of *Loligo sanpaulensis* Brakonjecki, 1984 (Cephalopoda, Loliginidae) in southern Brazil. *Scientia Mar., Barcelona* 55(4): 611–618.
- AZEVEDO, T. R. and A. SCHIELER 1991 — Notes on the diet and the ingestion of plastic material by Magellanic penguin *Spheniscus magellanicus* Santa Catarina Island and mainland (Brazil). *Rapp. Unit. Doc. Zoologie Serv. Ethol. Psic. Anim. Univ. Liège, Belgique* 457: 8 pp. (mimeo).
- BIDDER, A. M. 1966 — Feeding and digestion in cephalopods. In *Physiology of Mollusca* 2. Wilbur, K. M. and C. M. Yonge (Eds). London; Academic Press: 97–124.
- BREIBY, A. and M. JOBLING 1985 — Predatory role of the flying squid (*Todarodes sagittatus*) in north Norwegian waters. *NAFO scient. Coun. Stud.* 9: 125–132.
- BROWNELL, R. L. 1975 — Progress report on the biology of the Franciscana dolphin, *Pontoporia blainvillei*, in Uruguayan waters. *J. Fish. Res. Bd Can.* 32(7): 1073–1078.
- CAPITOLI, R. R. and M. HAIMOVICI 1993 — Alimentación del besugo (*Pagrus pagrus*) en el extremo sur de Brasil. *Frente mar., Sec. A* 14: 81–86.
- CARNEIRO, M. H. 1995 — Reprodução e alimentação dos linguados *Paralichthys patagonicus* e *P. orbignyanus* (Pleuronectiformes: Bothidae), no Rio Grande do Sul, Brasil. M.Sc. thesis, Universidade do Rio Grande, Brazil: 80 pp.
- CASTELLANOS, Z. J. A. de 1967 — Contribución el estudio biológico de *Loligo brasiliensis* Bl. *Bol. Inst. Biol. Mar.* 14: 35 pp.
- CLARKE, M. R. (Ed.) 1986 — *A Handbook for the Identification of Cephalopod Beaks*. Oxford; Clarendon: xiii + 273 pp.
- CLARKE, M. R. 1987 — Cephalopod biomass-estimation from predation. In *Cephalopod Life Cycles. 2. Comparative Reviews*. Boyle, P. R. (Ed.). New York; Academic Press: 221–237.
- CLARKE, M. R. (Ed.) 1996 — The role of cephalopods in the world's oceans. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 351B: 977–1112.
- COELHO, M., DOMINGUES, P., BALGUERÍAS, E., FERNANDEZ, M. and J. P. ANDRADE 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). *Fish. Res.* 29(3): 245–255.
- COLLINS, M. A., DE GRAVE, S., LORDAN, C., BURNELL, G. M. and P. G. RODHOUSE 1994 — Diet of the squid *Loligo forbesi* Steentrup (Cephalopoda: Loliginidae) in Irish waters. *ICES J. mar. Sci.* 51(3): 337–344.
- FIELDS, W. G. 1965 — The structure, development, food relations, reproduction, and life history of the squid *Loligo opalescens* Berry. *Fish Bull. Calif.* 131: 108 pp.
- GARCIA, C. A. E. 1997 — Physical oceanography. In *Subtropical Convergence Environments. The Coast and Sea in the Southwestern Atlantic*. Seeliger, U., Odebrecht, C. and J. P. Castello (Eds). Berlin; Springer: 94–96.
- HAIMOVICI, M., CASTELLO, J. P. and C. M. VOOREN 1997 — Fisheries. In *Subtropical Convergence Environments. The Coast and Sea in the Southwestern Atlantic*. Seeliger, U., Odebrecht, C. and J. P. Castello (Eds). Berlin; Springer: 183–196.
- HAIMOVICI, M. and L. C. KRUG 1992 — Alimentação e reprodução da enchova *Pomatomus saltatrix* no litoral sul do Brasil. *Revta brasil. Biol.* 52(3): 503–513.
- HAIMOVICI, M., MARTINS, A. S. and P. C. VIEIRA 1996 — Distribuição e abundância de peixes teleosteos demersais sobre a plataforma continental do sul do Brasil. *Revta brasil. Biol.* 56(1): 27–50.
- HAIMOVICI, M. and J. T. MENDONÇA 1996 - Análise da pesca de arrasto de tangones de peixes e camarões no Sul do Brasil. Período 1989-1994. *Atlântica* 18: 143–160.
- HAIMOVICI, M. and J. A. A. PEREZ 1991a — Coastal cephalopod fauna of southern Brazil. *Bull. mar. Sci.* 49(1–2): 221–230.
- HAIMOVICI, M. and J. A. A. PEREZ 1991b — Abundância a distribuição de cefalópodes em cruzeiros de prospeção pesqueira demersal na plataforma externa e talude continental do sul do Brasil. *Atlântica* 13(1): 189–200.
- HYSLOP, E. J. 1980 — Stomach contents analysis — a review of methods and their application. *J. Fish Biol.* 17(4): 411–429.
- IVANOVIC, M. and N. E. BRUNETTI 1994 — Food and feeding of *Illex argentinus*. *Antarctic Sci.* 6(2): 185–193.
- JURAS, A. A. and N. YAMAGUTI 1985 — Food and feeding habits of king weakfish, *Macrondon ancylodon* (Bloch & Schneider, 1801) caught in the southern coast of Brazil (Lat. 29° to 32°S). *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo* 33(2): 149–157.
- KARPOV, K. A. and G. M. CAILLIET 1979 — Prey composition of the market squid, *Loligo opalescens* Berry, in relation to depth and location of capture, size of squid, and sex of spawning squid. *Rep. Calif. coop. oceanic Fish. Invest.* 20: 51–57.
- LIPÍŃSKI, M. R. 1987 — Food and feeding of *Loligo vulgaris reynaudii* from St Francis Bay, South Africa. In *The Benguela and Comparable Ecosystems*. Payne, A. I. L., Gulland, J. A. and K. H. Brink (Eds). *S. Afr. J. mar. Sci.* 5: 557–564.
- MARTINS, A. S. 1992 — Bioecologia do peixe-espada *Trichiurus lepturus* Linnaeus, 1758 no sul do Brasil. M.Sc thesis, Universidade do Rio Grande, Brazil: 149 pp.
- MELLO, R. M., CASTELLO, J. P. and K. M. F. FREIRE 1992 — Asociación de especies pelágicas marinas en el sur de Brasil durante invierno y primavera. *Frente mar., Sec. A* 11: 63–70.
- NIXON, M. 1987 — Cephalopod diets. In *Cephalopod Life Cycles. 2. Comparative Reviews*. Boyle, P. R. (Ed.). London; Academic Press: 201–219.
- O'DOR, R. K. and M. J. WELLS 1987 — Energy and nutrient flow (cephalopods). In *Cephalopod Life Cycles. 2. Comparative Reviews*. Boyle, P. R. (Ed.). London; Academic Press: 109–133.
- PEREZ, J. E., GINGARELLI, M., BEILIS, A. and J. CORCUERA 1996 — Alimentación del delfín franciscana en el sur de la provincia de Buenos Aires, Argentina. In *Anales VII Reunión de Trabajo de Especialistas en Mamíferos Acuáticos de América del Sur*: p. 91.
- PINEDO, M. C. 1982 — Análise dos conteúdos estomacais de *Pontoporia blainvillei* (Gervais & D'Orbigny, 1844) e *Tur-siops gephyreus* (Lahille, 1908) (Cetacea, Platanistidae e Delphinidae) na zona estuarial e costeira de Rio Grande, RS, Brasil. M.Sc thesis, Universidade do Rio Grande, Brazil: 95 pp.
- PINEDO, M. C., ROSAS, F. C. W. and M. MARMONTEL 1992 — *Cetáceos e Pinípedes do Brasil*. Manaus, UNEP/Fundação Universidade de Amazonas: 213 pp.
- QUEIROZ, E. L. 1986 — Estudo comparativo da alimentação de *Sympterigia acuta* Garman, 1877 e *S. bonapartei* Müller y Henle, 1841 (Pisces: Rajiformes) com relação a distribuição, abundância morfológica e reprodução, nas águas litorâneas do Rio Grande do Sul, Brasil. M.Sc thesis, Universidade do Rio Grande, Brazil: 326 pp.
- ROCHA, F., CASTRO, B. G., GIL, M. S. and A. GUERRA 1994 — The diets of *Loligo vulgaris* and *Loligo forbesi* (Cephalopoda: Loliginidae) in Northwestern Spanish At-

- lantic waters. *Sarsia* **79**(2): 119–126.
- ROPER, C. F. E., SWEENEY, M. J. and C. E. NAUEN 1984 — F.A.O. species catalogue. Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries. *F.A.O. Fish. Synop.* **125**(3): 277 pp.
- RUFFINO, M. L. 1991 — Dinâmica populacional do camarão *Artemesia longinaris* Bate, 1888 (Decapoda: Penaeidae) do sul do Brasil. M.Sc. thesis, Universidade do Rio Grande, Brazil: 96 pp.
- VIEIRA, P. J. C. 1990 — Biologia populacional de *Cynoscion striatus* (Pisces: Scianidae) no litoral sul do Brasil. M.Sc. thesis, Universidade do Rio Grande, Brazil: 81 pp.
- VOOREN, C. M. 1997 — Sea and shore birds. In *Subtropical Convergence Environments. The Coast and Sea in the Southwestern Atlantic*. Seeliger, U., Odebrecht, C. and J. P. Castello (Eds) Berlin; Springer: 154–159.

ANEXO II

Santos, R.A. & Haimovici, M. 1997. Food and feeding of the short-finned squid *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) off southern Brazil. *Fisheries Research* 33: 139-147.

Food and feeding of the short-finned squid *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) off southern Brazil

Roberta Aguiar Santos ^{*,1}, Manuel Haimovici ²

Fundação Universidade do Rio Grande, Depto. de Oceanografia, Cx.P. 474, Rio Grande 96201-900, RS, Brazil

Accepted 28 July 1997

Abstract

Diet and feeding habits of the short-finned squid *Illex argentinus* were studied from the analysis of 729 stomachs of juveniles, subadults and adults caught with trawls on the continental shelf and slope off southern Brazil (26°35'S–34°31'S) from 1981 to 1992. Food, in different degrees of digestion, was found in 363 stomachs (49.8%). Feeding activity occurred at day and night and seemed to be most intense at dusk and early night. The proportion of stomachs with food increased with size and sexual maturity. Fish occurred in 43.8%, cephalopods in 27.5% and crustaceans in 18.7% of the stomachs with food. Identified prey included the fish *Diaphus dumerilii*, *Maurolicus muelleri* and *Merluccius hubbsi*, the cephalopods *I. argentinus*, *Loligo sunpaulensis*, *Spirula spirula*, *Semirossia tenera* and *Eledone gaucha* and the crustaceans *Oncaea media* and *Euphausia* sp. The occurrence of fish increased with squid size, but both cephalopods and crustaceans were equally important for all sizes. Cannibalism was observed at all sizes. The overall low proportion of stomachs with food, the high rate of cannibalism and the low frequency of occurrence of crustaceans for the juveniles and subadults in all seasons, but particularly in the summer and autumn, may reflect a limited availability of food in the region. If this is true, the main nursery grounds for the spawners off southern Brazil are likely to be off the Rio de La Plata Front or in the offshore confluence between the Brazil and Malvinas Currents, where primary and secondary production is higher than off southern Brazil. © 1997 Elsevier Science B.V.

Keywords: Cephalopoda; Squids; *Illex argentinus*; Feeding; Brazil; Southwestern Atlantic

1. Introduction

The short-finned squid *Illex argentinus* is distributed in the southwestern Atlantic Ocean (Roper et al., 1984) (Fig. 1) and has supported the most important squid fishery in the world in recent years

(FAO, 1995). Most of the information available on this species refers to the southern range of its distribution, where this squid is exploited (reviewed by Haimovici et al., in press). In southern Brazil, no commercial fishery for the short-finned squid has developed, but this species is frequently found in the stomach contents of both demersal and pelagic fishes of the upper slope and adjacent oceanic waters (Zavala-Camin, 1981; Santos, 1992) and large catches have been taken occasionally in bottom trawl surveys (Yesaki et al., 1976; Haimovici and Perez, 1990).

^{*} Corresponding author. Pós-graduação em Oceanografia biológica; e-mail: posras@super.furg.br

¹ Tel.: +55 532 30 1900 (r. 242); fax: +55 532 30 2126.

² Tel.: +55 532 30 2000 (r. 142); fax: +55 532 30 2126.

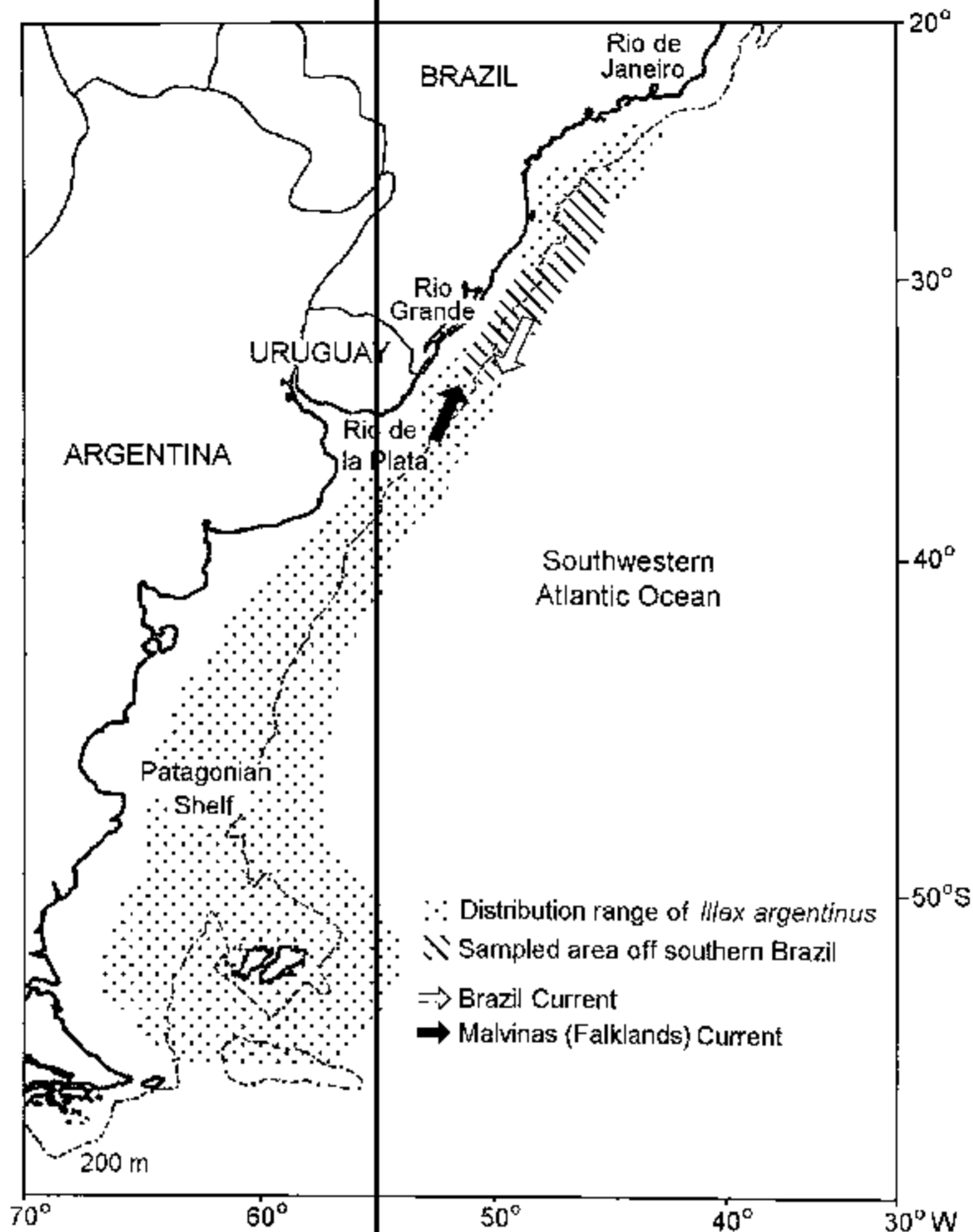


Fig. 1. Map showing the distribution range of *I. argentinus* and the area where the short-finned squids were sampled off southern Brazil.

Despite the lack of a commercial fishery targeting *I. argentinus* in southern Brazil, samples of juveniles and adults from incidental catches were obtained from bottom and midwater trawl surveys and plankton surveys, between 1980 and 1992. These samples allowed the study of the distribution and feeding of paralarvae (Haimovici et al., 1995; Vidal and Haimovici, in press), distribution of juveniles to adults (Haimovici and Perez, 1990), reproduction (Santos and Haimovici, 1997), predation and helminth parasites of the digestive tract (Santos and Haimovici, unpublished data). The comparison of several aspects of the life cycle and population dynamics of *I. argentinus* from different regions suggested that offspring produced off southern Brazil

contribute to recruitment to the south off Uruguay and Argentina. *I. argentinus* is known to spawn in winter and spring along the western boundary of the Brazil–Malvinas (Falklands) Currents confluence (Haimovici et al., in press). Despite the presence of spawners and the large number of rhyngoteuthion paralarvae caught in plankton surveys in winter and spring off southern Brazil, juveniles were not correspondingly abundant in the following months. We hypothesise that the availability of food in the warm waters of the Brazil Current in southern Brazil is insufficient to sustain large numbers of fast growing organisms, such as ommastrephid squids, and may force young squids to migrate to colder waters of higher productivity. A similar pattern is found in the

northwestern Atlantic with *I. illecebrosus*, for which highest abundance occurs at highest latitudes associated with highly productive cold water Currents (Hatanaka et al., 1985; O'Dor and Balch, 1985; Dawe and Brodziak, in press). To test this hypothesis, the diet and feeding of juveniles to adults short-finned squids in different seasons from southern Brazil were studied and compared with those from Argentina investigated by Koronkiewicz (1986) and Ivanovic and Brunetti (1994). Thus, this paper is aimed at improving our understanding of the trophic relations of *I. argentinus* in southern Brazil and explains some aspects of its distribution pattern.

2. Materials and methods

Squids were caught on the shelf and upper slope off southern Brazil between the latitudes of 26°35'S and 34°31'S (Fig. 1) in bottom and pelagic trawl surveys by the R/V 'Atlântico Sul' and from occasional catches by commercial trawlers off Rio Grande do Sul, from 1981 to 1992. The samples were either frozen or fixed in saline solution of formalin (10%) neutralised with borax and then preserved in ethanol (70%).

Analysis of squid specimens included determination of dorsal mantle length (ML, mm) and total weight (TW, g). Sex and maturity stage were assigned following the 8 stage scale of Brunetti (1990). Stages were subsequently grouped into immature, maturing, fully mature and spent.

Stomachs were examined for food content and the degree of digestion was recorded based on a four stage scale varying from undigested (1) to milky, fully digested food (4). Bony fishes were recognised from scales, vertebrae, spines, other bony fragments and otoliths and identified to the lower possible taxon. Total lengths (TL) of fishes identified to species were estimated from otolith length–total length relationships from a regional reference collection of otoliths available at our laboratory. Recognisable remains of cephalopods in stomachs included beaks, gladii, lenses, suckers, hooks, remains of mantle, arms and tentacles. Identification to species was usually based on beaks, and when possible, mantle lengths (ML) of cephalopod prey were estimated from beak rostral length–mantle length rela-

tionships from a regional reference collection of beaks available also at our laboratory. Crustaceans were recognised from remains of exoskeletons, appendages and eyes.

Diel changes in feeding intensity were analysed by comparing the rates between the numbers of stomachs with relatively undigested versus digested food and the occurrence of empty stomachs versus stomachs containing food. The samples were grouped into 4 h intervals between 0600 h and 0200 h.

Stomach content analysis was based in the relative frequency of occurrence ($FO = N_i/N_t$), where N_i is the number of stomachs with one type of prey and N_t is the total number of stomachs with any kind of content and compared between size groups or seasons using χ^2 test. Comparisons of occurrence of prey items in stomachs or of stomachs with and without food have inherent limitations (Hyshop, 1980), particularly for cephalopods which mince their prey and frequently discard hard parts useful for identification. This approach may lead to an underestimate of fish because the volume of ingested food is not considered and because small pieces of hard parts of squid and crustaceans are more likely to be recognised for longer time after ingestion than muscular tissue of fish. Unfortunately there are no simple alternative approaches and this method is the usual choice for squid feeding studies in nature (Breiby and Jobling, 1985; Ivanovic and Brunetti, 1994; Collins et al., 1994; Rocha et al., 1994).

3. Results

3.1. Feeding intensity and diet

From a total of 729 squids of 37 to 356 mm ML examined, 363 (49.8%) had food in their stomachs. The percentage of stomachs with food was significantly higher for females (58.2%) than for males (49.4%) ($\chi^2_{v=1} = 5.41$; $P = 0.020$). The prey categories found were fishes, which occurred in 43.8% of stomachs, cephalopods in 27.5%, crustaceans in 18.7% and unidentified digested food in 27.8% of the stomachs with food (Table 1). A single type of prey (fish, cephalopod or crustacean) was present in 78.6% of the stomachs with identifiable contents, 17.9% contained two and in 3.4% there were the

Table 1

Number of occurrence (N), percentage of occurrence (FO%) and length range of prey items in 363 stomach with food of *L. argentinus* (ML 34 to 356 mm)

Prey item	N	FO%	Prey length range (mm)
Osteichthyes	159	43.80	
<i>Diaphus dumerilii</i>	6	1.65	47-81
<i>Maurilicus muelleri</i>	7	1.93	34-58
<i>Merluccius hubbsi</i>	7	1.93	39-108
Unidentified osteichthyes	142	39.12	
Crustacea	68	18.73	
Unidentified calanoid Copepoda	3	0.83	
<i>Oncaea media</i>	1	0.28	
Mysidacea	1	0.28	
<i>Euphausia</i> sp.	9	2.48	
Unidentified Decapoda	8	2.20	
Unidentified Crustacea	46	12.67	
Cephalopoda	100	27.55	
Unidentified Teuthoidea	58	15.98	
Enoploteuthidea	3	0.83	
<i>L. argentinus</i>	28	7.71	17-131
<i>Loligo sanpaulensis</i>	6	1.65	36-46
<i>Semirossia tenera</i>	1	0.28	20
<i>Spirula spirula</i>	1	0.28	
<i>Eledone gaucha</i>	1	0.28	43-48
<i>Eledone</i> sp.	2	0.55	
Digested food	101	27.82	

three recognisable types. No significant differences in mixture of diet was found between the sexes ($\chi^2_{1-2} = 1.83$; $P = 0.401$) thus, data of both sexes were pooled for further analysis.

Otoliths were rare, probably because when squid fed on fishes, except small ones, they discarded the head (Breiby and Jobling, 1985). Otolith from only three fish prey species were found and identified as: *Merluccius hubbsi*, *Maurilicus muelleri* and *Diaphus dumerilii* (Table 1).

Unidentified Teuthoidea was the most frequently occurring category of cephalopod. Cannibalism was difficult to quantify because many cephalopods could not be identified to species, but among those identified, 67% were *L. argentinus* with ML ranging from 17 to 131 mm (Table 1).

Crustaceans in most cases, could not be further identified. Calanoid copepods, one species of cyclopoid, *Oncaea media* and the euphausiid *Euphausia* sp. were recognised. Uropods of mysids and remains of decapods were found in several stomachs (Table 1).

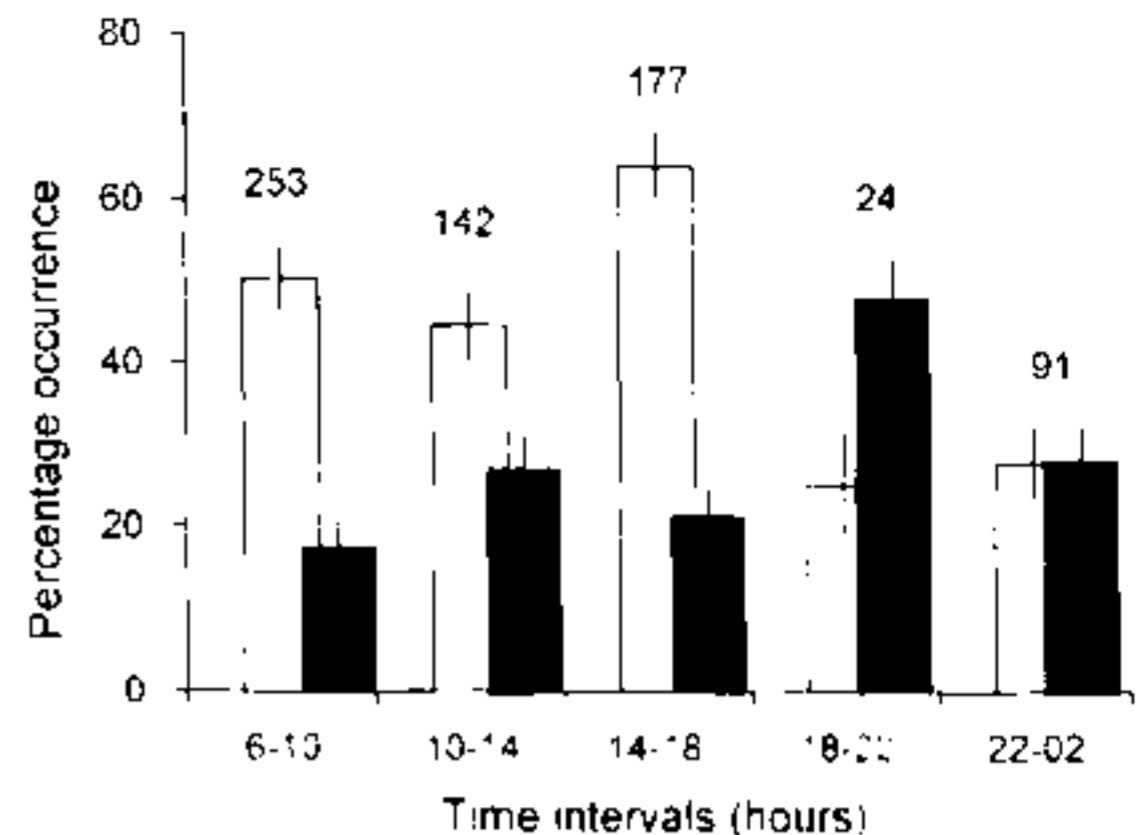


Fig. 2. Diel variation in the feeding of *L. argentinus*. White: empty stomachs; Black: stomachs with relatively undigested food. Lines indicate 95% confidence intervals and the numbers above the bars the number of specimens in each time interval.

The highest rate of relatively undigested food was observed at dusk and early night (1800-2200 h) but the differences among time intervals were not significant ($\chi^2_{4} = 6.79$; $P = 0.147$) (Fig. 2). The highest proportion of empty stomachs occurred from the early morning to the afternoon (0600-1800 h) and

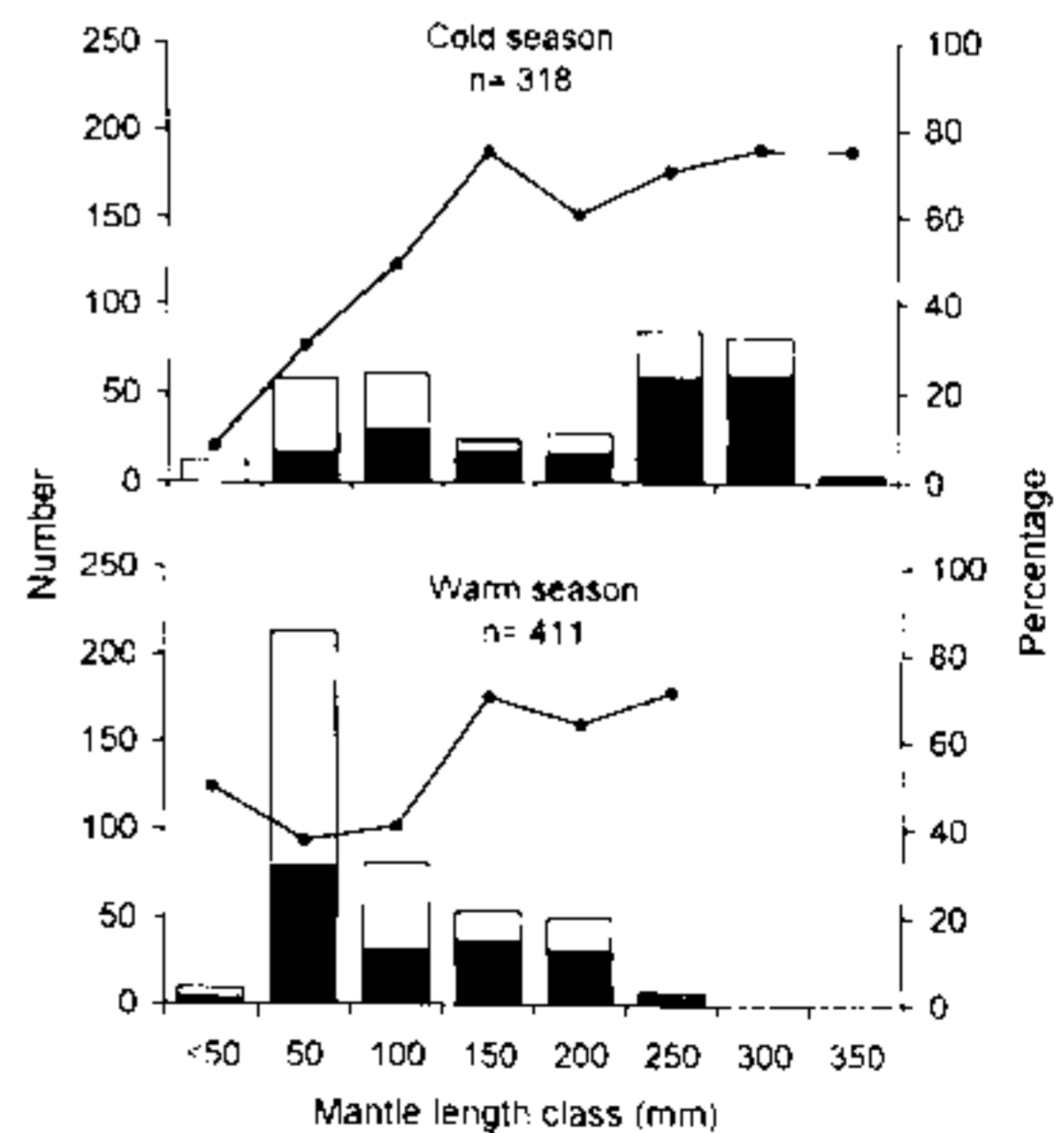


Fig. 3. Mantle length distribution of all *L. argentinus* sampled in the cold season (above) and in the warm season (below). White: total number; Black: number with stomachs containing food. Lines indicate the percentage of stomachs with food.

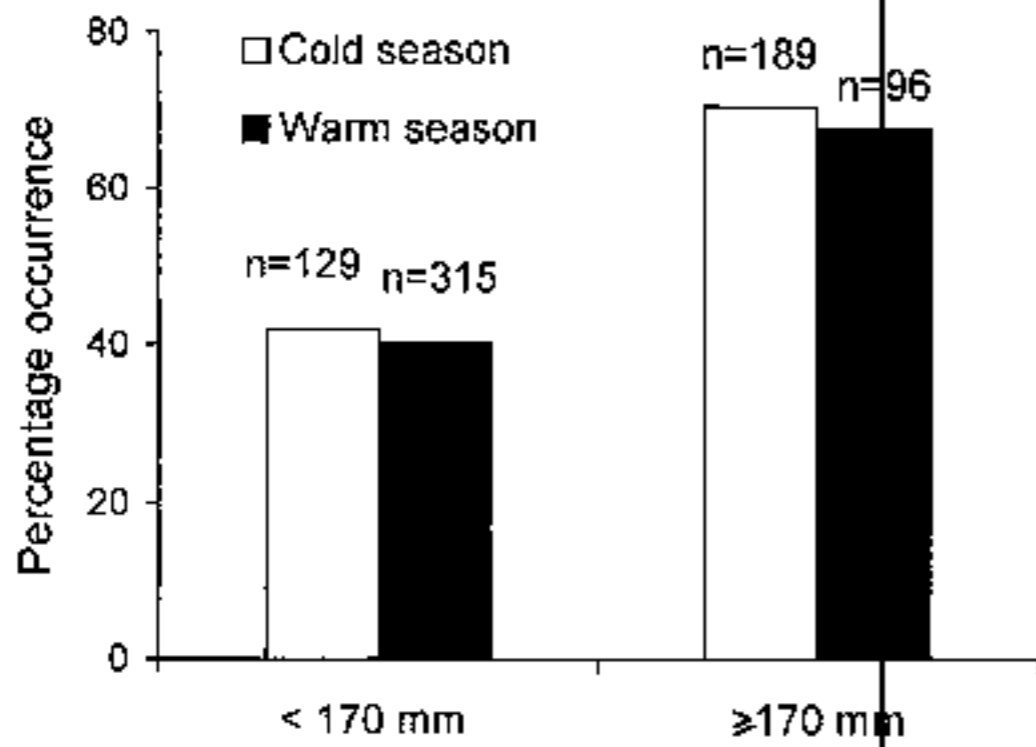


Fig. 4. Percentage occurrence of stomachs with food for *I. argentinus* assigned to size groups smaller vs. larger than 170 mm ML, in the cold and in the warm seasons.

the lowest at dusk and night (1800–0200 h) with significant differences among time interval ($\chi^2_{v=1} = 28.23$; $P < 0.001$). It was concluded that feeding occurs at all times but most frequently at dusk and early night.

3.2. Effect of predator size, maturity and season

The mantle length composition and the numbers of squids with food in their stomachs in the cold season (late autumn to early spring) and warm season (late spring to early autumn) are shown in Fig. 3. Note that smallest squid (< 150 mm ML) were most prevalent in the sample from the warm season whereas largest squid (≥ 250 mm ML) were most

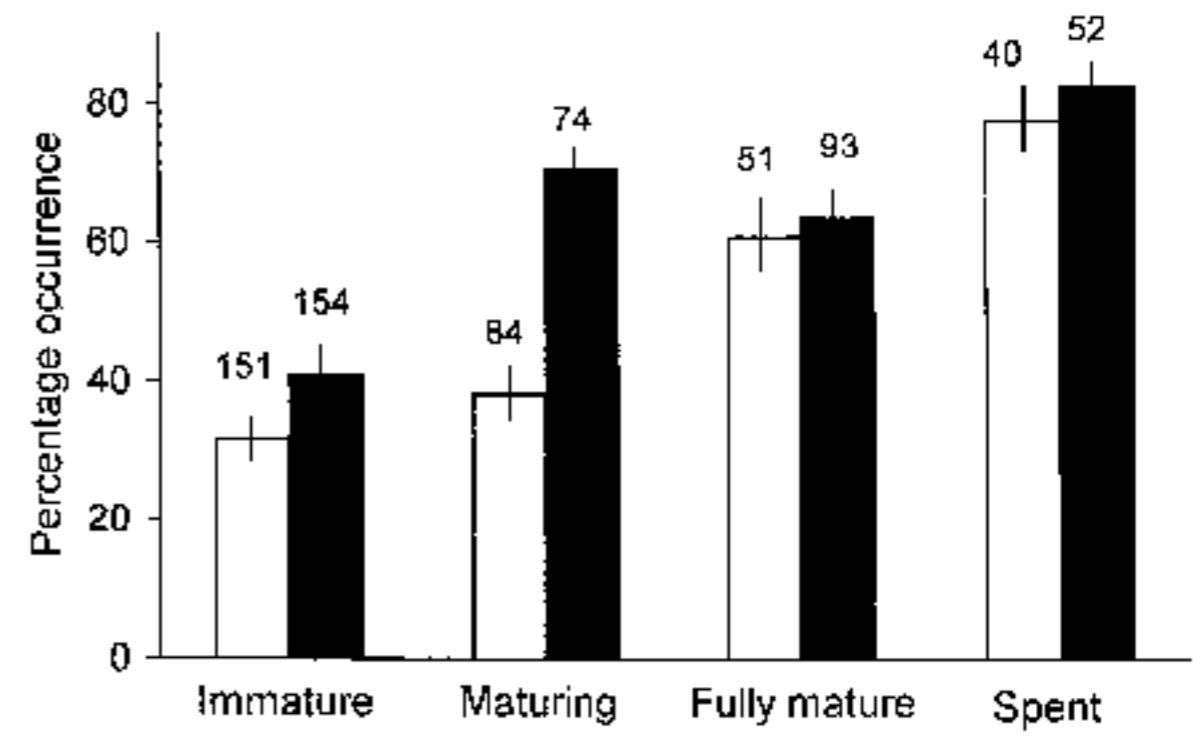


Fig. 6. Percentage of males (white) and females (black) *I. argentinus* at different maturity stages, with food in their stomachs. Lines indicate 95% confidence intervals, the numbers above the bars indicate the number of squids analysed.

prevalent in the sample from the cold season when large spawners are present in the region. Frequency of occurrence of stomachs with food was compared between squids smaller vs. larger than 170 mm ML, in the cold and warm seasons (Fig. 4). Squids smaller than 170 mm ML had food in 30.4% of stomachs with no significant differences between seasons in their percentages ($\chi^2_{v=1} = 1.908$; $P = 0.167$). Squid larger than 170 mm ML had food in 69.6% of stomachs and also did not show differences between seasons ($\chi^2_{v=1} = 1.936$; $P = 0.164$). The percentage of stomachs with food in the larger size group was significantly higher in both the cold and warm seasons ($\chi^2_{v=1} = 28.58$; $P < 0.001$ and $\chi^2_{v=1} = 22.57$; $P < 0.001$, respectively).

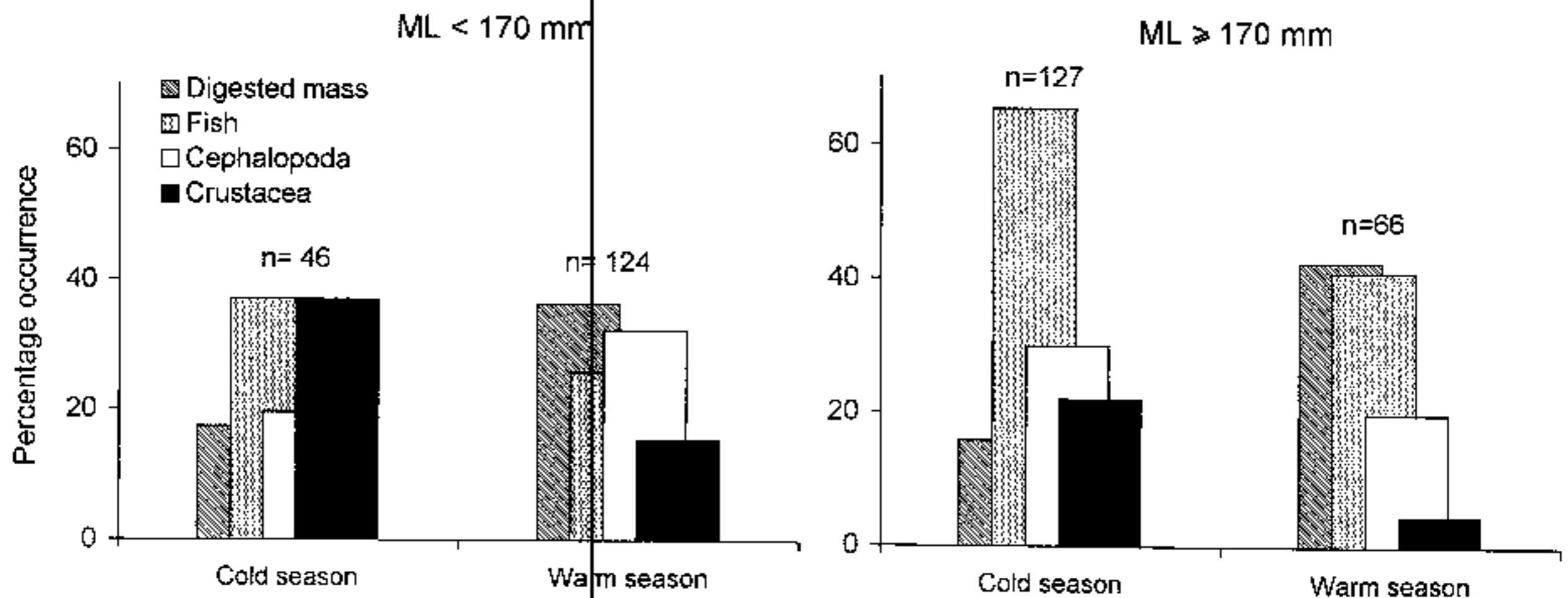


Fig. 5. Percentage occurrence of prey items in the stomach contents of *I. argentinus* smaller and larger than 170 mm ML in the cold and in the warm seasons off southern Brazil (26°S–34°S). (n = number of stomachs with food examined).

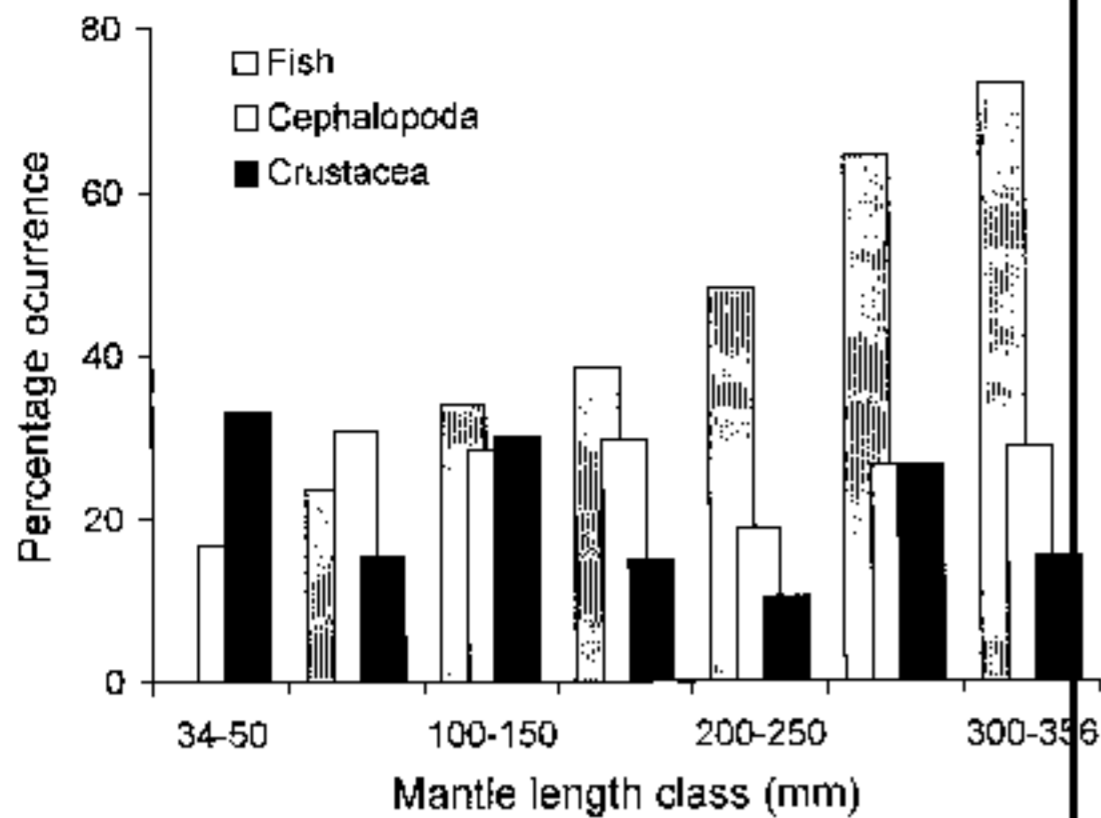


Fig. 7. The relative frequency of occurrence of fish, cephalopods and crustaceans in different mantle length classes of *I. argentinus* ($n = 363$) off southern Brazil (26°S – 34°S).

Frequencies of occurrence of fish, cephalopods and crustaceans in the stomach contents for *I. argentinus* smaller and larger than 170 mm ML were calculated for different seasons (Fig. 5). Among squids smaller than 170 mm ML, crustaceans were more frequent in the cold season ($\chi^2_{v=1} = 9.42$; $P < 0.05$) while the percentages of cephalopods and fish did not differ significantly between seasons ($\chi^2_{v=1} = 2.63$; $P = 0.104$ and $\chi^2_{v=1} = 2.03$; $P = 0.154$, respectively). Among squids larger than 170 mm ML, crustaceans and fish were more frequent in the cold

season ($\chi^2_{v=1} = 9.9$ and $\chi^2_{v=1} = 10.6$; $P < 0.01$, respectively) while cephalopods did not differ between seasons ($\chi^2_{v=1} = 2.33$; $P = 0.126$). However, the results are not conclusive due to the great differences observed in occurrence of the unidentified digested food between seasons in the two squid size groups.

Both sexes appeared to feed during and after spawning, as the proportion of stomachs with contents increased consistently with maturity stage (Fig. 6).

The proportions of fish, cephalopods and crustaceans in the diet by predator size are shown in Fig. 7. The occurrence of fish increased regularly with size ($\chi^2_{v=6} = 52.8$; $P < 0.001$). No significant differences among size classes were found for either cephalopods ($\chi^2_{v=6} = 2.99$; $P = 0.810$) or crustaceans ($\chi^2_{v=6} = 11.2$; $P = 0.082$).

The relationships between the ML of cephalopods and TL of fish prey and the ML of *I. argentinus* are shown in Fig. 8. As the points represent only the prey that could be sized measuring beaks or otoliths, this figure does not represent an unbiased picture of the relationship between prey and predator sizes. Juvenile and subadult *I. argentinus* (< 206 mm ML) appear to be cannibalistic on specimens from 19% to 70% of its ML and despite larger *I. argentinus* also are cannibalistic, no information on the sizes was

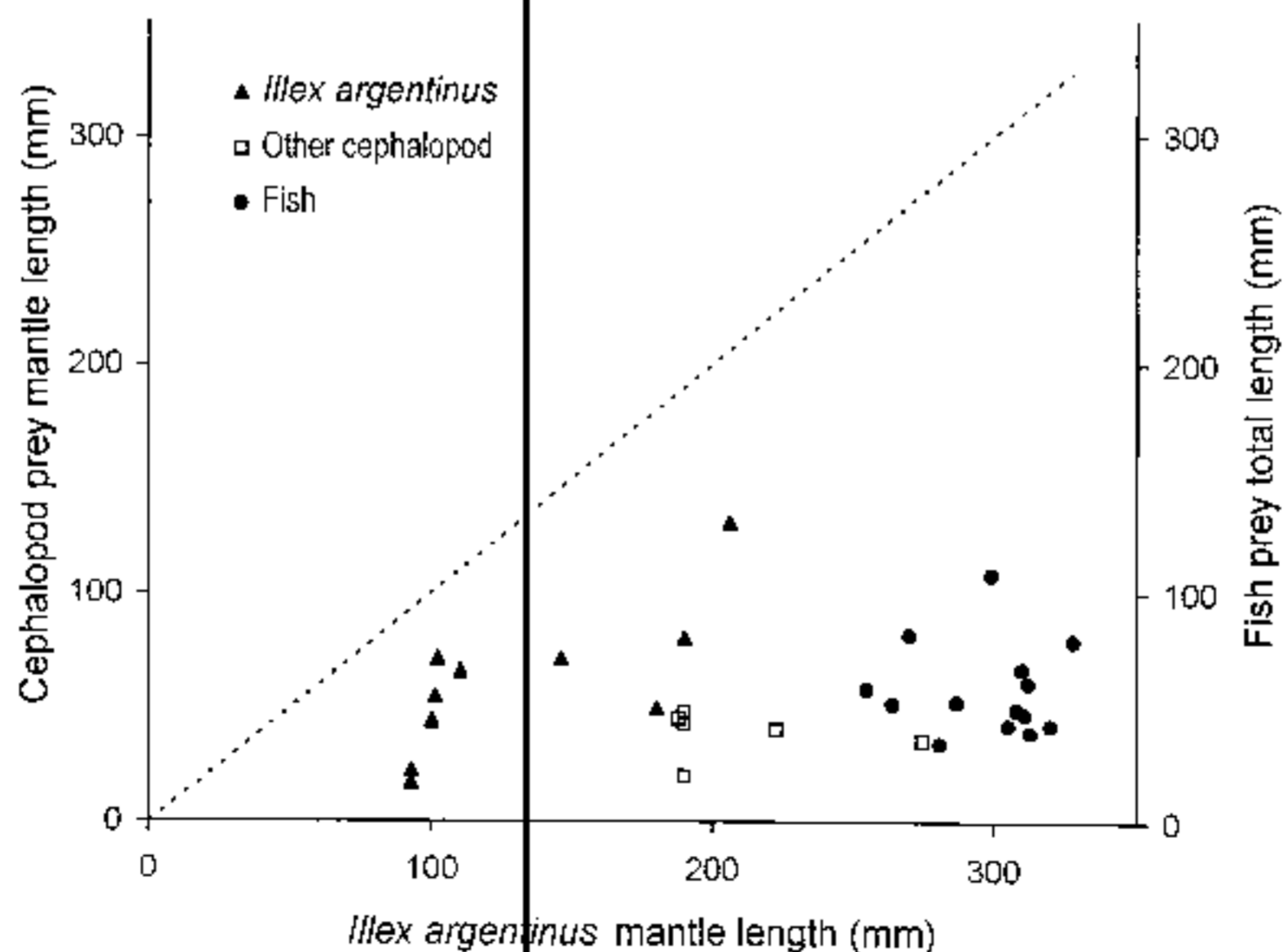


Fig. 8. Relationships between the size of *I. argentinus* (ML) and the size of fish (TL) and cephalopod (ML) prey found in the stomachs.

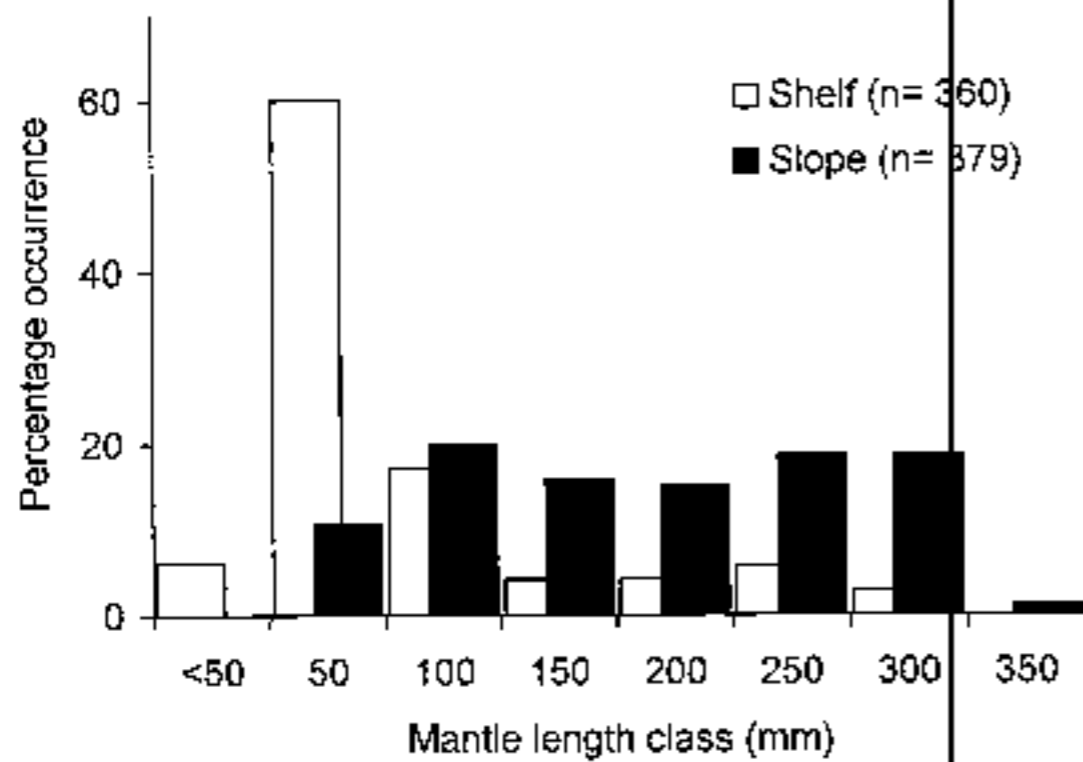


Fig. 9. Mantle length distribution of *I. argentinus* sampled on shelf (50–200 m) and upper slope (200–800 m) off southern Brazil. (n = total number of stomachs examined).

obtained as beaks of *I. argentinus* larger than 131 mm ML were not found in the stomachs. Estimated total length of ingested fishes ranged from 35 to 108 mm and from 12% to 36% of the ML of *I. argentinus* larger than 250 mm ML and, although smaller short-finned squid also prey on fish, no information on the sizes was obtained as no otoliths were found in their stomachs. Squids are known to discard the heads and hard parts of larger fish prey, thus the ingestion of fishes larger than those shown in the figure cannot be ruled out.

3.3. Effect of depth

Smaller squids were collected mainly from the shelf (50–200 m) while the larger ones were col-

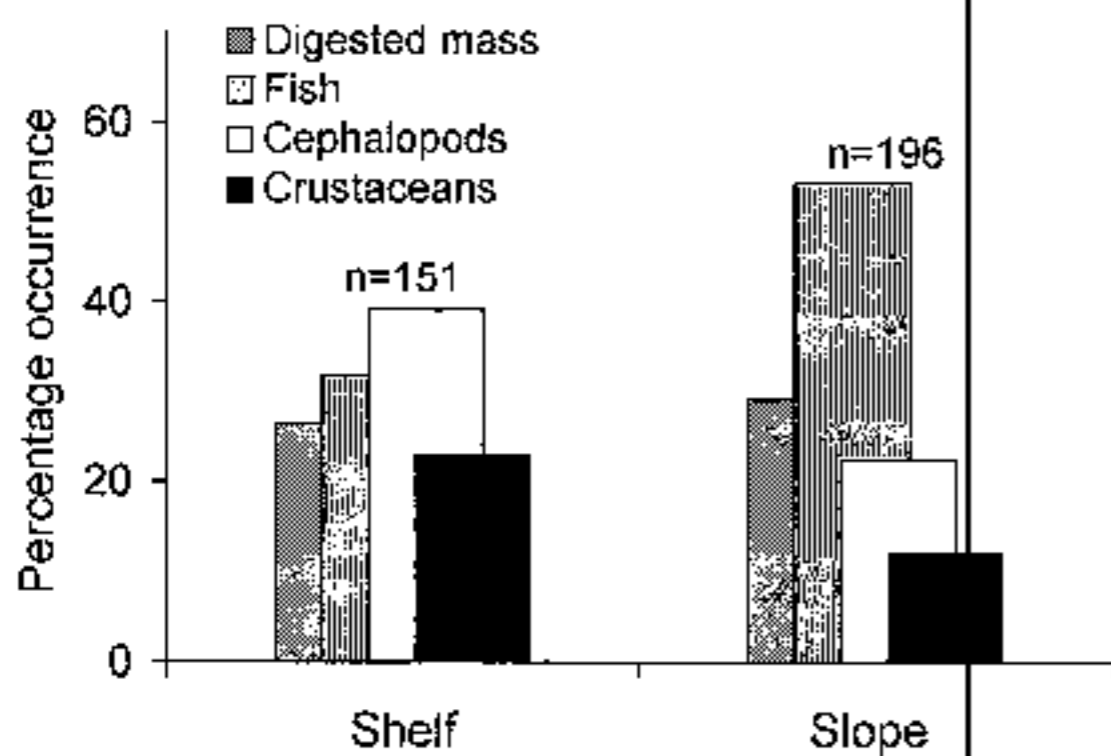


Fig. 10. Percentage occurrence of prey items of *I. argentinus* in relation to the total number of stomachs with food examined (n) for shelf (50–200 m) and upper slope (200–800 m) of southern Brazil (26°S–34°S).

lected along the upper slope (200–800 m, Fig. 9). Feeding was significantly more intense in the upper slope, where 61.2% of the stomachs examined had food against 42.9% of those from the shelf ($\chi^2_{v=1} = 24.79$; $P < 0.001$). With respect to the type of prey found, fish was more frequent on the upper slope ($\chi^2_{v=1} = 15.7$; $P < 0.01$) while crustaceans and cephalopods were more frequent on the shelf ($\chi^2_{v=1} = 7.2$; $P < 0.01$ and $\chi^2_{v=1} = 11.3$; $P < 0.01$, respectively) (Fig. 10).

4. Discussion

Ommastrephids feed almost exclusively on crustaceans, fish and cephalopods (Amaratunga, 1983), and *I. argentinus* is not an exception. The proportions of each of these categories of prey and the overall percentage of stomachs with food differ throughout the distribution range of the species. A comparison of the relative importance of the major food items in different regions of the distribution range of *I. argentinus* was possible, despite some differences in the presentation of the results. In southern Brazil (this study) the occurrence of fishes increased with predator size from under 20% to over 60%, while the occurrence of crustaceans (10% and 30%) and cephalopods (15%–35%), with a high rate of cannibalism, remained equally important for all sizes. In the Rio de La Plata Front and on the Patagonian shelf, Ivanovic and Brunetti (1994) found that *I. argentinus* of all sizes fed primarily on crustaceans such as mysids, euphausiids, hyperiids (pooled FO frequently over 80%, for specimens smaller than 200 mm ML and frequently over 60% for the larger ones as shown by the authors in Fig. 5), while only the larger specimens fed also on fish and squid. Koronkiewicz (1986) found that along the outer Patagonian shelf and slope, decapods, mainly *Munida gregaria*, were the main prey for small *I. argentinus* and that larger squid fed more intensely on micronektonic fishes and cephalopods, the latter including members of the same species.

Off Uruguay and Argentina, pelagic crustaceans occur in dense swarms and are easier to catch than fast swimming prey such as fish, thus it seems that in the southern range of distribution of the species, crustaceans were more available. In fact, the zoo-

plankton availability along the Argentinean shelf, where juveniles and subadult *I. argentinus* feed, is comparable to other regions of the world of high plankton production (Carreto et al., 1981) and higher than in southern Brazil (Hubold, 1980a,b).

The percentages of cephalopods, found in this work, were comparable to those found by Ivanovic and Brunetti (1994) off northern Argentina and Uruguay, in the winter and spring samples, but higher than those observed in summer and autumn. In contrast, on the Patagonian shelf and slope, cephalopods were absent from the diet of *I. argentinus* under 180 mm ML and did not exceed 20% for the larger specimens, which suggested that there were low rates of cannibalism among subadults on the feeding grounds, before the reproductive migration (Koronkiewicz, 1986; Ivanovic and Brunetti, 1994).

The increase in cannibalism with size seems to be a common behaviour of migratory ommastrephids and it may be attributed to a strategy that favours energy transfer from smaller to larger specimens (Amaratunga, 1983; O'Dor and Wells, 1987). Cannibalism by large specimens was also observed in southern Brazil. In this region, juveniles and subadults short-finned squids were preyed upon by larger juveniles and subadults as their spatial distributions overlap along the narrow shelf break of southern Brazil (Haimovici and Perez, 1990). This cannibalistic behaviour of juveniles and subadults suggests a limited food supply. A similar pattern was observed by Dawe (1988) in Newfoundland where subadult *I. illecebrosus* appears to resort to cannibalism when fish prey becomes unavailable.

The occurrence of stomachs with food in spawning short-finned squid observed in southern Brazil was also observed by Ivanovic and Brunetti (1994) in summer, along the Argentinean shelf. Laptikhovskiy and Nigmatullin (1993) concluded that individual females of *I. argentinus* spawn in batches and Santos and Haimovici (1997) observed partly spawned specimens in southern Brazil. Feeding during spawning may contribute to increase fecundity and opportunities for at least some hatchlings to encounter favourable conditions in a less productive environment compared with the Uruguayan and Argentinean shelves (Hubold, 1980a,b). In fact, partly spawned females of *I. argentinus* were observed in the western boundary of the Brazil Current, along the

slope of southern Brazil from July to November (Haimovici and Perez, 1990; Santos and Haimovici, 1997).

A gradient of increasing body size of *I. argentinus* with depth was observed, in all seasons, by Haimovici and Perez (1990). Juveniles, which occur mostly on the outer shelf, feed less intensely than subadults and adults that occur mostly along the upper slope. The distribution of juvenile or adult squids in southern Brazil does not overlap with the most abundant neritic forage fish in the region, the anchovy *Engraulis anchoita*, which is abundant in winter on the inner shelf (Lima and Castello, 1995). Main fish prey species of *I. argentinus* in this study were juvenile *Merluccius hubbsi* and small mesopelagic fishes that occur on the upper slope of the region (Haimovici et al., 1994).

The direct observation of diel vertical migrations of *I. argentinus* (Moiseev, 1991), the observation of relatively undigested food in stomachs throughout the day and the presence of both demersal and pelagic prey in the diet, suggest that this squid forages throughout the water column following its prey to the upper layers at dusk and early night.

The overall low proportion of stomachs with food, the high rate of cannibalism and the low frequency of occurrence of crustaceans for the juveniles and subadults in all seasons, but particularly in the summer and autumn, reflect a limited availability of food in the region. This unfavourable feeding environment and the demonstrated low abundance of juvenile *I. argentinus* in the warm months in southern Brazil supports the hypothesis that egg masses and paralarvae spawned off southern Brazil in winter–spring are probably carried southward by the Brazil Current (Haimovici et al., 1995) and main nursery grounds for these squids are likely to be off the Rio de La Plata Front or in the offshore confluence between the Brazil and Malvinas Currents, where primary and secondary production is higher than off southern Brazil (Hubold, 1980a,b) and thereby food for post-hatchlings is more available.

A similar scenario probably exists in the northwestern Atlantic Ocean, where *I. illecebrosus*, as *I. argentinus*, is associated with a western boundary current system. Peak spawning occurs south of Cape Hatteras in winter–spring and the egg masses are transported north to more productive waters by the

Gulf Stream (O'Dor and Balch, 1985; Black et al., 1987).

References

- Amaratunga, T., 1983. The role of cephalopods in the marine ecosystem. In: advances in assessment of world cephalopod resources. FAO Fish. Tech. Pap. 231, 379–415.
- Black, G.A.P., Rowell, T.W., Dawe, E.G., 1987. Atlas of the biology and distribution of the squids *Illex illecebrosus* and *Loligo pealei* in the Northwest Atlantic. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 100, 1–62.
- Breiby, A., Jobling, M., 1985. Predatory role of the flying squid (*Todarodes sagittatus*) in North Norwegian Waters. NAFO Sci. Coun. Studies 9, 125–132.
- Brunetti, N.E., 1990. Escala para la identificación de estadios de madurez sexual del calamar *Illex argentinus*. Frente Marítimo 7, 45–51.
- Carreto, J.J., Ramirez, F., Dato, C., 1981. Zooplankton y producción secundaria: Parte II. Distribución y varación estacional de la biomasa zooplanctónica. INIDEP Contr. 383, 213–232.
- Collins, M.A., de Grave, S., Lordan, C., Burnell, G.M., Rodhouse, P.G., 1994. Diet of the squid *Loligo forbesi* (Cephalopoda: Loliginidae) in Irish waters. ICES J. Mar. Sci. 51, 337–344.
- Dawe, E.G., 1988. Length–weight relationships for short-finned squid in Newfoundland and the effect of diet on condition and growth. Trans. Am. Fish. Soc. 117, 591–599.
- Dawe, E.G., Brodziak, J., in press. Trophic relationships and possible effects of ecosystem variability on recruitment of pelagic squid, with particular reference to the genus *Illex*. In: Dawe, E.G., Rodhouse, P.G., O'Dor, R.K. (Eds.), Squid Recruitment Dynamics: Influences on Variability Within the Genus *Illex*. FAO Fish. Tech. Pap.
- FAO, 1995. Fisheries statistics 1993. Catches and landings. FAO Fish. Series, Vol. 76, no. 44, 685 p.
- Haimovici, M., Perez, J.A.A., 1990. Distribución y maduración sexual del calamar argentino *Illex argentinus* (Castellanos, 1960) (Cephalopoda: Ommastrephidae), en el sur de Brasil. Scient. Mar. 54 (2), 179–185.
- Haimovici, M., Martins, A.S., Figueiredo, J.L., Vieira, P.C., 1994. Demersal bony fish of the outer shelf and upper slope of the southern Brazil subtropical convergence ecosystem. Mar. Ecol. Prog. Ser. 108, 59–77.
- Haimovici, M., Vidal, E.A.G., Perez, J.A.A., 1995. Larvae of *Illex argentinus* (Castellanos, 1960) from five surveys on the continental shelf of southern Brazil. ICES Mar. Sci. Symp. 199, 414–424.
- Haimovici, M., Brunetti, N.E., Rodhouse, P.G., Csirke, J., Lett, R.H., in press. Chapter 3. *Illex argentinus*. In: Dawe, E.G., Rodhouse, P.G., O'Dor, R.K. (Eds.), Squid Recruitment Dynamics: Influences on Variability Within the Genus *Illex*. FAO Fish. Tech. Pap.
- Hatanaka, H.S., Kawahara, S., Uozumi, Y., Kasahara, S., 1985. Comparison of life cycles of five ommastrephid squids fished by Japan: *Todarodes pacificus*, *Illex illecebrosus*, *Illex argentinus*, *Nototodarus sloani sloani* and *N. sloani gouldi*. NAFO Sci. Com. Studies 9, 59–68.
- Hubold, G., 1980a. Hydrography and plankton off Southern Brazil and Rio de La Plata, August–November, 1977. Atlântica 4 (1), 1–22.
- Hubold, G., 1980b. Second report on hydrography and plankton off Southern Brazil and Rio de La Plata. Autumn cruise: April–June, 1978. Atlântica 4 (1), 23–42.
- Hyshop, E.J., 1980. Stomach contents analysis—a review of methods and their application. J. Fish Biol. 17, 411–429.
- Ivanovic, M., Brunetti, N.E., 1994. Food and feeding of *Illex argentinus*. Antarctic Sci. 6 (2), 185–193.
- Koronkiewicz, A., 1986. Growth and life cycle of squid *Illex argentinus* from Patagonian and Falkland Shelf and Polish Fishery of squid for this region, 1978–1985. ICES C.M. 1986/K:27 Shellfish Committee. (mimeo) 11 p+ tab. e fig.
- Laptikhovskiy, V.V., Nigmatullin, Ch.M., 1993. Egg size, fecundity, and spawning in females of the genus *Illex* (Cephalopoda: Ommastrephidae). ICES J. Mar. Sci. 50, 393–403.
- Lima, I.D., Castello, J.P., 1995. Distribution and abundance of southwest atlantic anchovy spawners (*Engraulis anchoita*) in relation to oceanographic process in the Southern Brazilian shelf. Fish. Oceanogr. 4 (1), 1–16.
- Moiseev, S.I., 1991. Observation of the vertical distribution and behaviour of nektonic squids using manned submersibles. Bull. Mar. Sci. 49 (1-2), 446–456.
- O'Dor, R.K., Balch, N., 1985. Properties of *Illex illecebrosus* egg masses potentially influencing larval oceanographic distribution. NAFO Sci. Coun. Studies 9, 69–76.
- O'Dor, R.K., Wells, M.J., 1987. Energy and nutrient flow. In: Cephalopods Life Cycles, Vol. II, pp. 109–134.
- Rocha, F., Castro, B.G., Gil, M.S., Guerra, A., 1994. The diets of *Loligo vulgaris* and *Loligo forbesi* (Cephalopoda: Loliginidae) in Northwestern Spanish Atlantic waters. Sarsia 79, 119–126.
- Roper, C.F.E., Sweeney, M.J., Nauen, C.E., 1984. FAO Species Catalogue: Vol. 3. Cephalopods of the world. FAO Fish. Synop. 125 (3), 227.
- Santos, R.A., 1992. Relações tróficas do calamar argentino *Illex argentinus* (Castellanos, 1960) (Teuthoidea: Ommastrephidae) no sul do Brasil. Magister Thesis Fundação Universidade do Rio Grande, Rio Grande-RS, Brazil, p. 85.
- Santos, R.A., Haimovici, M., 1997. Reproductive biology of winter–spring spawners of *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) off southern Brazil. Scient. Mar. 61 (1), 53–64.
- Vidal, E.A.G., Haimovici, M., in press. Feeding and the possible role of the proboscis and mucus cover in the ingestion of microorganisms by rhycho-teuthion paralarvae (Cephalopoda: Ommastrephidae). Bull. Mar. Sci.
- Yesaki, M.E., Rahu, E., Silva, G., 1976. Sumário das explorações de peixe de arrasto de fundo ao longo da costa sul do Brasil. Sér. Doc. Téc. SUDEPE-PDP 19, 1–37.
- Zavala-Camin, L.A., 1981. Hábitos alimentares e distribuição de atuns e afins (Osteichthyes-Teleostei) e suas relações ecológicas com outras espécies pelágicas das regiões Sudeste e Sul do Brasil. Doctoral Thesis Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo, 237 p.

ANEXO III

Santos, R.A. & Haimovici, M. The argentine short-finned squid
Illex argentinus in the food-webs of southern Brazil. *Sarsia*
(aceito)

The Argentine short-finned squid *Illex argentinus* in the food webs of southern Brazil.

ROBERTA AGUIAR DOS SANTOS & MANUEL HAIMOVICI

SANTOS, ROBERTA A. & MANUEL HAIMOVICI. The Argentine short-finned squid *Illex argentinus* in the food webs of southern Brazil.

Predation on *Illex argentinus* (Cephalopoda, Ommastrephidae) in southern Brazil (26°S to 34°S) was studied from its presence in over 14,000 stomach contents of 63 potential predators including fishes, cephalopods, penguins and marine mammals. The size composition of *I. argentinus* in the diet of their main predators was estimated using regression equations which relate mantle length/body weight and beak size. The short-finned squid was found in the diet of 32 species and appears to play an important role in the trophic relations along the upper slope and adjacent oceanic waters, where it was found in the diet of the swordfish *Xiphias gladius*, the tunas *Thunnus obesus*, *T. alalunga* and *T. albacares* and the wreckfish *Polyprion americanus*. These five species stand for more than half of the landings from the upper slope demersal and oceanic pelagic fisheries in the region. On the shelf, where the dominant squid was *Loligo sanpaulensis*, *Illex argentinus* was only occasionally found in the diet of a few neritic predators. In southern Brazil, overall predation was more intense on subadults and adults of the winter-spring spawning group on the upper slope and oceanic adjacent waters, differently from its southern range along Uruguay and Argentina waters where the short-finned squid is abundant on the shelf and is preyed mainly by the demersal fish assemblage.

Roberta Aguiar dos Santos & Manuel Haimovici, Depto. de Oceanografia, FURG, Cx.P. 474 Rio Grande, RS – Brazil, 96201-900 E-mail: posras@super.furg.br & docmhm@super.furg.br

KEYWORDS: Ommastrephidae; *Illex argentinus*; squid; food webs; Brazil; Southwestern Atlantic.

INTRODUCTION

Illex argentinus inhabits the Southwestern Atlantic Ocean from Rio de Janeiro (22°S) to the southern tip of South America (54°S) (ROPER & al. 1984). Its biology, population dynamics and fishery have received special attention by the international scientific community in recent years, particularly in the southern part of its distribution, on Argentinean and Malvinas/Falkland Islands waters, where it supports one of the most important squid fisheries of the world (FAO 1995). In southern Brazil, no commercial fisheries for the short-finned squid *Illex argentinus* have been developed, but occasional large catches have been taken in bottom trawl surveys (RAHN & SANTOS 1978). Juveniles were found predominantly on the shelf and subadults and adults on the upper slope, where the existence of a major spawning group was observed in winter and spring and a minor spawning group in summer (HAIMOVICI & PEREZ 1990; SANTOS & HAIMOVICI 1997a).

In the southern Brazil the shelf width ranges from 90 to 180 km and is characterised by the runoff of the La Plata River and the Patos Lagoon; the upper slope, by the alternate influence of the cold northward Malvinas/Falkland Current and the warm southward Brazil Current in the western boundary of the Subtropical Convergence Zone (GARCIA 1997). On the shelf the mean annual primary production rates are presumed to be moderate to high, around 160 g C m⁻² y⁻¹ (CASTELLO & al. 1997) and over 68% of the commercial landings for the period 1990–1994 were of demersal bony fishes, mostly of the family Sciaenidae (HAIMOVICI & al. 1997). *Loligo sanpaulensis* was the most frequently caught squid in shelf bottom trawl surveys (HAIMOVICI & ANDRIGUETTO 1986), forming part of the diet of diverse neritic predators (SANTOS & HAIMOVICI in press). The upper slope and adjacent oceanic waters are under the influence of the oligotrophic Brazil Current, but shelf break upwelling of Subantarctic Water in winter-spring and summer are cited as sources of

SARSIA (REF. 98-51)

increased productivity (CASTELLO & al. 1997) and *Illex argentinus* was the most frequent cephalopod in upper slope bottom trawl surveys (HAIMOVICI & PEREZ 1991).

The importance of a species in the food webs can be assessed from its relative importance in the diet of its potential predators (CLARKE 1987). Cephalopods have few structures resistant to the digestive processes and beaks are the most frequently used for their identification as prey (CLARKE 1986). In some cases, the beaks can be identified to the species level if a regional reference collection of beaks is available. Furthermore, if the relations between the sizes of the beaks and specimen size are calculated, the size composition of the cephalopod prey species can be reconstructed.

In the last two decades a large number of stomach contents of fishes and cephalopods were obtained from commercial landings, surveys and from stranded or incidentally caught marine birds and mammals from southern Brazil. In this paper, the presence of *Illex argentinus* in those stomach contents and published studies was analysed to investigate its relative importance in the food webs of southern Brazil.

MATERIALS AND METHODS

Predation on *Illex argentinus* was analysed from its presence in the stomach contents of 63 potential pelagic (living in the sea at middle or surface levels) and demersal (living on or near the bottom of sea) predators from the shelf (10-200 m), upper slope (200 – 500 m) and adjacent oceanic waters (>500 m) between the latitudes of 26°S and 34°S (Fig. 1).

Examined material included the beaks or remains of cephalopods in the stomach contents of four shelf pelagic fishes, 29 species of demersal fishes, and two of squid caught with bottom

SARSLA (REF. 98-51)

trawls and other gears along the continental shelf and upper slope, 12 species of oceanic pelagic fishes caught by longliners between the isobaths of 500 and 3000 m, over a hundred stranded penguins (*Spheniscus magellanicus*) and 15 species of marine mammals incidentally caught by gill nets or stranded in beaches (Table 1).

Besides the cephalopods remains and beaks examined and identified by the authors, relevant published data on the food habits of some potential predators of the region were also included in the analysis (CLARKE & al. 1980; LESSA 1982; PINEDO 1982; JURAS & YAMAGUTI 1985; QUEIROZ 1986; PINEDO 1987; ROSAS 1989; SCHWINGEL 1991; VASKE 1994; VASKE & RINCÓN 1998).

The frequency of occurrence of *Illex argentinus* in each species of predator was calculated $\%FO = \frac{Ni}{Nt} \times 100$ as , where Ni is the number of stomachs containing the short-finned squid and Nt is the total number of stomachs with food. The numbers of squid per stomach were estimated from undigested specimens and upper or lower beaks, whichever were the most numerous. The rostral lengths of upper (URL) and lower (LRL) beaks were measured in mm following CLARKE (1986). To estimate the size composition of the short-finned squid in the diet of predators, regression equations which relate mantle length/body weight and beak size were used.

Along the text short-finned squid under 100 mm ML were referred as juveniles, over 100 and under 200 mm as subadults and over 200 mm as adults. The cutting points corresponded approximately to the upper limit of maturity stage I (immature) and the lower limit of stage V (mature) following SANTOS & HAIMOVICI (1997a).

SARSLA (REF. 98-51)

The importance of *Illex argentinus* in the food webs of the shelf, upper slope and adjacent oceanic waters was assessed from its frequency in the diet of different potential predators and estimates of their abundance. No estimates of the absolute abundance of the marine fishes were available, but commercial landing statistics of the fisheries along southern Brazil in the 1990-1994 period, obtained from HAIMOVICI & al. (1997) and PERES & HAIMOVICI (1998), provided indices of their abundance in the region. Relative abundance estimates of upper slope demersal fishes was also available from a winter bottom trawl survey in 1986 (VOOREN & al. 1988).

RESULTS

Illex argentinus beaks characterisation and size relationships

Whole cephalopods were rarely found in the stomach contents, and the identification and estimation of the mantle lengths of the short-finned squid prey was mostly based on beaks. The beaks of *Illex argentinus* were described by SANTOS (1992) and IVANOVIC & BRUNETTI (1997). Both beaks of larger individuals have yellowish brown lateral walls, crests and hoods and become darker, nearly black, around the rostrum. The lower beak has broad lateral walls without folds and has a very conspicuous tooth; the transparent strip below the jaw angle, characteristic of ommastrephids, is not clearly apparent in the larger beaks. The upper beak has a broad medially curved hood, with the insertion of the wing in the middle of the anterior edge of the lateral wall and has a moderately acute rostrum. The beaks of *Illex argentinus* could be distinguished from those of other ommastrephids occurring in the region (SANTOS 1992), but identification became increasingly difficult with decreasing sizes of the beaks. The smaller beaks (rostral length <1.5 mm) are less pigmented, have moderately acute and dark rostrum and the transparent strip below

SARSIA (REF. 98-51)

the jaw angle is conspicuous; the lower has broad lateral walls and the upper a pigmented elongated patch on each wing.

To estimate the size of *Illex argentinus* in the stomach contents, linear relationships of the upper rostral length (URL) and lower rostral length (LRL) to dorsal mantle length (ML) and potential relationships of the URL and LRL to body weight (BW) were calculated from 131 reference specimens of 12 to 356 mm ML and 0.15 to 772.0 g BW (Fig.2). The corresponding equations were:

$$ML = -3.563 + 50.883URL \quad (r = 0.989);$$

$$ML = -12.228 + 55.187LRL \quad (r = 0.989);$$

$$BW = 2.7204URL^{2.9068} \quad (r = 0.995);$$

$$BW = 2.2750LRL^{3.1210} \quad (r = 0.996).$$

Predation on Illex argentinus

Data from over 14,000 stomach contents of 63 species of potential predators were analysed (Table 1) and *Illex argentinus* occurred to some degree in the diet of 32 of those species (Table 2). The short-finned squid occurred in 23.5% of the investigated species of predators from the shelf and 80.0% of those from the upper slope and oceanic adjacent waters. The frequency of occurrence in the stomach contents were respectively 0.2%, 7.7% and 10.1%.

The relative abundance of *Illex argentinus* predators in the landings or surveys and the frequency of occurrence of the short-finned squid in their stomach contents follows:

Oceanic pelagic fisheries yielded annually 6,096 t (1990-1994) from which, species that fed on *Illex argentinus*, amounted to 89.4% of the landings (Fig. 3a). The swordfish *Xiphias gladius* and the tuna *Thunnus obesus*, represented 21.1% of the landings and fed very frequently ($\%FO > 30\%$) on the short-finned squid. *Thunnus alalunga* and *T. albacares* (25.8% of the landings) fed frequently ($30\% > \%FO > 10\%$) on *Illex argentinus*. The dolphinfish *Coryphaena hippurus*, skipjack tuna *Katsuwonus pelamis*, billfishes *Tetrapturus albidus* and *Istiophorus albicans*, and pelagic sharks *Isurus oxyrinchus*, *Prionace glauca* and *Sphyrna lewini* (42.5% of the landings) fed occasionally ($\%FO < 10\%$) on *Illex argentinus*.

On the upper slope demersal environment, the short-finned squid appeared very frequently ($\%FO > 30\%$) in the diet of *Scyliorhinus besnardi*, although a low number of stomach was examined. *Illex argentinus* was frequent in the diet of the school shark *Galeorhinus galeus*, the rosefish *Helicolenus lahillei* and the wreckfish *Polyprion americanus* ($30\% > \%FO > 10\%$) and occurred occasionally in the stomach contents of the seabarfish *Evoxymetopon taeniatus* ($\%FO < 10\%$). Two of these predators, *Galeorhinus galeus* and *Polyprion americanus* amounted to more than half of the total fish catch in a bottom trawl survey in the upper slope of southern Brazil in winter of 1986 (VOOREN & al. 1988). *Galeorhinus galeus* was intensely fished, mainly with gill nets and longliners on the shelf and upper slope until 1990 (HAIMOVICI & al. 1997). *Polyprion americanus*, fished with longliners, represented 83.7% of the 2,431 t demersal fish landings from upper slope in the early 1990's (Fig.3b) (PERES & HAIMOVICI 1998). Other potential predators of the short-finned squid from the upper slope were the tilefish *Lopholatilus villari*, the hake *Urophycis cirrata* and the small sized sharks of the genus *Squalus* but for which no data were available.

SARSIA (REF. 98-51)

On the shelf the short-finned squid was occasionally preyed (%FO<10%) by the bony fishes *Merluccius hubbsi*, *Pagrus pagrus*, *Pomatomus saltatrix*, *Trichiurus lepturus*, and the angel sharks *Squatina argentina* and *S. occulta* (Table 2). The neritic species that fed on *Illex argentinus* represented only 1.6% of the 49,251 t of demersal fish landings and 39.1% of the 8,882 t of pelagic fish landings from 1990-1994 period in southern Brazil (Fig. 3c and 3d).

Beaks of *Illex argentinus* occurred in the stomachs of diverse incidentally caught or stranded marine mammals and birds: *Arctocephalus tropicalis*, *Mirounga leonina*, *Delphinus* sp, *Globicephala melas*, *Kogia breviceps*, *Physeter macrocephalus* and the penguin *Spheniscus magellanicus* (Table 2). All these species fed frequently on cephalopods SANTOS & HAIMOVICI (1998) and despite the small number of stomach contents analysed, most of the specimens fed on *Illex argentinus*.

Illex argentinus was insignificant in the diet of *Loligo sanpaulensis* (%FO= 0.3%). Cannibalism was recorded in 6.0% of the stomachs from shelf and 9.0% in those from the upper slope (Table 2). It is believed that these percentages subestimated cannibalism as a large proportion of stomach contents of *Illex argentinus* had only flashy remains of squid that could not be further identified (SANTOS & HAIMOVICI, 1997b).

Size ranges of preyed Illex argentinus

Small and large *Illex argentinus* were preyed year round (Fig. 4). The mantle length distributions of *Illex argentinus* in the stomach contents of those predators with sufficient seasonal or year round pooled data are shown in Figs. 5 and 6. In summer, smaller *Illex argentinus* (20 - 180 mm ML) were found in the diet of billfishes, *Thunnus albacares* and the cutlassfish *Trichiurus lepturus*. In the same season, larger squid (220-280 mm ML) were found in stomach contents of *T.*

SARSIA (REF. 98-51)

albacares. In winter and spring the oceanic dolphin *Delphinus* sp and the wreckfish *Polyprion americanus* fed on both, small and large short-finned squid (20-300 mm ML), and *Xiphias gladius* and all three *Thunnus* species fed only on large specimens (mostly 200-340 mm ML).

Mantle length composition of the *Illex argentinus* preyed by shelf, upper slope and oceanic predators in the warm (summer and early autumn) and in the cold (winter and early spring) seasons are shown in Fig. 7. In both seasons, short-finned squid eaten by shelf predators were mainly juveniles and subadults (15-240 mm ML) and those eaten by upper slope predators were juveniles to adults (15-340 mm ML). Oceanic predators fed on juvenile, subadult and adult squid in the warm season (20-320 mm ML) and mostly on large individuals in cold season (200-320 mm ML).

DISCUSSION

A general picture extracted from the results in the present paper is that large oceanic pelagic fishes, and to a lesser degree demersal upper slope fishes are the most important source of mortality of short-finned squid in southern Brazil.

Tunas and the swordfish are known to migrate from the north to southern Brazil where they are fished mainly from May to October (ANTERO DA SILVA 1994). This southward migration coincides with the enhanced winter-spring biological production in this last region (CASTELLO & al. 1997). It also coincides with the northward winter and spring reproductive migration of subadult and adult *Illex argentinus* from Uruguayan and Argentinean waters (HAIMOVICI & PEREZ 1990; SANTOS & HAIMOVICI 1997a). The strong association of tunas and xiphoid fishes with *I. argentinus* in this region was also evidenced by the presence of the larvae of didymozoid parasites

SARSIA (REF. 98-51)

in the digestive tract of the juvenile and subadult short-finned squid (SANTOS 1992) as these parasites have tunas and xiphoid fishes as final hosts (HOCHBERG 1990).

Not all the large oceanic pelagic predators fed to the same extent on *Illex argentinus* as it was more frequent in the diet of *Xiphias gladius* and *Thunnus obesus*. Tunas and billfishes are visual feeders that prey mostly at daytime (LONGHURST & PAULY 1987). *Illex* genus squid are known to perform diel migrations moving to deeper water layers during daytime (ROPER & YOUNG 1975; NIGMATULLIN 1989). The higher occurrence of short-finned squid in the stomach contents of *Thunnus obesus* and *Xiphias gladius* may be related to their affinity for greater depths (up to 600 m) compared with other tunas that are known to be near-surface species (CAREY & ROBISON 1981; COLETTE & NAUEN 1983; HOLLAND & al. 1990). In fact *Thunnus albacares* and *T. alalunga* had as the most frequent cephalopod in their diet *Ornithoteuthis antillarum* (SANTOS 1992) a smaller and more epipelagic squid.

The role of *Illex argentinus* in upper slope demersal food web is difficult to assess quantitatively because of regurgitation of demersal fishes when hauled to surface, but it appears to be fairly important as the short-finned squid was eaten by *Polyprion americanus* and *Galeorhinus galeus*, two of the most abundant large predators of this environment.

In the shelf food web the short-finned squid appears to be unimportant, as mostly small *Illex argentinus* were found with low frequency in the stomach contents of only a few neritic fishes that, in turn, represents a small fraction of the commercial landings. These observations are in agreement with the low relative abundance of *Illex argentinus* found in bottom trawl surveys on the shelf (HAIMOVICI & ANDRIGUETTO 1986).

Contrasting with southern Brazil, where *Illex argentinus* occurred mostly along the upper slope, off Uruguay and northern Argentina juveniles and subadults *Illex argentinus* occur mostly on the shelf (HATANAKA & al. 1985; NIGMATULLIN 1989; BRUNETTI & al. 1991) and is an important prey for the common hake *Merluccius hubbsi* that is the most abundant demersal fish in the region with biomass estimates of around two million tons (ANGELESCU & PRENSKI 1987). Juvenile and subadult short-finned squid are also important components of the food webs on the southern Argentinean shelf, and the species estimated biomass was over two million tons (PRENSKI & al. 1991; PRENSKI & ANGELESCU 1993).

Two spawning groups are postulated to occur in southern Brazil, a minor summer spawning small-sized group that mature between 140 to 250 mm ML and a major group that matures between 188 to 356 mm ML (HAIMOVICI & PEREZ, 1990; SANTOS & HAIMOVICI, 1997a). The size distribution of the *Illex argentinus* found in the stomach contents fits into that pattern (Fig. 4). The smaller specimens preyed in winter and spring and the larger specimens preyed in summer correspond to summer spawning group and the small short-finned squid preyed in summer and autumn and the larger ones preyed from autumn to spring correspond to the winter-spring spawning group.

Figure 8 summarises the main trophic relations of *Illex argentinus* in southern Brazil. We were not able to find any species that preyed heavily on juvenile *Illex argentinus*, particularly in shelf waters. This reflects the low abundance of juvenile *Illex argentinus* in the region and support the hypothesis that the major nursery grounds of the southern Brazil spawners occur further south in Uruguayan and Argentinean waters. Predation was more intense by demersal and pelagic predators of the upper slope and adjacent oceanic waters, mainly in the cold season.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank Dr. T. Azevedo, A. S. Martins, R. M. Mello, L. Oliveira, P. Ott, M. B. Peres, Dr. M. C. Pinedo, E. R. Secchi, K. K. da Silva, J. Soto, M. Strieder, T. Vaske Jr. and Dr. C. M. Vooren that contributed with cephalopods from stomach contents of several species. We are particularly grateful to Dr. L. A. Zavala-Camin, from Instituto de Pesca de Santos - SP, Brazil, for providing cephalopods remains in a large number of stomach contents of tunas and billfishes from his research collection. Thanks are also given to Dr. E. G. Dawe, Dr. J. A. A. Perez and anonymous reviewers for their suggestions to improve the manuscript. The support by the Ministry of Education of Brazil - CAPES (R.A.S.) and Brazilian Research Council – CNPq (M.H.) is also acknowledged.

REFERENCES

- Angelescu, V. & L. Prenski 1987. Ecología trófica de la merluza común del Mar Argentino (Merlucciidae, *Merluccius hubbsi*). Parte 2. Dinámica de la alimentación analizada sobre la base de las condiciones ambientales, la estructura y las evaluaciones de los efectivos en su área de distribución. - *Contribución INIDEP*, Mar del Plata, 561: 205 pp.
- Antero da Silva, J. N. 1994. International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas. - *Collective volume of scientific papers*, vol. 41, *Report of the second ICCAT Billfish Workshop*: 180-188.
- Brunetti, N.E., M.L. Ivanovic, E. Louge & H.E. Christiansen 1991. Estudio de la biología reproductiva y de la fecundidad en dos subpoblaciones del calamar (*Illex argentinus*). - *Frente Marítimo* 8: 73-84

SARSLA (REF. 98-51)

- Carey, F.G. & B.H. Robison 1981. Daily patterns in the activities of swordfish, *Xiphias gladius*, observed by acoustic telemetry. - *Fishery Bulletin* 79(2): 277-292.
- Castello, J. P., M. Haimovici, C. Odebrecht & C.M. Vooren 1997. Relationships and Function of Coastal and Marine environments: the continental shelf and slope. - Pp. 171-178 in: Seeliger, U., C. Odebrecht & J.P. Castello (eds). *Subtropical Convergence Environments: the Coast and Sea in the Southwestern Atlantic*. Springer, Berlin.
- Clarke, M.R., N. MacLeod, H.P. Castello & M.C. Pinedo 1980. Cephalopod remains from stomach of a sperm whale stranded at Rio Grande do Sul in Brazil. - *Marine Biology* 59(4): 235-239.
- Clarke, M.R. (ed.) 1986. *A handbook for the identification of cephalopod beaks*. - Clarendon Press, Oxford, 273 pp.
- Clarke, M. R. 1987. Cephalopod biomass-estimation from predation. - Pp. 221-238 in: Boyle, P.R. (ed). *Cephalopod Lyfe Cycles*, vol.2. Academic Press, London.
- Colette, B. & C.E. Nauen 1983. Scombrids of the world, vol.2. - *FAO Species Catalogue*, 135 pp.
- FAO, 1995. Fisheries statistics 1993. Catches and landings. - *FAO Fisheries Series* 76 (44): 685 pp.
- Garcia, C.A.E. 1997. Physical Oceanography. – Pp. 94-96 in: Seeliger, U., C. Odebrecht & J. P. Castello (eds). *Subtropical Convergence Environments: the Coast and Sea in the Southwestern Atlantic*. Springer, Berlin.
- Haimovici, M. & J. M. Andriquetto 1986. Cefalópodos costeiros capturados na pesca de arrasto do litoral sul do Brasil. - *Arquivos de Biologia e Tecnologia do Paraná* 29 (3): 473-495.
- Haimovici, M. & J.A.A. Perez 1990. Distribución y maduración sexual del calamar argentino *Illex argentinus* (Castellanos, 1960) (Cephalopoda: Ommastrephidae), en el sur de Brasil. - *Scientia Marina* 54 (2): 179-185.

SARSLA (REF. 98-51)

- Haimovici, M. & J.A.A. Perez 1991. Abundância e distribuição de cefalópodes em cruzeiros de prospecção pesqueira demersal na plataforma externa e talude continental do sul do Brasil. *Atlântica*, 13 (1): 189-200.
- Haimovici, M., J.P. Castello & C.M. Vooren 1997. Fisheries. - Pp. 183-196 in: Seeliger, U., C. Odebrecht & J. P. Castello (eds). *Subtropical Convergence Environments: the Coast and Sea in the Southwestern Atlantic*. Springer, Berlin.
- Hatanaka, H., S. Kawahara, Y. Uozumi & S. Kasahara 1985. Comparison of life cycles of five ommastrephid squid fished by Japan: *Todarodes pacificus*, *Illex illecebrosus*, *Illex argentinus*, *Nototodarus sloani sloani* and *Nototodarus sloani gouldi*. – *NAFO Scientific Council Studies* 9: 59-68.
- Hochberg, F.G. 1990. Diseases of Mollusca: Cephalopoda. – Pp. 47-227 in: Kinne, O. (ed). *Diseases of marine animals*, vol 3. Cephalopoda to Urochordata. Biologische Anstalt Helgoland, Hamburg.
- Holland, K.N., R.W. Brill & R.K. Chang 1990. Horizontal and vertical movements of yellowfin and bigeye tuna associated with fish aggregating devices. *Fishery Bulletin* 88: 493-507.
- Ivanovic, M. & N. E. Brunetti, 1997. Description of *Illex argentinus* beaks and rostral length relationships with size and weight of squid. - *Revista de Investigación y desarrollo pesquero (INIDEP)* 11: 135-144.
- Juras, A.A. & N. Yamaguti 1985. Food and feeding habits of king weakfish, *Macrodon ancylodon* (Bloch & Schneider, 1801) caught in the southern coast of Brazil (Lat. 29° to 32° S). - *Boletim do Instituto Oceanográfico de São Paulo* 33 (2): 149-157.

SARSLA (REF. 98-51)

- Lessa, R. 1982. *Biologie et dynamique des populations de Rhinobatus horkelii du plateau continental du Rio Grande do Sul (Brésil)*. - Doctoral Thesis, Université Bretagne Occidentale, Best France 238 pp.
- Longhurst, A.R. & D. Pauly 1987. Ecology of tropical oceans. Academic Press, London. 407 p.
- Nigmatullin, Ch. M. 1989. Las especies de calamares mas abundantes del Atlántico Sudoeste e sinopsis sobre la ecología del calamar *Illex argentinus* (Castellanos, 1960). - *Frente Marítimo*, 5: 71-82.
- Peres, M.B. & M. Haimovici 1998. A pesca dirigida ao cherne poveiro, *Polyprion americanus* (Polyprionidae, Teleostei) no sul do Brasil. - *Atlântica* (20): 141-161.
- Pinedo, M.C. 1982. *Análise dos Conteúdos Estomacais de Pontoporia blainvillei (Gervais & D'Orbigny, 1844) e Tursiops gephyreus (Lahille, 1908) (Cetacea, PLatanistidae e Delphinidae) na Zona Estuarial e Costeira de Rio Grande, RS, Brasil*. - M.Sc. Thesis Fundação Universidade do Rio Grande, Rio Grande, RS, 95 pp.
- Pinedo, M.C. 1987. First record of a dwarf sperm whale from Southwest Atlantic with reference to osteology, food habits and reproduction. - *Scientific Report of Whales Research Institute* 38: 71-186.
- Prenski, L., Reta, R., R.N. Mari, & A. Logioia 1991. How to identify a fishery ecological impact: A methodology approach applied to a fishing exploratory cruise. - *Contribución. INIDEP, Mar del Plata* 739: 37 pp.
- Prenski, L. & V. Angelescu 1993. Ecología trófica de la merluza comun (*Merluccius hubbsi*) del mar Argentino. 3. Consumo anual de alimento a nivel poblacional y su relación con la explotación de las pesquerías multiespecíficas.- *Contribución INIDEP, Mar del Plata* 871: 118 pp.

- Queiroz, E. L. 1986. *Estudo comparativo da alimentação de Sympterigia acuta Garman, 1877 e S. bonapartei Muller y Henle, 1841 (Pisces, Rajiformes) com relação a distribuição, abundância, morfologia e reprodução, nas águas litorâneas do Rio Grande do Sul, Brasil.* - M.Sc. Thesis Fundação Universidade do Rio Grande, Rio Grande, RS, 326 pp.
- Rahn, E. & A. Santos 1978. A pesca de lulas (*Loligo spp*) e calamares (*Illex argentinus*) nas costas de Santa Catarina e Rio Grande do Sul. - *Relatório síntese n° 5 N/Pq Mestre Jerônimo.* SUDEPE/PDP 5: 39 pp.
- Roper, C.F.E & R.E. Young 1975. Vertical distribution of pelagic cephalopods. - *Smithsonian Contributions to Zoology* 209: 48 pp.
- Roper, C.F.E., M.J. Sweeney & C.E. Nauen 1984. Cephalopods of the world. - FAO Species Catalogue, vol.3. *FAO Fisheries Synopsis* 125(3): 227 pp.
- Rosas, F.C. 1989. *Aspectos da dinâmica populacional e interações com a pesca, do leão-marinho do Sul, Otaria flavescens (Shaw, 1800) (Pinnipedia, Otariidae), no litoral Sul do Rio Grande do Sul, Brasil.* - M.Sc. Thesis Fundação Universidade do Rio Grande, Rio Grande, RS, 88 pp.
- Santos, R.A. 1992. *Relações tróficas do calamar argentino Illex argentinus (Castellanos, 1960) (Teuthoidea: Ommastrephidae) no sul do Brasil.* - M.Sc. Thesis Fundação Universidade do Rio Grande, Rio Grande, RS, 85 pp.
- Santos, R.A. & M. Haimovici 1997a. Reproductive biology of winter-spring spawners of *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) off southern Brazil. - *Scientia Marina* 61 (1): 53-64.
- Santos, R.A. & M. Haimovici 1997b. Food and feeding of the short -finned squid *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) off southern Brazil. - *Fisheries Research* 33: 139-147.

SARSLA (REF. 98-51)

- Santos, R.A. & M. Haimovici, 1998. Cephalopods in the diet of marine mammals stranded or incidentally caught along Southeast and Southern Brazil (21° to 34 ° S). - *International Council for the Exploration of the Sea*, C.M. 1998/M:35, 15 pp.
- Santos, R.A. & M. Haimovici, in press. Trophic relationships of the long-finned squid *Loligo sanpaulensis* on the southern Brazilian shelf. - *South African Journal of Marine Science* 20.
- Schwingel, P.R. 1991. *Alimentação de Engraulis anchoita (Clupeiformes: Engraulidae) na plataforma continental do Rio Grande do Sul, Brasil*. - M.Sc. Thesis Universidade do Rio Grande, Rio Grande, RS, 98 pp.
- Vaske, T. Jr. 1994. Alimentação da rêmora *Remora osteochei* Cuvier, 1829 e peixe-piloto *Naucrates ductor* Linnaeus, 1758, no sul do Brasil. - *Revista Brasileira de Biologia* 55 (2): 315-321.
- Vaske, T. Jr. & G. Rincón, 1998. Conteúdo estomacal dos tubarões azul (*Prionace glauca*) e anequim (*Isurus oxyrinchus*) em águas oceânicas no sul do Brasil. - *Revista Brasileira de Biologia* 58 (3): 445-452.
- Vooren, C.M., M. Haimovici, P.C. Vieira, V.S. Duarte & B.P. Ferreira 1988. Pesca experimental na margem externa da plataforma e no talude continental do Rio Grande do Sul no inverno de 1986. - *Anais V Congresso Brasileiro de Engenharia de Pesca, Recife, PE*, 435-447.

Table 1. List of the fishes, cephalopods, penguins and marine mammals of southern Brazil that had their diet studied for predation on *Illex argentinus*. Region (shelf, upper slope and oceanic), habitat (demersal: dem and pelagic: pel), number of stomach with food examined and mean annual commercial landings in tons (1990-1994 period) in southern Brazil (from HAIMOVICI & al. 1997 and PERES & HAIMOVICI, 1998) are indicated.

Predator species	Common name	Mean annual Commercial landings	Region and Habitat	Number stomachs with food	Source of data
------------------	-------------	---------------------------------------	--------------------------	---------------------------------	----------------------

SARSIA (REF. 98-51)

FISHES

<i>Engraulis anchoita</i>	anchoita	-	shelf-pel	512	2
<i>Pomatomus saltatrix</i>	bluefish	3521	shelf-pel	164	1
<i>Scomber japonicus</i>	chub mackerel	969	shelf-pel	30	2
<i>Trachurus lathami</i>	rough scad	1555	shelf-pel	124	2
<i>Conger orbignyanus</i>	Argentine conger	-	shelf-dem	146	1
<i>Cynoscion guatucupa</i>	striped weakfish	8785	shelf-dem	220	1
<i>Cynoscion jamaicensis</i>	Jamaica weakfish	-	shelf-dem	73	1
<i>Macrodon ancylodon</i>	king weakfish	3966	shelf-dem	1402	3
<i>Merluccius hubbsi</i>	Argentine hake	129	shelf-dem	231	1
<i>Micropogonias furnieri</i>	white croaker	14709	shelf-dem	194	1
<i>Mustelus canis</i>	smooth dogfish	-	shelf-dem	54	1
<i>Pagrus pagrus</i>	red porgy	238	shelf-dem	362	1
<i>Paralichthys isosceles</i>	flounder	-	shelf-dem	90	1
<i>Paralichthys orbignyanus</i>	flounder	<1000	shelf-dem	308	1
<i>Paralichthys patagonicus</i>	Patagonian flounder	<1000	shelf-dem	290	1
<i>Percophis brasiliensis</i>	Brazilian flathead	-	shelf-dem	66	1
<i>Porichthys porosissimus</i>	lantern midshipman	-	shelf-dem	114	1
<i>Prionotus nudigula</i>	red searobin	-	shelf-dem	244	1
<i>Prionotus punctatus</i>	bluewing searobin	988	shelf-dem	743	1
<i>Rhinobatus horkeli</i>	Brazilian guitarfish	460	shelf-dem	1000	1;4
<i>Squatina argentina</i>	Argentine angel shark	-	shelf-dem	56	1
<i>Squatina guggenheim</i>	angel shark	<1000	shelf-dem	109	1
<i>Squatina occulta</i>	angel shark	<1000	shelf-dem	58	1
<i>Sympterygia acuta</i>	skate	-	shelf-dem	1510	5
<i>Sympterygia bonapartei</i>	skate	-	shelf-dem	809	5
<i>Trichiurus lepturus</i>	cutlassfish	441	shelf-dem	490	1
<i>Umbrina canosai</i>	Argentine croaker	9629	shelf-dem	726	1
<i>Urophycis brasiliensis</i>	squirrel codling	1186	shelf-dem	663	1
<i>Evoxymetopon taeniatus</i>	channel seabbarfish	-	upper slope-dem	14	1
<i>Galeorhinus galeus</i>	school shark	-	upper slope-dem	101	1
<i>Helicolenus lahillei</i>	blackbelly rosefish	-	upper slope-dem	33	1
<i>Polyprion americanus</i>	wreckfish	2036	upper slope-dem	>100	1
<i>Scyliorhinus besnardi</i>	polkadot catshark	-	upper slope-dem	8	1

Table 1. continuation...

Predator species	Common name	Mean annual Commercial	Region and Habitat	Number stomachs with food	Source of data
FISHES					
<i>Katsuwonus pelamis</i>	skipjack tuna	2402	shelf, upper slope-pel	295	1

SARSIA (REF. 98-51)

Billfishes ^(b)		-	oceanic-pel	151	1
<i>Coryphaena hippurus</i>	common dolphinfish	-	oceanic-pel	71	1
<i>Istiophorus albicans</i>	Atlantic sailfish	-	oceanic-pel	35	1
<i>Isurus oxyrinchus</i>	shortfin mako	<500	oceanic-pel	19	1
<i>Naucrates ductor</i>	pilotfish	-	oceanic-pel	39	6
<i>Prionace glauca</i>	blue shark	<500	oceanic-pel	40	1;7
<i>Sphyrna lewini</i>	hammerhead shark	<500	oceanic-pel	13	1
<i>Tetrapturus albidus</i>	white marlin	-	oceanic-pel	34	1
<i>Thunnus alalunga</i>	albacore	1075	oceanic-pel	101	1
<i>Thunnus albacares</i>	yellowfin tuna	684	oceanic-pel	343	1
<i>Thunnus obesus</i>	bigeye tuna	500	oceanic-pel	73	1
<i>Xiphias gladius</i>	swordfish	601	oceanic-pel	195	1
CEPHALOPODS					
<i>Loligo sanpaulensis</i>	common long-finned squid	100	shelf-dem	313	1
<i>Illex argentinus</i>	Argentine short-finned squid	-	shelf-dem	151	1
<i>Illex argentinus</i>	Argentine short-finned squid	-	upper slope-dem	212	1
PENGUINS					
<i>Spheniscus magellanicus</i>	Magellanic penguin		shelf	120	1
MARINE MAMMALS					
<i>Otaria flavescens</i>	South american sea lion		shelf	(a)	8
<i>Pontoporia blainvillei</i>	franciscana		shelf	361	1;9
<i>Tursiops truncatus</i>	bottlenose dolphin		shelf	13	1;9
<i>Arctocephalus australis</i>	South american fur seal		shelf, slope	15	1
<i>Kogia sima</i>	dwarf sperm whale		shelf, slope	1	10
<i>Delphinus sp</i>	common dolphin		shelf, oceanic	3	1
<i>Globicephala melas</i>	long-finned pilot whale		shelf, oceanic	4	1
<i>Physeter macrocephalus</i>	sperm whale		slope, oceanic	1	11
<i>Arctocephalus gazzella</i>	Antarctic fur seal		oceanic	3	1
<i>Arctocephalus tropicalis</i>	Subantarctic fur seal		oceanic	12	1
<i>Mirounga leonina</i>	Southern elephant seal		oceanic	1	1
<i>Kogia breviceps</i>	pigmy sperm whale		oceanic	2	1
<i>Lagenodelphis hosei</i>	Fraser's dolphin		oceanic	4	1
<i>Orcinus orca</i>	killer whale		oceanic	2	1
<i>Pseudorca crassidens</i>	false killer whale		oceanic	3	1

1 examined by the authors	5 QUEIROZ, 1986	9 PINEDO, 1982	(a) numbers not reported
2 SCHWINGEL, 1991	6 VASKE, 1994	10 PINEDO, 1987	(b) Included both <i>Istiophorus</i>
3 JURAS & YAMAGUTI, 1985	7 VASKE & RINCÓN, 1998	11 CLARKE & al. 1980	<i>albicans</i> and <i>Tetrapturus albidus</i> not
4 LESSA, 1982	8 ROSAS, 1989		identified to species level

Table 2. List of the fishes, cephalopods, penguins and marine mammals of southern Brazil that preyed on *Illex argentinus*. Percent of stomachs with *Illex argentinus* (%FO), numbers of squid per stomach, their mantle length (ML) and body weight (BW) mean and range are indicated.

Predator species	<i>Illex argentinus</i>		
	%FO	Numbers per stomach	Mean and range ML(mm) BW(g)
FISHES			
<i>Merluccius hubbsi</i> ^(a)	-	-	-
<i>Pagrus pagrus</i> ^(a)	-	-	-
<i>Pomatomus saltatrix</i>	1.8	-	-
<i>Squatina argentina</i> ^(a)	5.4	-	-
<i>Squatina occulta</i>	1.7	1	265.0 351.0
<i>Trichiurus lepturus</i>	3.1	1 - 4	65.5 (20 - 200) 20.1 (0.2 - 156)
<i>Evoxymetopon taeniatus</i>	7.1	3	36.7 (30 - 40) 1.4 (0.8 - 2)
<i>Galeorhinus galeus</i> ^(a)	18.8	-	-
<i>Helicolenus lahillei</i>	18.2	1	127.7 (60 - 280) 88.6 (5 - 415)
<i>Polyprion americanus</i> ^(c)	26.7	1 - 4	230.6 (80 - 332) 274.0 (12 - 693)
<i>Scyliorhinus besnardi</i>	62.5	1 - 2	194.9 (108 - 293) 182.7 (277 - 476)
Billfishes ^(b)	4.0	1 - 12	163.1 (93 - 293) 121.3 (18 - 476)
<i>Coryphaena hippurus</i>	7.0	1-2	222.7 (125 - 281) 241.8 (41 - 413)
<i>Istiophorus albicans</i>	8.6	4 - 80	97.9 (57 - 192) 25.9 (25 - 140)
<i>Isurus oxyrinchus</i>	5.3	1	319.2 614.1
<i>Katsuwonus pelamis</i>	1.0	1 - 6	81.5 (54 - 131) 10.6 (4 - 45)
<i>Naucrates ductor</i> ^(a)	-	-	-
<i>Prionace glauca</i> ^(a)	5.0	-	-
<i>Sphyrna lewini</i>	7.7	2	278.7 (261 - 297) 408.8 (335 - 483)
<i>Tetrapturus albidus</i>	5.9	1 - 40	113.0 (62 - 166) 119.5 (72 - 163)
<i>Thunnus alalunga</i>	11.9	1 - 5	239.4 (130 - 312) 285.2 (46 - 559)
<i>Thunnus albacares</i>	12.5	1 - 47	173.7 (40 - 345) 176.4 (2 - 778)
<i>Thunnus obesus</i>	49.3	1 - 55	261.7 (144 - 378) 360.6 (59 - 802)
<i>Xiphias gladius</i>	31.3	1 - 61	256.5 (92 - 345) 347.5 (17 - 778)
CEPHALOPODS			
<i>Loligo sanpaulensis</i>	0.3	1	13.7 0.3
<i>Illex argentinus</i> (shelf)	6.0	1 - 2	37.0 (19 - 49) 3.0 (0.2 - 9)
<i>Illex argentinus</i> (upper slope)	9.0	1	70.9 (44 - 130) 12.0 (2 - 47)
PENGUINS			
<i>Spheniscus magellanicus</i>	3.0	1 - 3	160.7 (41 - 248) 133.8 (2 - 288)
MARINE MAMMALS			
<i>Arctocephalus tropicalis</i>	9.1	5	325.9 (18 - 333) 632.6 (586 - 673)
<i>Mirounga leonina</i>	100.0	3	279.4 (260 - 313) 419.7 (331 - 577)
<i>Delphinus</i> sp	100.0	4 - 9	59.0 (21 - 326) 24.7 (0.4 - 652)
<i>Globicephala melas</i>	75.0	1 - 4	220.6 (150 - 332) 246.0 (67 - 693)
<i>Kogia breviceps</i>	100.0	1 - 31	280.4 (151 - 339) 459.3 (105 - 734)
<i>Physeter macrocephalus</i>	100.0	75	(237 - 378) (251 - 935)

(a) %FO and/or squid numbers and size not

(b) Included both *Istiophorus albicans* and *Tetrapturus albidus* not identified to

(c) from 15 samples of over hundred stomachs pooled

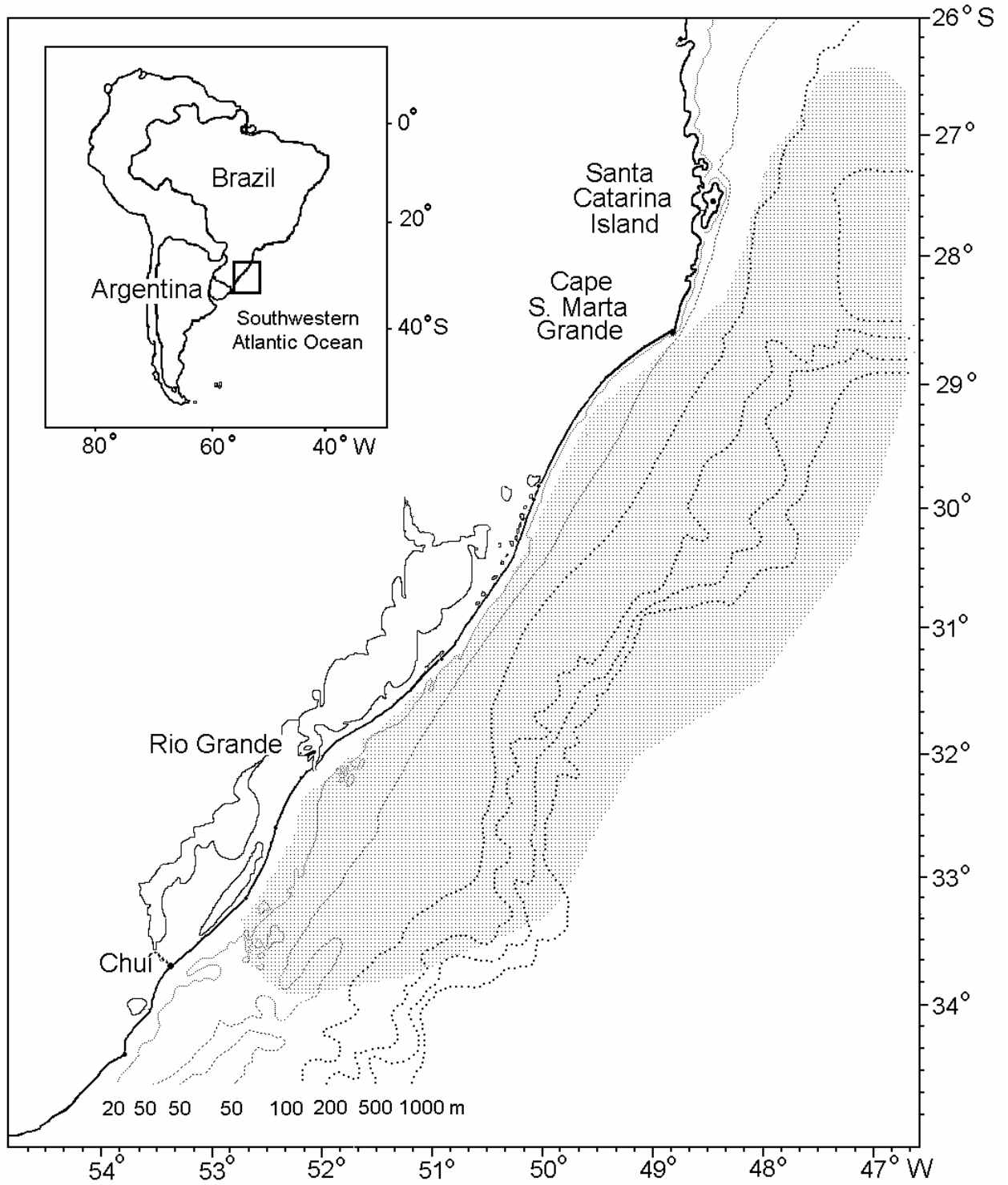


Fig. 1. Map of southern Brazil showing the region from where the stomach contents of 63 species of potential predators of *Illex argentinus* were collected.

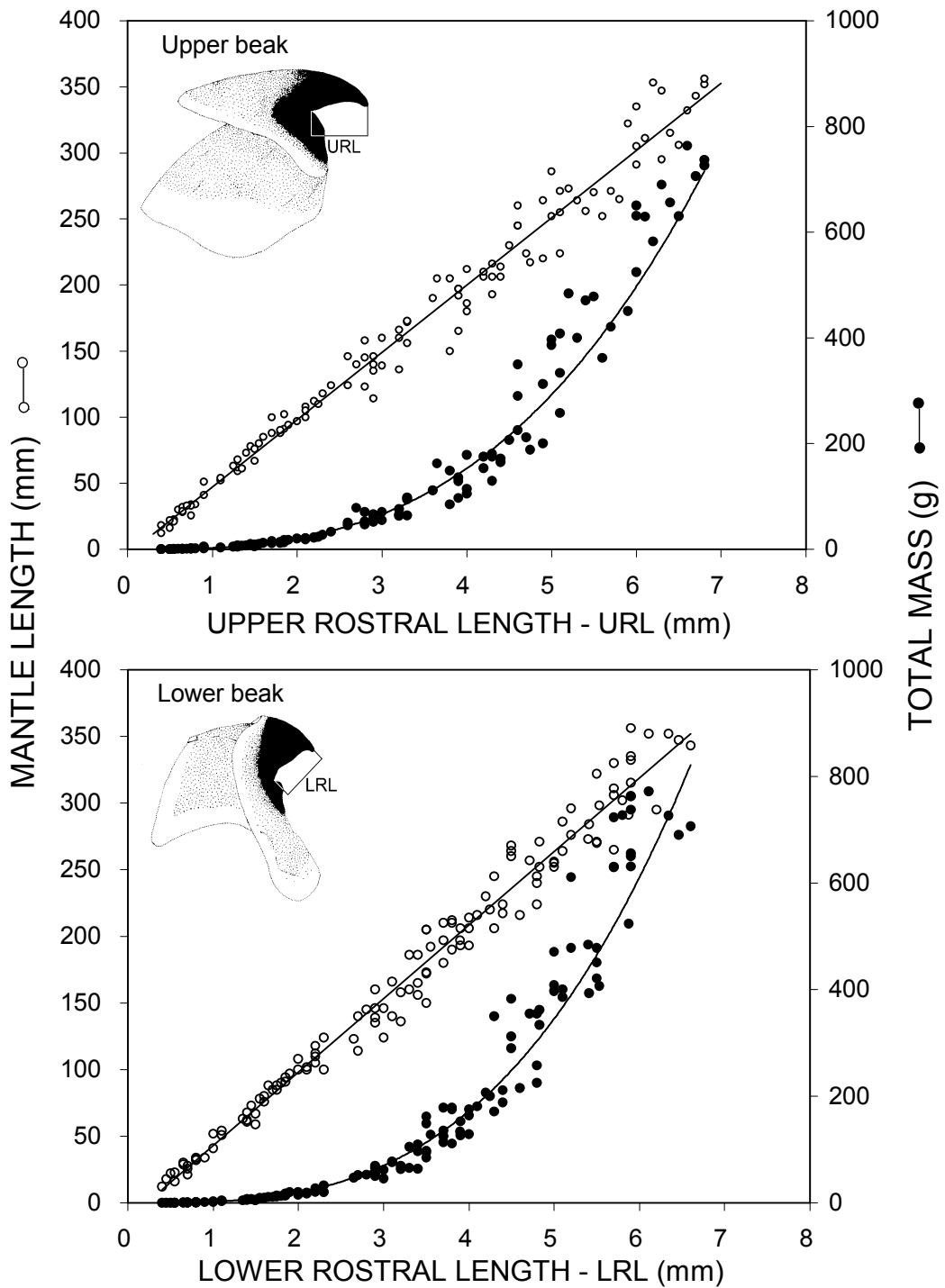


Fig. 2. Mantle length vs. beak rostral length and body weight vs. beak rostral length relationships of *Illex argentinus* off southern Brazil. (The corresponding equations are given in the text).

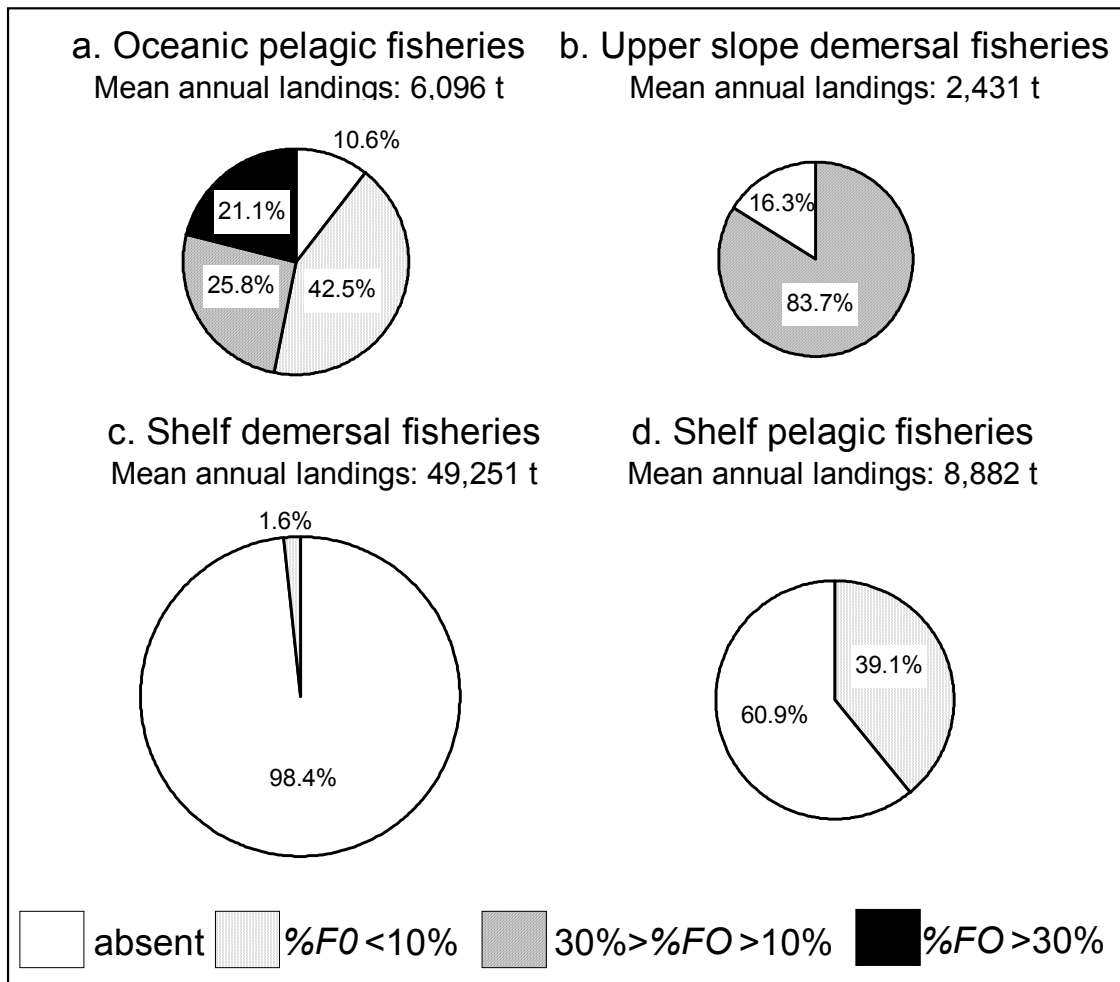


Fig. 3. Percentages of the mean annual landings of the oceanic pelagic (a), upper slope demersal (b) shelf demersal (c) and shelf pelagic (d) fisheries along southern Brazil (1990 -1994) of the fish species that fed very frequently ($\%FO > 30\%$), frequently ($30\% > \%FO > 10\%$) and occasionally ($\%FO < 10\%$) on the short-finned squid *Illlex argentinus*. (Mean annual landing data for 1990-1994 period from HAIMOVICI & al. 1997 and PERES & HAIMOVICI 1998).

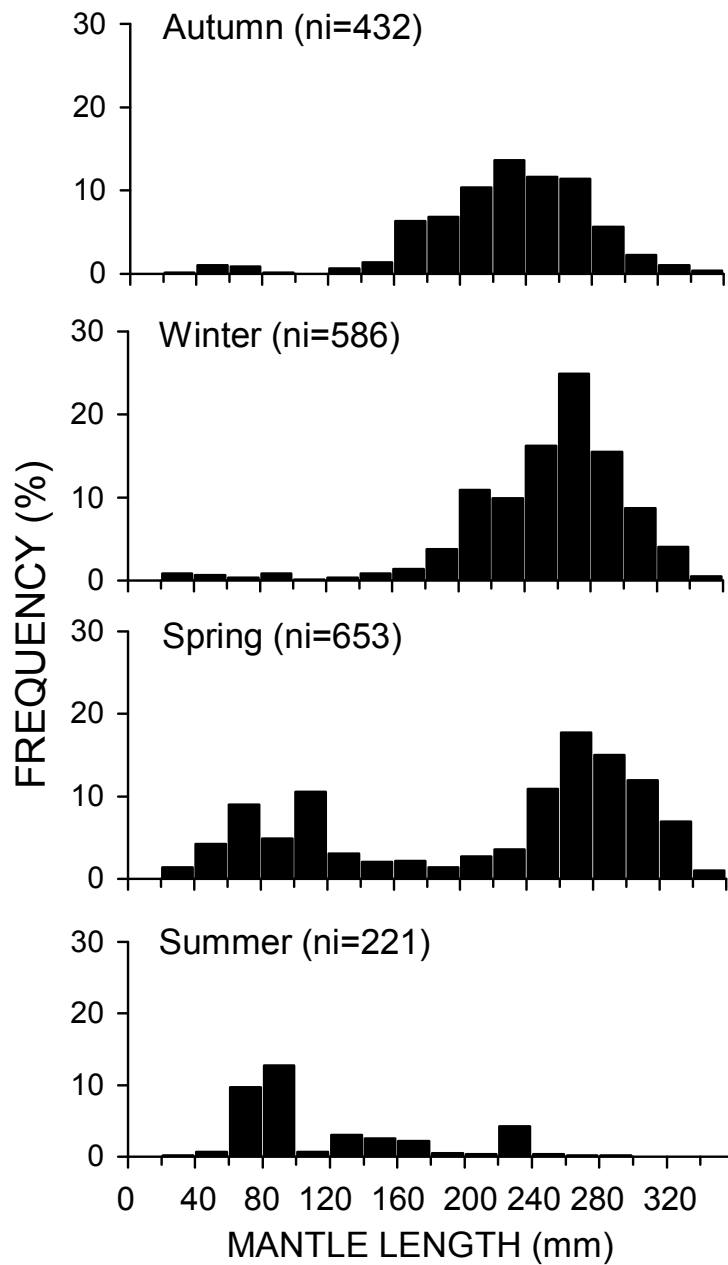


Fig. 4. Mantle length distributions of *Illex argentinus* in the stomach contents of all predators pooled by seasons off southern Brazil (ni= number of specimens of *I. argentinus*).

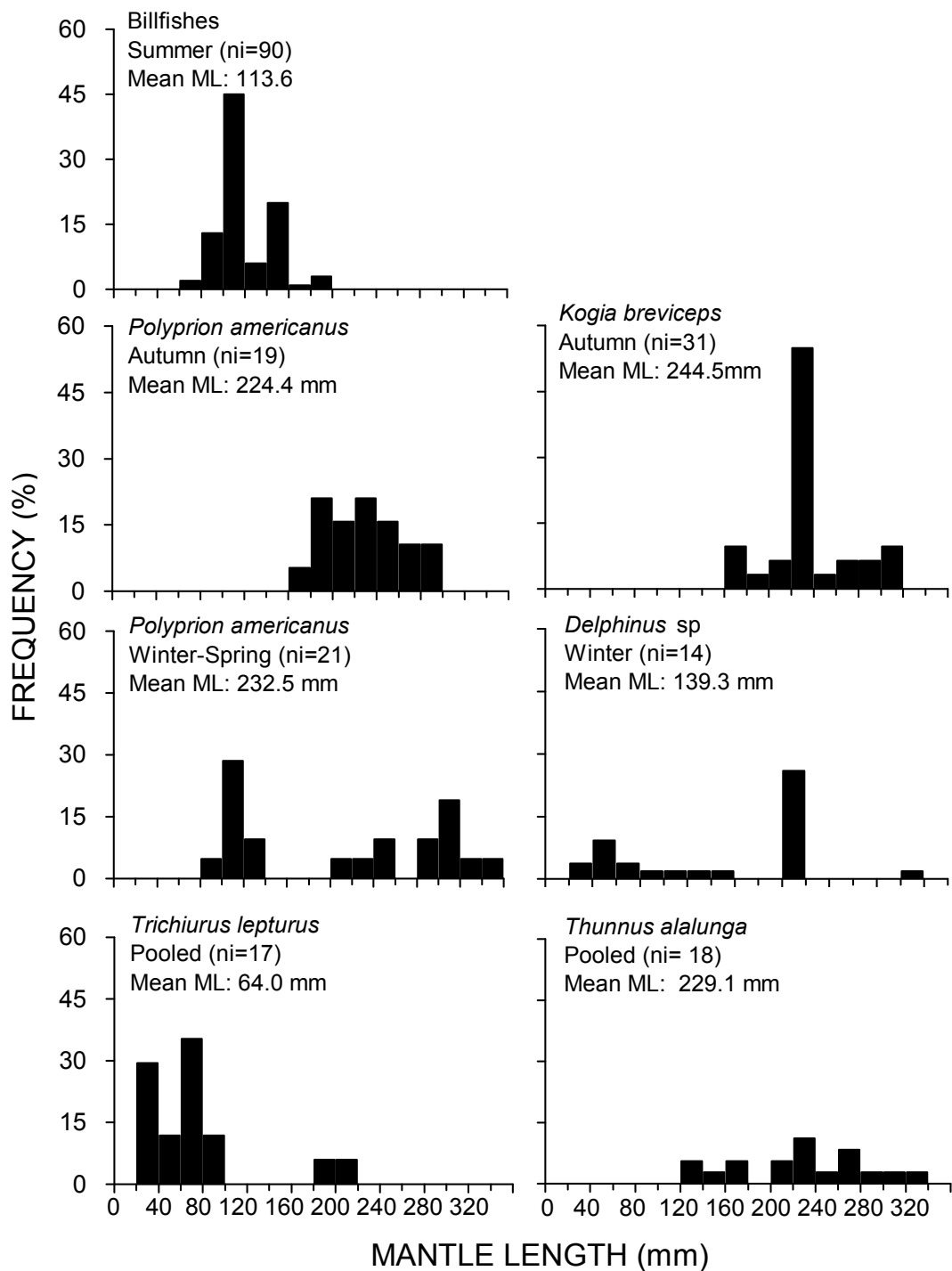


Fig. 5. Mantle length distributions of *Illex argentinus* in the stomach contents of billfishes, (*Istiophorus albicans* and *Tetrapturus albidus*), *Polyprion americanus*, *Trichiurus lepturus*, *Kogia breviceps*, *Delphinus* sp and *Thunnus alalunga* off southern Brazil (ni= number of specimens of *I. argentinus*).

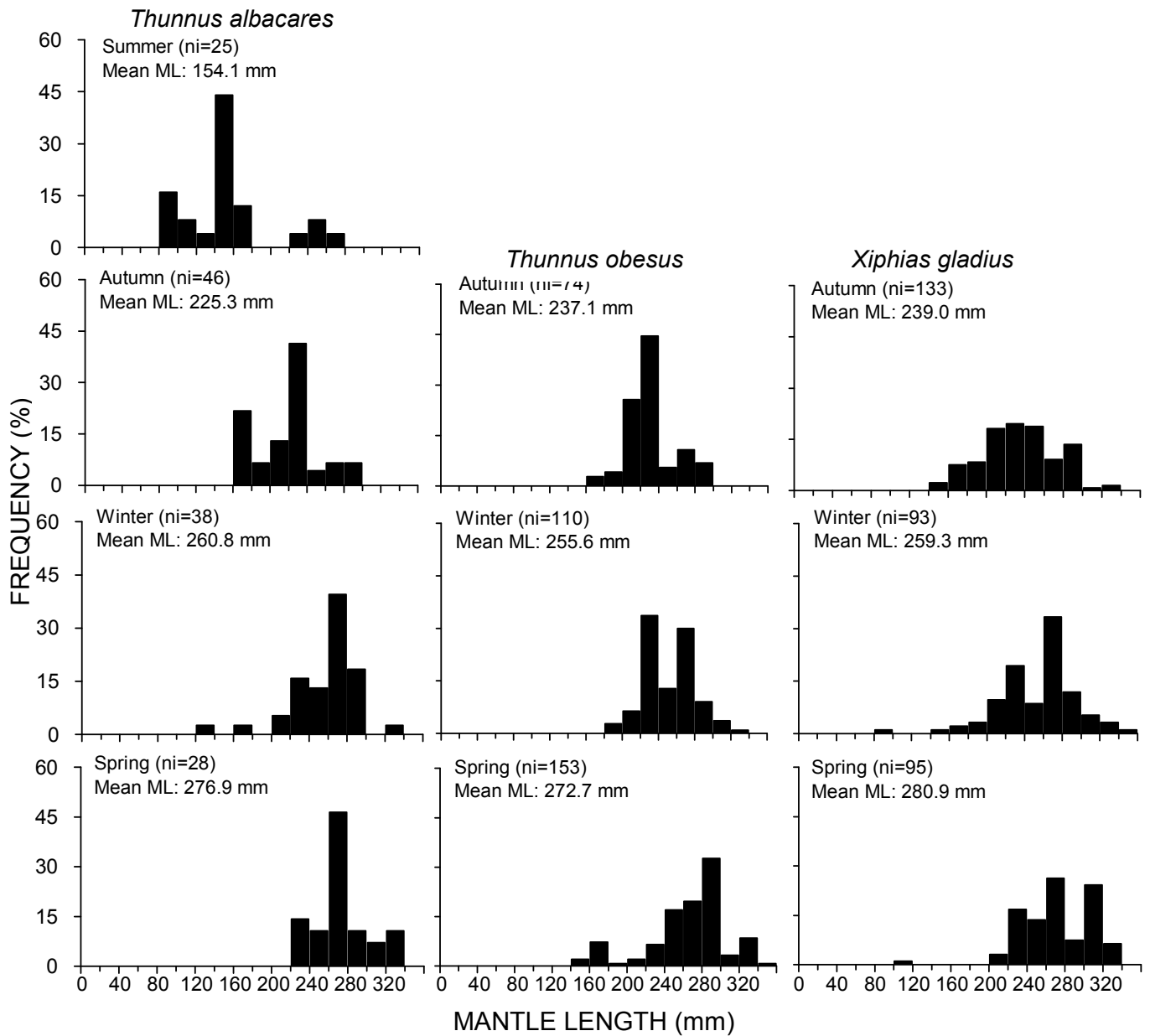


Fig. 6. Mantle length distributions of *Illex argentinus* in the stomach contents of *Thunnus albacares*, *T. obesus* and *Xiphias gladius* off southern Brazil (ni= number of specimens of *I. argentinus*).

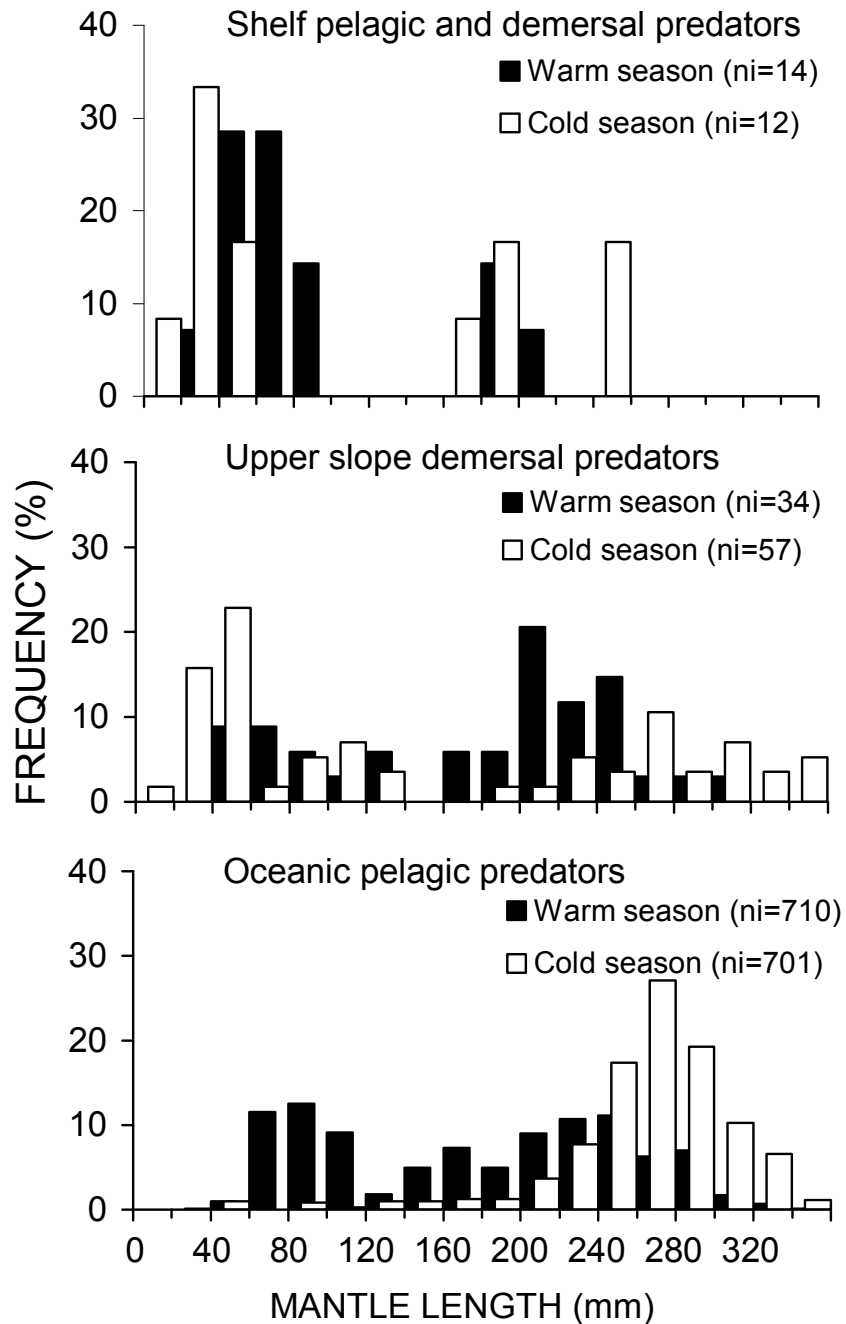


Fig. 7. Mantle length distributions of *Illex argentinus* in the stomach contents of shelf demersal and pelagic, upper slope demersal and oceanic pelagic predators in cold (winter and early spring) and warm (summer and early autumn) seasons off southern Brazil (ni= number of specimens of *I. argentinus*).

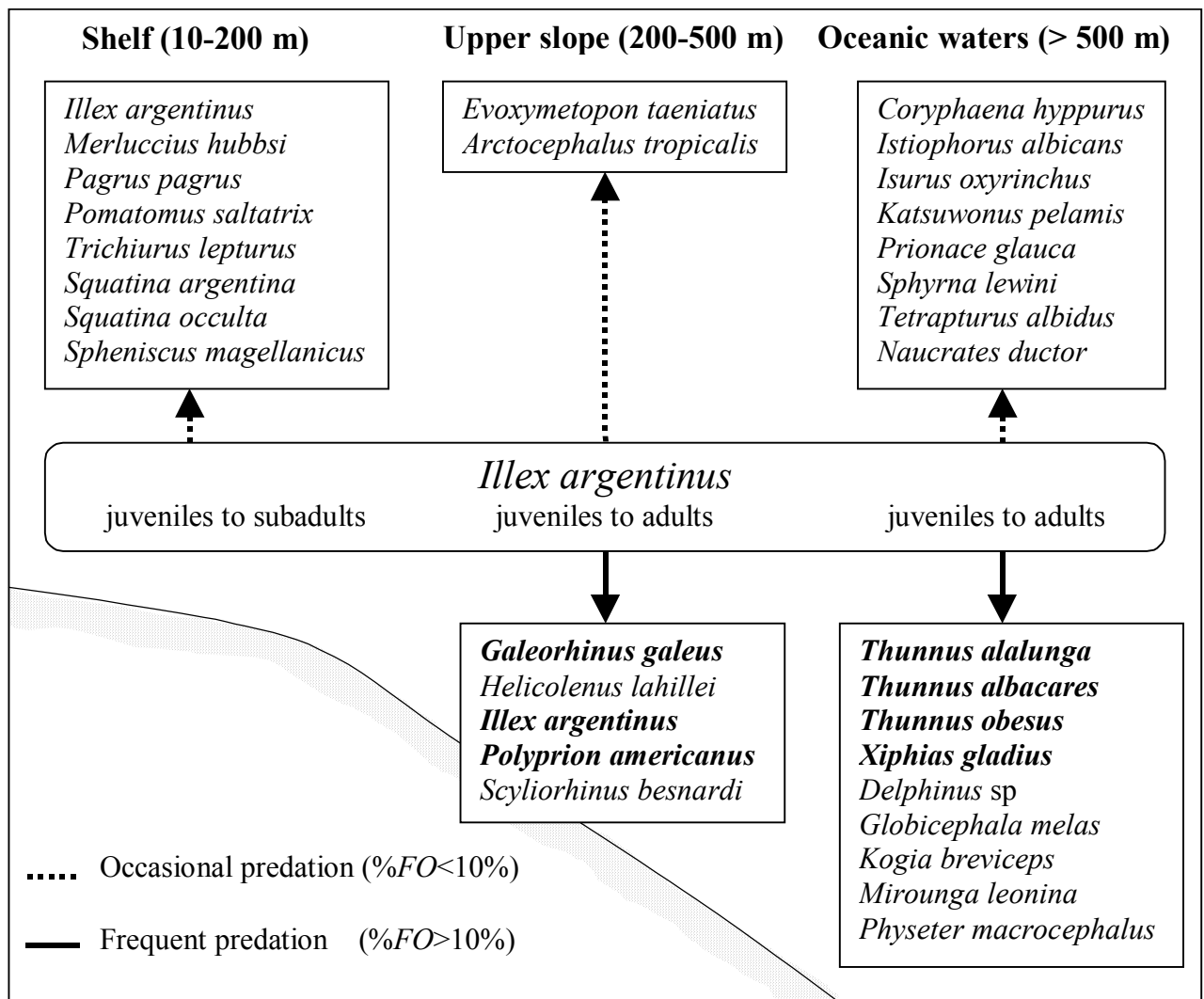


Fig. 8. Diagrammatic summary of predation on *Illex argentinus* off southern Brazil. In bold abundant species that preyed frequently ($%FO > 10\%$) on the short-finned squid.

ANEXO IV

Santos, R.A. & Haimovici, M. 1997. Reproductive biology of winter spring spawners of *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) off southern Brazil. *Scientia Marina* 61 (1): 53-64.

Baixar do site: <http://www.icm.csic.es/scimar/index.php/secId/6/IdNum/98/>

Anexo V

Santos, R.A. & Haimovici, M. Cefalópodes na dieta de médios e grandes peixes pelágicos da plataforma externa e águas oceânicas adjacentes da região sul do Brasil. (manuscrito)

**Cefalópodes na dieta de médios e grandes peixes pelágicos
da plataforma externa e águas oceânicas adjacentes
da região sul do Brasil.**

Roberta Aguiar dos Santos & Manuel Haimovici

Resumo. Foram identificados e medidos os cefalópodes encontrados em 734 conteúdos estomacais de 11 espécies de médios e grandes peixes pelágicos coletados com vara e isca-viva e espinhel de superfície nas regiões de plataforma externa e águas oceânicas adjacentes entre 27°S e 34°S entre 1979 e 1996. Foram encontradas vinte famílias e pelo menos 29 espécies de cefalópodes nos conteúdos estomacais examinados. Cefalópodes foram frequentes na dieta da maioria das espécies estudadas, tendo maior importância para *Thunnus alalunga*, *T. albacares*, *T. obesus*, *Xiphias gladius*, *Tetrapturus albidus* e *Prionace glauca*, sendo menos frequentes na dieta de *Katsuwonus pelamis*, *Istiophorus albicans*, *Coryphaena hippurus*, *Isurus oxyrinchus* e *Sphyrna lewini*. Omastrefídeos foram os cefalópodes encontrados em maior número e com maior frequência de ocorrência. *Ornithoteuthis antillarum* foi a espécie mais frequente em *T. alalunga*, *T. albacares*, *Istiophorus albicans* e *Tetrapturus albidus*, que se alimentaram principalmente de pequenos exemplares. *Illex argentinus* e *Ommastrephes bartramii*, foram os principais cefalópodes predados por *Xiphias gladius* e *Thunnus obesus*, alimentando-se de presas maiores. Outra lula oceânica relativamente frequente na dieta dos atuns e tubarões pelágicos foi *Lycoteuthis lorigera*. Lulas amoniacais como *Ancistrocheirus lesueurii*, *Octopoteuthis* sp, *Histioteuthis* spp e *Chiroteuthis veranii*, fizeram parte da dieta de todos os predadores,

sendo algumas destas espécies particularmente importantes na dieta de *Prionace glauca*. Com menor frequência foram encontradas as lulas *Loligo plei*, *Loligo sanpaulensis*, *Abralia* spp, *Enoploteuthis* sp, *Abraliopsis* sp enoploteutídeos, *Moroteuthis robsoni*, *Pholidoteuthis boschmai*, *Architeuthis* sp, *Todarodes filippovae* e *Thysanoteuthis rhombus*, os polvos pelágicos *Japetella diaphana*, *Tremoctopus violaceus*, *Ocythoe tuberculata*, *Argonauta nodosa*, *Haliphron atlanticus* e o vampyromorfo *Vampyroteuthis infernalis*. Este trabalho ressalta a importância dos cefalópodes como elo intermediário nas cadeias tróficas epi e mesopelágicas da região de plataforma externa e águas oceânicas adjacentes da região sul do Brasil.

Introduction

The neritic cephalopod fauna distribution and composition are relatively known in southern Brazil, from research cruises or commercial landings (Palacio, 1977; Juanicó, 1979; Haimovici & Perez, 1991a; Haimovici *et al.*, 1994). Less is known on the cephalopod fauna from slope and oceanic adjacent waters, where a few numbers of cruises were performed and fisheries are target to large demersal fishes as the wreckfish (*Polyprion americanus*) and ~~xxxxxxxx~~ (*Lopholatilus villari*) with bottom longliners and large pelagic fishes as tunas (*Thunnus* spp) and the swordfish (*Xiphias gladius*) (Haimovici *et al.*, 1997).

The importance of a organism group in an ecosystem can be evaluated from the dietary study of their potential predators (Clarke, 1987). This method is particularly important in oceanic ecosystems where cephalopod samples are difficult to obtain. Most of oceanic large pelagic fishes are teuthophagous and frequently used as cephalopods collectors (Clarke, 1987; Bello, 1996).

In southern Brazil, the skipjack tuna fishery with live bite mean annual landings from 1990 to 1994 reach around 2,400 tones, whilst large tunas, billfishes and pelagic sharks, fished with superficial longliners about 3,400 tones (Haimovici *et al.*, 1997). The occurrence of cephalopods in stomach contents of oceanic pelagic fishes in southern Brazil was reported. A presença frequente de cefalópodes em conteúdos estomacais de peixes pelágicos oceânicos no sul do Brasil já havia sido registrada por Zavala-Camin (1981, 1987), Mello (1990), Vilela (1990), Vaske & Rincón, (1998) e Vaske & Castello (1998).

Ao longo dos anos, os cefalópodes encontrados em conteúdos estomacais da maior parte dos médios e grandes peixes pelágicos foram recebidos para a identificação. Em geral, estes cefalópodes encontrados nos conteúdos estomacais apresentaram-se bastante digeridos, muitas vezes restando apenas bicos, que em muitos casos permitem a identificação específica das presas e também podem ser usados para estimar seus comprimentos e pesos (Clarke, 1986). Este trabalho teve como objetivos estudar a presença de diferentes espécies de cefalópodes e avaliar sua importância relativa nas dietas destes predadores nas águas da plataforma externa e águas oceânicas adjacentes no sul do Brasil.

Material e Métodos

O material utilizado neste estudo foram os restos de cefalópodes encontrados em conteúdos estomacais de diversos predadores pelágicos coletados ao longo da plataforma externa, talude e águas oceânicas adjacentes do sul do Brasil. Incluíram 1361 conteúdos de *Katsuwonus pelamis* (bonito-listrado), *Thunnus albacares* (albacora-laje), *Thunnus alalunga* (albacora-branca), *Thunnus obesus* (albacora-bandolim), *Xiphias gladius* (espadarte), *Istiophorus albicans* (agulhão-vela), *Tetrapturus albidus* (agulhão-branco), *Coryphaena*

hippurus (dourado), *Prionace glauca* (tubarão-azul), *Isurus oxyrinchus* (tubarão-anequim) e *Sphyrna lewini* (tubarão-martelo). Os bonitos-listrados foram coletados a partir dos desembarques da frota comercial da pesca com vara e isca-viva em 1996 e as espécies restantes com espinhel de superfície em cruzeiros de prospeção pesqueira no N/p Orion do Instituto de Pesca de Santos ou viagens de pesca comercial entre 1979 e 1991. As amostras provêm da pesca entre Santa Marta Grande e Chuí entre as isóbatas de 250 e 3500 m (Fig. 1).

A identificação das presas inteiras e dos bicos teve como base a coleção de referência de cefalópodes do Laboratório de Recursos Pesqueiros Demersais e Cefalópodes do Departamento de Oceanografia da Fundação Universidade Federal do Rio Grande. As espécies ainda não registradas na região, foram identificadas a partir da bibliografia (Roper *et al.*, 1984; Nesis, 1987) e do guia de identificação de bicos de Clarke (1986).

Os cefalópodes encontrados inteiros tiveram o comprimento do manto (ML) medido em milímetros e o peso total (TW) registrado em gramas. Na maioria dos casos, apenas foram encontrados restos semidigeridos e bicos. Neste casos foram medidos o comprimento do rostro dos bicos inferior (LRL) e superior (URL) de lulas e sepiolídeos ou o comprimento do escudo dos bicos inferior (LHL) e superior (UHL) dos polvos, seguindo as definições descritas em Clarke (1986). Os ML e TW dos cefalópodes predados foram estimados a partir de equações que relacionam as medidas dos bicos, com os comprimentos do manto e o peso, calculadas a partir da coleção de referência. Para espécies não representadas na coleção de referência, foram utilizadas as equações disponíveis em Clarke (1986).

A importância relativa de cada espécie de cefalópode na dieta de cada predador foi avaliada através da porcentagem de estômagos com cefalópodes analisados desse predador (*FO*). As *FO* foram calculadas separadamente por épocas do ano: inverno-primavera (julho a dezembro) e verão-outono (janeiro a junho). Foram também consideradas as porcentagens do número de exemplares de cada espécie de cefalópode em relação ao total de cefalópodes encontrados nos conteúdos estomacais de cada espécie de predador.

Neste trabalho foi analisada a presença de cefalópodes nos conteúdos estomacais recebidos no laboratório. A importância das outras presas foi apresentada em trabalhos dos pesquisadores que disponibilizaram o material de cefalópodes (Zavala-Camin, 1987; Vaske & Castello, 1998; Vaske & Rincón, 1998; Mello, 1992).

Resultados

Um total de 4924 cefalópodes pertencentes a 20 famílias e ao menos 29 espécies, dentre lulas musculares, amoniacais, polvos pelágicos e um vampyromorfo, foram encontrados em 734 dos 1361 estômagos com alimento (Fig. 2). A seguir apresenta-se os resultados obtidos por predador:

***Katswonus pelamis* (bonito-listrado)**

Foram examinados 295 conteúdos coletados no verão-outono, dos quais 19,7% continham cefalópodes pequenos. As principais espécies encontradas foram *Ornithoteuthis antillarum* (*FO*= 9,5%) e *Argonauta nodosa* (*FO*= 8,8%) (Tabela 1), sendo este polvo pelágico, o mais importante em termos de números de exemplares encontrados (Fig.3).

***Thunnus alalunga* (albacora-branca)**

Nos 110 estômagos com alimento examinados foram registradas 15 espécies de cefalópodes, que estiveram presentes em 80,9 % destes estômagos (Tabela 1). Nos dois períodos, a composição de cefalópodes foi muito semelhante, sendo a espécie mais freqüente *Ornithoteuthis antillarum* (FO= 47,2%), seguido de pequenos *Lycoteuthis lorigera* (FO= 12,7%), *Illex argentinus* (FO= 12,9%) e *Heteroteuthis dispar* (FO= 11,8%). A ocorrência em número de exemplares também foi maior para *Ornithoteuthis antillarum* (> 40,0 %), seguido por *Lycoteuthis lorigera*, enoploteutídeos e a lula amoniacal *Histioteuthis* sp (Fig. 3, Tabela 1).

***Thunnus albacares* (albacora-laje)**

Pelo menos 20 espécies de cefalópodes foram encontradas no período de inverno-primavera, ocorrendo em 63,6 % dos 283 conteúdos com alimento analisados (Tabela 2). As espécies mais freqüentes foram *Ornithoteuthis antillarum* (FO= 23,6%), seguido de *Illex argentinus* (FO= 18,0%), *Ommastrephes bartramii* (FO= 10,2%) e *Argonauta nodosa* (FO= 8,8%). O número de exemplares encontrados de *Ornithoteuthis antillarum* foi também maior, correspondendo a 46,9% do total encontrado, seguido por *Illex argentinus* (19,3%) (Fig.3).

No período de verão-outono 15 espécies foram encontradas, e os cefalópodes ocorreram em 62,2% dos 135 conteúdos estomacais. Predominaram também *Ornithoteuthis antillarum* (FO= 43,7%), *Illex argentinus* (FO= 13,3%) e *Ommastrephes bartramii* (FO= 7,4%). Em número de exemplares, novamente *Ornithoteuthis antillarum* predominou (62,0%), seguido de *Illex argentinus* (19,4%).

***Thunnus obesus* (albacora-bandolim)**

Foram encontradas 14 espécies de cefalópodes no inverno-primavera, ocorrendo em 78,1 % dos 101 conteúdos estomacais examinados (Tabela 3). A espécie mais freqüente foi *Illex argentinus* (FO= 57,8%), seguido por *Ommastrephes bartramii* (FO= 16,4%) e *Ornithoteuthis antillarum* (FO= 14,1%). Em número, *Illex argentinus* também foi a espécie predominante (84,3%) (Fig.3).

No verão-outono 13 espécies de cefalópodes foram encontradas, ocorrendo em 67,6% dos conteúdos estomacais, sendo a espécie mais freqüente *Illex argentinus* (FO= 35,1%), seguido por *Chiroteuthis veranii* (FO= 24,3%), *Ommastrephes bartramii* (FO= 21,6%), *Lycoteuthis lorigera* (FO= 21,6%) e *Ornithoteuthis antillarum* (FO= 13,5%). *Illex argentinus* também foi mais freqüente em número (55,8%), seguido por *Lycoteuthis lorigera* e lulas amoniacais (10,6%) representadas principalmente por e *Chiroteuthis veranii* (Fig.3, Tabela 3).

***Xiphias gladius* (espadarte)**

No período de inverno-primavera, foram encontradas 13 espécies de cefalópodes, que ocorreram em 70,2 % dos conteúdos estomacais (Tabela 4). As principais espécies encontradas foram *Illex argentinus* e *Ommastrephes bartramii* com FO= 31,7%, seguidos por *Chiroteuthis veranii* (FO= 9,6%) (Tabela 2). *Illex argentinus* foi também a principal espécie em número de exemplares (60,1%), seguida de *Ommastrephes bartramii* (19,2%) e lulas amoniacais (9,4%) como *Chiroteuthis veranii*, *Histioteuthis* sp, *Ancistrocheirus lesueurii* e *Octopoteuthis* sp (Fig.4).

No período de verão-outono, 13 espécies foram encontradas, ocorrendo em 73,6% dos conteúdos estomacais, sendo as mais frequentes médios e grandes *Ommastrephes bartramii* (FO= 36,0%) e *Illex argentinus* (FO= 22,8%) e *Chiroteuthis veranii* (FO= 21,0%). *Illex argentinus* apresentou o maior número de bicos encontrados (56,0%), seguido de lulas amoniacaais (19,4%) e *Ommastrephes bartramii* (15,6%) (Fig.4).

***Coryphaena hippurus* (dourado), *Istiophorus albicans* (agulhão-vela) e *Tetrapturus albidus* (agulhão-branco)**

Cefalópodes ocorreram em 35,8% dos 81 conteúdos estomacais do dourado examinados nos dois períodos, sendo encontradas 9 espécies. *Ornithoteuthis antillarum* foi o cefalópode mais frequente (FO= 9,9%) (Tabela 5).

Dos 35 conteúdos estomacais do agulhão-vela examinados nos dois períodos do ano considerados, 45,7% continham cefalópodes representados por 5 espécies, sendo mais frequente *Ornithoteuthis antillarum* (FO= 40,0%), seguido por *Ommastrephes bartramii* (FO= 11,4%) (Tabela 5).

Nos conteúdos estomacais do agulhão-branco, também nos dois períodos do ano considerados, ocorreram 5 espécies de cefalópodes em 65,4% dos 52 conteúdos estomacais examinados (Tabela 5). As espécies mais frequentes foram, *Ornithoteuthis antillarum* (FO= 50,0%), seguido por *Ommastrephes bartramii* (FO= 17,3%).

Para estas três espécies de predadores *Ornithoteuthis antillarum* também foi a espécie mais frequente em número de cefalópodes encontrados (> 60% dos exemplares em ambos períodos), seguidos por *Illex argentinus* (> 15%) (Fig.3).

***Prionace glauca* (tubarão -azul), *Isurus oxyrinchus* (tubarão-anequim), *Sphyrna lewini* (tubarão-martelo)**

Todos os conteúdos estomacais dos tubarões pelágicos estudados foram coletados no período de inverno-primavera (Tabela 6).

Dos 19 conteúdos estomacais do tubarão-anequim com alimento, 31,6% continham cefalópodes. As espécies encontradas foram pequenos *Lycoteuthis lorigera* (FO= 23,0%) e *Histioteuthis* spp (FO= 10,5%) e um grande exemplar de *Illex argentinus* (FO= 5,3%).

A maior proporção de cefalópodes foi encontrada nos 19 conteúdos do tubarão-azul (FO= 63,0%), sendo as espécies predominantes *Ancistrocheirus lesueurii* e *Chiroteuthis veranii*, ambos com FO= 31,6%, seguidos por *Histioteuthis* spp (FO= 15,8) e *Argonauta nodosa* (FO= 10,5%). Observou-se também a presença de restos de braços, tentáculos e massa bucal de um exemplar de *Architeuthis* sp, com comprimento do manto estimado em 1012 mm e mais de 92 Kg de peso.

Dos 13 conteúdos estomacais do tubarão-martelo, apenas 3 apresentaram cefalópodes, sendo as espécies de cefalópodes encontradas *Lycoteuthis lorigera*, *Heteroteuthis dispar*, *Illex argentinus* e *Haliphron atlanticus*.

Em relação a ocorrência numérica dos cefalópodes nos tubarões pelágicos, observa-se uma grande porcentagem de lulas amoniacais, principalmente aquelas encontradas nos conteúdos estomacais do tubarão-azul, como *Chiroteuthis veranii*, *Ancistrocheirus lesueurii* e *Histioteuthis* spp, enquanto que para as outras duas espécies de tubarões a lula muscular *Lycoteuthis lorigera* foi a mais representativa (Fig. 4, Tabela 6)

Tamanho dos cefalópodes predados

De um modo geral o tamanho dos cefalópodes variaram de pequeno a médio porte, sendo o menor cefalópode encontrado um *Argonauta nodosa* de 2,5 mm ML predado por *Katswonus pelamis* e o maior um *Architeuthis* sp, cujo ML foi estimado em 1012,0 mm, predado por *Prionace glauca*, embora apenas restos dos braços, tentáculos e massa bucal tenham sido encontrados

Como pode ser observado nas tabelas 1 a 6, *Thunnus obesus*, *Xiphias gladius* e os três tubarões pelágicos predaram sobre cefalópodes de maior tamanho, sendo freqüente presas maiores de 200 mm ML, quando comparado às restantes espécies de predadores, onde a maioria dos cefalópodes encontrados possuíam ML médio inferior a 100 mm. Quando examinamos a Figura 5, que mostra a variação do comprimento de algumas das principais famílias de cefalópodes predadas, em relação ao comprimento dos grupos de peixes, cujos dados estiveram disponíveis, observamos que os ML médios de espécies da família Ommastrephidae, *Ancistrocheirus lesueurii*, *Thysanoteuthis rhombus*, *Octopoteuthis* sp e *Argonauta nodosa* aumentaram com o tamanho de seus predadores, enquanto que para *Lycoteuthis lorigera*, *Histioteuthis* spp e *Chiroteuthis veranii*, os comprimentos médios foram muito semelhantes entre as diferentes classes de comprimentos dos predadores estudados.

Discussão

No ambiente pelágico, em águas oceânicas adjacentes à plataforma, onde a disponibilidade de presas é em geral baixa, os atuns e outros peixes de médio e grande porte se alimentam de uma grande variedade de presas. Pequenos peixes, crustáceos

planctônicos e cefalópodes são a base da dieta da maioria das espécies, variando apenas sua importância relativa em função das estratégias de predação e dos ambientes explorados por cada uma delas (Pinkas & Oliphant, 1971; Bello, 1991, Clarke *et al.*, 1995; Hernández-García, 1995). Como já observado em outras regiões do mundo (Smale, 1996) várias das espécies de predadores estudadas tem cefalópodes oceânicos como componentes importantes de sua dieta.

Atuns e afins migram do norte para o sul do Brasil, principalmente nos meses frios, quando a influência das águas frias da corrente das Malvinas fluindo para norte é mais forte na região, associado ao deslocamento da Convergência Subtropical e ao aumento da produtividade na região (Antero da Silva, 1994; Castello *et al.*, 1997; Weidner & Arocha, 1999).

Xiphias gladius e *Thunnus obesus* capturados no sul do Brasil, predaram com maior frequência sobre cefalópodes do que sobre peixes (Zavala-Camin, 1987; Mello, 1992). Foram também os que se alimentaram dos maiores cefalópodes, sendo as espécies mais frequentes em sua dieta *Illex argentinus* e *Ommastrephes bartramii*. A capacidade destes peixes de predação sobre cefalópodes maiores pode ser associada ao seu maior tamanho e, no caso da predação sobre *Illex argentinus*, à capacidade de predação em águas mais profundas (Carey & Robison 1981; Colette & Nauen 1983; Holland & al. 1990), onde o calamar argentino pode ser encontrada durante o dia (Moiseev, 1991).

As albacora-laje e albacora-branca são atuns menores, que se alimentam em águas mais superficiais (Colette & Nauen 1983; Holland & al. 1990), cuja dieta no sul do Brasil está composta principalmente de cefalópodes, peixes e crustáceos pelágicos (Zavala-Camin, 1981; 1987; Vaske & Castello, 1998). As espécies de cefalópodes predadas por estes atuns foram

bastante similares, incluindo principalmente *Ornithoteuthis antillarum*, espécie epipelágica e mesopelágica de pequeno porte. Outros cefalópodes freqüentes foram *Illex argentinus* e *Lycoteuthis lorigera* que são espécies tipicamente encontradas em regiões de talude (Nesis, 1987; Haimovici & Perez, 1991b). A presença de lulas consideradas neríticas, como *Loligo plei* e *Loligo sanpaulensis*, nos conteúdos estomacais da albacora-laje, pode ser explicada porque pequenos indivíduos destas espécies podem ser encontrados até a quebra da plataforma (Haimovici e Perez, 1991b).

Na alimentação dos agulhões e do dourado, os peixes predominam sobre os cefalópodes (Zavala-Camin, 1987). Estas espécies são predadores epipelágicos (Zavala Camin, 1981) e tiveram *Ornithoteuthis antillarum* como principal cefalópode na dieta, reforçando a idéia de que este omastrefideo seja o cefalópode epipelágico mais abundante sobre o talude e águas oceânicas.

O tubarão-anequim tem como presas principais peixes (Vaske & Rincón, 1998) e, como também observado para o tubarão-martelo, os cefalópodes encontrados em sua dieta, como *Heteroteuthis dispar*, *Illex argentinus* e *Lycoteuthis lorigera* são tipicamente encontrados em regiões de talude (Nesis, 1987; Haimovici & Perez, 1991b).

As espécies de cefalópodes predominantes nos conteúdos de *Prionace glauca* foram lulas amoniacais, representadas principalmente por *Chiroteuthis veranii*, *Histioteuthis* spp e *Ancitrocheirus lesueurii*. São assim chamadas por acumularem produtos de excreção amoniacais, mais leves que a água do mar em tecidos corpóreos ou no celoma, possuindo flutuabilidade neutra e natação lenta (Clarke *et al*, 1979). Os tubarões-azuis são considerados nadadores lentos (Crummey *et al*. 1991) de amplo espectro trófico e também

havam sido identificados como predadores de lulas amoniacais em outras regiões do mundo (Clarke *et al.*, 1996).

O bonito-listrado é pescado sobre a plataforma externa e talude nos meses de verão, e teve como presas principais pequenos peixes pelágicos e zooplâncton, tendo cefalópodes como presas secundárias (Vilela, 1990), sendo juvenis de *Ornithoteuthis antillarum* o cefalópode mais freqüente, seguido de pequenos *Argonauta nodosa*.

Em linhas gerais observa-se que no sul do Brasil, assim como em outras regiões do mundo de plataforma externa e águas oceânicas adjacentes, espécies da família Ommastrephidae, aparecem como importantes componentes da dieta de médios e grandes peixes pelágicos (Smale, 1996). Das três espécies de cefalópodes mais freqüentes observadas neste estudo, *Ornithoteuthis antillarum*, *Illex argentinus* e *Ommastrephes bartramii*, apenas a segunda era considerada abundante na região, uma vez que por ser encontrada próxima ao fundo durante o dia, é vulnerável às redes de arrasto-de-fundo, sendo capturada com freqüência em cruzeiros de prospeção pesqueira demersal anteriormente realizados na região (Haimovici & Perez, 1991b). Este estudo evidencia a importância das outras duas espécies de ommastrefídeos no ambiente pelágico oceânico adjacente à plataforma, especialmente de *Ornithoteuthis antillarum*, que tanto foi freqüente em termos de freqüência de ocorrência nas várias espécies de predadores estudadas, como também no número de exemplares ingeridos.

Vários dos cefalópodes oceânicos encontrados com freqüência na dieta dos predadores estudados, foram pouco abundantes ou não haviam sido antes coletados na região em cruzeiros de pesquisa de prospeção pesqueira com redes de arrasto-de-fundo (Haimovici & Andriguetto, 1986; Haimovici & Perez, 1991b). Algumas espécies como

Pholidoteuthis boschmai, *Moroteuthis robsoni*, *Chiroteuthis veranii*, *Haliphron atlanticus* e *Vampyroteuthis infernalis* não tinham sido ainda registrados para o sul do Brasil (Palacio, 1977; Haimovici & Perez, 1991a; Haimovici *et al.*, 1994). Os resultados deste trabalho ressaltam a importância dos cefalópodes nas relações tróficas no ambiente oceânico adjacente à plataforma do sul do Brasil, assim como a utilidade dos estudos de alimentação, não só para a obtenção de informações sobre hábitos alimentares dos predadores, como também sobre a distribuição das presas e sobre a biodiversidade de ambientes pouco conhecidos.

Referências Bibliográficas

- Antero da Silva, J. N. 1994. International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas. - Collective volume of scientific papers, vol. 41, Report of the second ICCAT Billfish Workshop: 180-188.
- Bello, G. 1991. Role of cephalopods in the diet of the swordfish, *Xiphias gladius*, from the eastern Mediterranean Sea. *Bull. mar. Sci.*, 49: 312-324.
- Bello, G. 1996. Teuthophagous predators as collectors of oceanic cephalopods: the case of the Adriatic Sea. *Boll. Malacologico*, 32(1-4): 71-78.
- Carey, F.G. & B.H. Robison 1981. Daily patterns in the activities of swordfish, *Xiphias gladius*, observed by acoustic telemetry. - *Fish. Bull.* 79(2): 277-292.
- Clarke, M.R. (ed.) 1986. *A handbook for the identification of cephalopod beaks*. - Clarendon Press, Oxford, 273 pp.
- Clarke, M. R. 1987. Cephalopod biomass-estimation from predation. - Pp. 221-238 in: Boyle, P.R. (ed). *Cephalopod Life Cycles*, vol.2. Academic Press, London.

- Clarke, M.R., E.J. Denton & J.B. Gilpin-Brown, 1979. On the use of ammonium for buoyancy in squids. *J. mar. Biol. Ass.*, 59: 259-276.
- Clarke, M.R., D.C. Clarke, H.R. Martins & H.M. da Silva, 1995. The diet of the swordfish (*Xiphias gladius*) in Azorean waters. *Life mar. Sci.*, 13A: 53-69.
- Clarke, M.R., D.C. Clarke, H.R. Martins & H.M. da Silva, 1996. The diet of the blue shark (*Prionace glauca*) in Azorean waters. *Life mar. Sci.*, 14A: 41-56.
- Colette, B. & C.E. Nauen 1983. Scombrids of the world, vol.2. - *FAO Species Catalogue*, 135 pp.
- Crummey, C., M. Ronan & E. Fahy, 1991. Blue sharks *Prionace glauca* (L.) in Irish waters. *Irish Nat. Journal*, 23: 454-456.
- Haimovici, M. & J. M. Andriquetto 1986. Cefalópodes costeiros capturados na pesca de arrasto do litoral sul do Brasil. – *Arqu. Biol. e Tec Paraná* 29 (3): 473-495.
- Haimovici, M., J. A. A., Perez, 1991a. Coastal cephalopod fauna of southern Brazil. *Bull. mar. Sci.*, 49(1-2): 221-230.
- Haimovici, M. & J.A.A. Perez 1991b. Abundância e distribuição de cefalópodes em cruzeiros de prospecção pesqueira demersal na plataforma externa e talude continental do sul do Brasil. *Atlântica*, 13 (1): 189-200.
- Haimovici, M., J.A.A. Perez, & R.A. Santos, 1994. Class Cephalopoda Cuvier, 1797. Pp: 314 320 + plates, in: E.C.Rios. *Seashells of Brazil 2a. Ed.*, Editora da FURG, Rio Grande, RS.
- Haimovici, M., J.P. Castello & C.M. Vooren 1997. Fisheries. - Pp. 183-196 in: Seeliger, U., C. Odebrecht & J. P. Castello (eds). *Subtropical Convergence Environments: the Coast and Sea in the Southwestern Atlantic*. Springer, Berlin.

- Hernández-García, V., 1995. The diet of the swordfish *Xiphias gladius* Linnaeus, 1758, in the central east Atlantic, with emphasis on the role of cephalopods. *Fish. Bull.* 93: 403-411.
- Holland, K.N., R.W. Brill & R.K. Chang 1990. Horizontal and vertical movements of yellowfin and bigeye tuna associated with fish aggregating devices. *Fish. Bull.* 88: 493-507.
- Juanicó, M., 1979. Contribuição ao estudo da biologia dos cefalópodes Loliginidae do Atlântico Sul Ocidental entre Rio de Janeiro e Mar del Plata. Tese de Doutorado Instituto Oceanográfico Universidade de São Paulo, São Paulo, SP, 102 pp.
- Mello, R.M., 1992. Análise de conteúdos estomacais, intensidade de alimentação, idade e crescimento do espadarte, *Xiphias gladius* (Xiphiidae: Xiphiidae), no sul do Brasil. Tese de Mestrado, Universidade do Rio Grande, 149 pp.
- Moiseev, S. I., 1991. Observation of the vertical distribution and behavior of nektonic squids using manned submersibles. *Bull. mar. Sci.* 49(1-2): 446-456.
- Nesis, 1987. Cephalopods of the World, Squids, Cuttlefishes, Octopuses and allies. Neptune City. T.F.H. Publications, 351 pp.
- Palacio, F.J., 1977. A study of coastal cephalopods from Brazil with reference to Brazilian zoogeography. Tese de Doutorado University of Miami, Miami, 311 pp.
- Pinkas, L., M.S. Oliphant & L.K. Iverson, 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in California waters. *C.D.F.G. Fish. Bull.*, 152: 105 pp.
- Roper, C.F.E., M.J. Sweeney & C.E. Nauen 1984. Cephalopods of the world. - FAO Species Catalogue, vol.3. *FAO Fish. Synop.* 125(3): 227 pp.
- Smale, M.J., 1996. Cephalopods as prey. IV. Fishes. In: M. R. Clarke (Editor). The role of cephalopods in the world's oceans. *Phil. Trans. Royal Soc. B*, 351: 1067-1082.

- Vaske, T. Jr. & G. Rincón, 1998. Conteúdo estomacal dos tubarões azul (*Prionace glauca*) e anequim (*Isurus oxyrinchus*) em águas oceânicas no sul do Brasil. – *Revta. brasil. Biol.* 58 (3): 445-452.
- Vaske, T. Jr. & J.P. Castello, 1998. Conteúdo estomacal da albacora-laje (*Thunnus albacares*) durante o inverno e primavera no sul do Brasil. - *Revta brasil. Biol.* 58 (4): 639-647.
- Vilela, M.J.A., 1990. Idade, crescimento, alimentação e avaliação do estoque de Bonito listado *Katsuwonus pelamis* (Scombridae: Thunnini), explorado na região sudeste-sul do Brasil. Tese de Mestrado, FURG, Rio Grande-RS, 81 pp.
- Weidner, D.M. & F. Arocha, 1999. World swordfish fisheries. An analysis of swordfish fisheries, market trends and trade pattern. Past-present-future. Volume IV. Latin America. Part A. South America. Section 2. Atlantic. Segment B. Brazil. NOAA Tech. Memo. NMFS-F/SPO-35, 682 pp.
- Zavala-Camin, L. A. 1987. Ocorrência de peixes, cefalópodes e crustáceos em estômagos de atuns e espécies afins, capturadas com espinhel no Brasil (23° S - 34° S) 1972-1985. *Bol. Inst. Pesca São Paulo*, 14: 93-102.
- Zavala-Camin, L. A. 1981. Hábitos alimentares e distribuição de atuns e afins (Osteichthyes - Teleostei) e suas relações ecológicas com outras espécies pelágicas das regiões Sudeste e Sul do Brasil. Tese de Doutorado Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. São Paulo, 237 p.

Tabela 1. Cefalópodes encontrados nos conteúdos estomacais de *Katswonus pelamis* e *Thunnus alalunga* no sul do Brasil nos períodos de inverno-primavera e verão-outono (Nc= número total de estômagos com cefalópodes; Nt= número total de estômagos com conteúdo; Ne= número de estômagos com determinada espécie de cefalópode; ni= número total de indivíduos).

Predador/Período	Espécie	Ne	ni	Comprimento do manto (mm)			Peso total (g)		
				Média	Amplitude		Média	Amplitude	
<i>Katswonus pelamis</i> Verão-Outono Nc=58 Nt=295	<i>Lycoteuthis lorigera</i>	2	2	82,8	81,2	84,3	30,5	28,7	32,3
	<i>Illex argentinus</i>	6	17	76,2	52,7	120,0	12,9	4,0	37,2
	<i>Ornithoteuthis antillarum</i>	28	60	33,0	16,4	70,1	1,7	0,3	7,9
	<i>Thysanoteuthis rhombus</i>	3	5	58,4	47,9	85,7	10,9	5,6	26,7
	Oegopsina não identificado	1	1						
	Teuthida não identificado	2	2						
<i>Thunnus alalunga</i> Inverno-Primavera Nc=59 Nt=74	<i>Argonauta nodosa</i>	26	106	10,2	2,5	23,8	0,1	0,02	0,3
	<i>Heteroteuthis dispar</i>	7	12	18,6	16,0	21,0	1,4	1,1	1,7
	<i>Lycoteuthis lorigera</i>	13	64	75,4	11,0	93,7	25,3	0,5	51,3
	<i>Abralia redfieldi</i>	7	24	24,0	15,0	36,2	1,5	0,4	3,9
	Onychoteuthidae não identificado	4	6						
	<i>Histioteuthis</i> sp	2	6	66,5	46,5	84,6	97,1	47,9	150,3
	<i>Illex argentinus</i>	14	34	269,1	150,2	325,7	393,6	66,7	652,5
	<i>Ommastrephes bartramii</i>	2	2	119,0	92,3	145,8	54,9	20,2	89,7
	<i>Ornithoteuthis antillarum</i>	31	120	37,7	10,0	146,3	3,4	0,1	39,8
	Ommastrephidae não identificado	3	3						
	Oegopsina não identificado	3	6						
	Teuthida não identificado	1	1						
	<i>Octopus vulgaris</i>	1	1	19,3	19,3	19,3	1,3	1,3	1,3
	<i>Tremoctopus violaceus</i>	2	2	17,7	10,0	25,4	1,3	0,2	2,4
	<i>Ocythoe tuberculata</i>	1	2						
Verão-Outono Nc= 30 Nt= 36	<i>Argonauta nodosa</i>	1	1	10,0	10,0	10,0	0,1	0,1	0,1
	<i>Haliphron atlanticus</i>	2	4	12,0	11,0	13,0	1,7	1,5	1,9
	<i>Heteroteuthis dispar</i>	6	11	18,4	15,0	21,0	2,1	0,9	3,1
	<i>Lycoteuthis lorigera</i>	1	1						
	<i>Abralia redfieldi</i>	1	7	9,6	9,0	11,0	0,1	0,1	0,2
	<i>Abralia</i> sp	1	1						
	<i>Octopoteuthis</i> sp	1	1	222,4	222,4	222,4	1150,0	1150,0	1150,0
	<i>Illex argentinus</i>	9	15	223,0	80,0	332,1	266,8	11,9	692,6
	<i>Ommastrephes bartramii</i>	4	7	123,5	95,0	152,9	56,6	21,0	103,8
	<i>Ornithoteuthis antillarum</i>	21	103	40,3	12,4	90,0	3,2	0,2	13,6
	Ommastrephidae não identificado	1	2						
	<i>Chiroteuthis veranii</i>	3	4	101,2	96,2	106,2	26,5	22,6	30,5
Oegopsina não identificado	2	4							
<i>Ocythoe tuberculata</i>	1	1							
<i>Argonauta nodosa</i>	1	1	4,9	4,9	4,9	0,04	0,04	0,04	

Tabela 2. Cefalópodes encontrados nos conteúdos estomacais de *Thunnus albacares* no sul do Brasil nos períodos de inverno-primavera e verão-outono (Nc= número total de estômagos com cefalópodes; Nt= número total de estômagos com conteúdo; Ne= número de estômagos com determinada espécie de cefalópode; ni= número total de indivíduos).

Período	Espécie	Comprimento do manto (mm)					Peso total (g)		
		Ne	ni	Média	Amplitude		Média	Amplitude	
Inverno-Primavera Nc= 180 Nt= 283	<i>Heteroteuthis dispar</i>	5	6	13,0	11,0	15,0	1,7	1,7	1,7
	<i>Loligo plei</i>	1	1	20,4	20,4	20,4	0,6	0,6	0,6
	<i>Loligo sanpaulensis</i>	1	6	76,2	58,3	99,7	20,1	9,8	35,6
	<i>Lycoteuthis lorigera</i>	15	78	79,4	63,0	96,5	27,9	14,4	57,9
	<i>Enoploteuthis</i> sp	1	1						
	<i>Abralia veranyi</i>	1	1	21,6	21,6	21,6	0,6	0,6	0,6
	<i>Abraliopsis</i> sp	1	2	17,5	14,0	21,0	0,4	0,2	0,7
	<i>Abralia</i> sp	1	1	14,0	14,0	14,0			
	<i>Ancistrocheirus lesueurii</i>	1	2	106,1	106,1	106,1	80,0	80,0	80,0
	<i>Octopoteuthis</i> sp	2	2	219,7	199,4	240,1	846,8	334,7	1358,9
	Onychoteuthidae não identificado	5	11	40,8	7,3	84,0	5,5	1,3	16,5
	<i>Histioteuthis</i> sp	9	11	64,9	7,0	82,2	99,8	1,4	142,0
	<i>Illex argentinus</i>	51	208	252,4	18,0	358,5	368,4	0,2	872,5
	<i>Ommastrephes bartramii</i>	29	89	94,1	20,0	480,0	69,4	0,1	3818,9
	<i>Ornithoteuthis antillarum</i>	67	507	46,0	7,3	210,0	4,6	0,1	87,4
	Ommastrephidae não identificado	18	30	27,0	9,0	180,0			
	<i>Chiroteuthis veranii</i>	2	2						
	Oegopsina não identificado	6	8	12,0	12,0	12,0			
	Teuthida não identificado	1	1						
	<i>Japetella diaphana</i>	2	3						
	<i>Tremoctopus violaceus</i>	9	10	28,6	15,8	51,2	4,9	0,6	17,0
	<i>Ocythoe tuberculata</i>	8	9	36,5	33,0	40,0	10,2	7,0	13,4
	<i>Argonauta nodosa</i>	25	127	32,6	9,0	94,2	9,9	0,2	109,7
<i>Haliphron atlanticus</i>	1	1							
Ocotpoda não identificado	2	2							
Verão-Outono Nc= 84 Nt= 135	<i>Heteroteuthis dispar</i>	1	1	18,0	18,0	18,0	1,9	1,9	1,9
	<i>Lycoteuthis lorigera</i>	5	97	85,7	80,7	115,4	36,3	27,8	121,8
	<i>Enoploteuthis</i> sp	2	2						
	<i>Abralia redfieldi</i>	1	1	32,3	32,3	32,3	2,8	2,8	2,8
	<i>Abralia veranyi</i>	1	2	34,1	34,1	34,1	2,1	2,1	2,1
	<i>Abralia</i> sp	1	1						
	Onychoteuthidae não identificado	1	1						
	<i>Histioteuthis</i> sp	4	6	59,2	53,6	64,7	75,6	62,3	88,9
	<i>Illex argentinus</i>	14	153	160,5	43,0	293,2	128,7	2,1	475,8
	<i>Ommastrephes bartramii</i>	10	16	126,9	88,8	203,6	67,7	17,6	242,0
	<i>Ornithoteuthis antillarum</i>	59	490	43,6	13,0	139,2	3,3	0,2	35,7
	<i>Thysanoteuthis rhombus</i>	5	6	103,3	40,3	138,6	53,6	3,6	101,0
	<i>Chiroteuthis veranii</i>	2	2	99,5	99,5	99,5	25,0	25,0	25,0
	Oegopsina não identificado	2	2						
	<i>Tremoctopus violaceus</i>	2	2	52,7	43,0	62,4	18,5	7,0	30,0
	<i>Ocythoe tuberculata</i>	2	3	14,0	14,0	14,0	0,4	0,4	0,4
<i>Argonauta nodosa</i>	7	8	43,2	21,3	72,5	10,9	2,0	54,0	
<i>Vampiroteuthis infernalis</i>	1	1	62,8	62,8	62,8	104,0	104,0	104,0	

Tabela 3. Cefalópodes encontrados nos conteúdos estomacais de *Thunnus obesus* no sul do Brasil no período de inverno-primavera e verão-outono (Nc= número total de estômagos com cefalópodes; Nt= número total de estômagos com conteúdo; Ne= número de estômagos com determinada espécie de cefalópode; ni= número total de indivíduos).

Período	Espécie	Ne	ni	Comprimento do manto (mm)			Peso total (g)		
				Média	Amplitude		Média	Amplitude	
Inverno-Primavera	<i>Heteroteuthis dispar</i>	1	1						
Nc=50	<i>Lycoteuthis lorigera</i>	3	16	80,2	71,6	90,7	27,9	19,3	40,7
Nt=64	<i>Abralia veranii</i>	1	2	33,9	32,8	35,0	2,0	1,9	2,2
	<i>Ancistrocheirus lesueuri</i>	1	1	150,0	150,0	150,0			
	<i>Octopoteuthis</i> sp	2	5	244,8	225,4	284,2	1432,1	1183,4	1969,6
	<i>Histioteuthis</i> sp	6	7	78,6	70,3	98,8	132,8	104,3	206,1
	<i>Illex argentinus</i>	37	487	261,0	10,0	354,0	370,0	0,0	802,0
	<i>Ommastrephes bartramii</i>	11	20	237,3	57,9	452,2	656,2	4,1	2267,7
	<i>Ornithoteuthis antillarum</i>	9	27	98,4	35,0	249,1	21,8	2,0	126,9
	Ommastrephidae não identificado	2	3						
	<i>Thysanoteuthis rhombus</i>	1	1	543,6	543,6	543,6	5543,3	5543,3	5543,3
	<i>Chiroteuthis veranii</i>	4	4	108,0	104,3	111,7	32,2	28,9	35,5
	Oegopsina não identificado	1	2						
	<i>Tremoctopus violaceus</i>	1	1	30,9	30,9	30,9	4,2	4,2	4,2
	<i>Ocythoe tuberculata</i>	2	3						
	<i>Argonauta nodosa</i>	2	3	60,1	6,2	103,0	62,1	0,1	139,6
Verão-Outono	<i>Lycoteuthis lorigera</i>	8	37	89,2	74,4	128,8	42,5	20,0	123,7
Nc=25	<i>Abralia</i> sp	2	5						
Nt= 37	<i>Ancistrocheirus lesueuri</i>	1	1						
	<i>Octopoteuthis</i> sp	1	2	191,5	143,0	240,1	901,8	444,7	1358,9
	<i>Pholidoteuthis boschmai</i>	1	1	270,2	270,2	270,2	485,3	485,3	485,3
	<i>Histioteuthis</i> sp	2	2	39,4	27,5	51,3	38,5	19,7	57,3
	<i>Illex argentinus</i>	13	111	231,3	120,0	360,4	253,2	110,1	817,5
	<i>Ommastrephes bartramii</i>	8	12	217,9	120,0	398,7	463,0	44,4	1610,9
	<i>Ornithoteuthis antillarum</i>	5	9	67,7	30,3	143,9	9,7	1,3	38,4
	<i>Thysanoteuthis rhombus</i>	1	1	173,6	173,6	173,6	214,4	214,4	214,4
	<i>Chiroteuthis veranii</i>	9	15	109,0	104,3	112,3	33,0	28,9	36,1
	Oegopsina não identificado	2	2						
	<i>Japetella diaphana</i>	1	2						
	<i>Tremoctopus violaceus</i>	1	1	22,7	22,7	22,7	1,8	1,8	1,8

Tabela 4. Cefalópodes encontrados nos conteúdos estomacais de *Xiphias gladius* no sul do Brasil no período de inverno-primavera e verão-outono (Nc= número total de estômagos com cefalópodes; Nt= número total de estômagos com conteúdo; Ne= número de estômagos com determinada espécie de cefalópode; ni= número total de indivíduos).

Período	Espécie	Ne	ni	Comprimento do manto (mm)			Peso total (g)		
				Média	Amplitude		Média	Amplitude	
Inverno-Primavera Nc= 73 Nt= 104	<i>Heteroteuthis dispar</i>	1	1						
	<i>Lycoteuthis lorigera</i>	6	8	87,8	74,8	121,8	47,4	22,2	152,2
	<i>Enoploteuthis</i> sp	1	1						
	<i>Abralia</i> sp	2	6						
	<i>Ancistrocheirus lesueuri</i>	6	6	230,6	82,3	362,8	1015,9	42,8	2902,7
	<i>Octopoteuthis</i> sp	5	6	223,4	190,1	243,0	1170,1	817,4	1395,7
	<i>Histioteuthis</i> sp	7	9	65,5	48,9	82,2	93,3	52,5	142,0
	<i>Illex argentinus</i>	33	229	253,3	93,5	348,8	334,9	18,4	777,6
	<i>Ommastrephes bartramii</i>	33	73	358,0	110,1	477,1	1269,5	36,8	2622,2
	<i>Ornithoteuthis antillarum</i>	7	23	70,9	22,9	192,0	11,7	0,7	71,9
	Ommastrephidae não identificado	8	8	90,0	90,0	90,0			
	<i>Chroteuthis veranii</i>	10	15	104,7	91,1	117,6	29,8	19,1	41,4
	Teuthida unidentified	1	1						
	<i>Japetella diaphana</i>	1	1						
	<i>Argonauta nodosa</i>	2	2	72,6	67,5	77,8	50,1	41,0	59,2
	Verão-Outono Nc= 84 Nt= 114	<i>Abralia</i> sp	2	3					
<i>Ancistrocheirus lesueuri</i>		2	2	98,9	58,5	139,4	92,6	20,0	165,2
<i>Octopoteuthis</i> sp		1	1	238,0	238,0	238,0	1333,1	1333,1	1333,1
<i>Moroteuthis robsoni</i>		2	2						
Onychoteuthidae não identificado		5	5						
<i>Histioteuthis</i> sp		10	13	70,6	53,6	91,7	108,2	62,3	177,0
<i>Illex argentinus</i>		26	219	237,7	77,9	322,8	281,2	11,2	614,7
<i>Todarodes fillipovae</i>		1	1						
<i>Ommastrephes bartramii</i>		41	62	259,9	110,1	441,5	658,4	36,8	2125,4
<i>Ornithoteuthis antillarum</i>		11	17	114,3	37,1	237,3	32,6	2,0	114,3
Ommastrephidae não identificado		6	9	220,0	220,0	220,0	75,0	75,0	75,0
<i>Chroteuthis veranii</i>		24	60	111,2	93,7	122,9	35,5	20,8	50,0
<i>Thysanoteuthis rhombus</i>		3	3	325,0	282,2	372,9	1162,6	751,2	1662,3
Oegopsina não identificado		7	7						
Teuthida não identificado		2	3						
<i>Tremoctopus violaceus</i>	1	1	274,6	274,6	274,6	695,4	695,4	695,4	
<i>Argonauta nodosa</i>	2	2	87,0	67,5	106,5	87,3	41,0	133,5	

Tabela 5. Cefalópodes encontrados nos conteúdos estomacais de *Coryphaena hippurus*, *Istiophorus albicans* e *Tetrapturus albidus* no sul do Brasil no período de inverno-primavera e verão-outono (Nc= número total de estômagos com cefalópodes; Nt= número total de estômagos com conteúdo; Ne= número de estômagos com determinada espécie de cefalópode; ni= número total de indivíduos).

Região/Período	Espécie	Ne	ni	Comprimento do manto (mm)			Peso total (g)		
				Média	Amplitude		Média	Amplitude	
Inverno-Primavera Nc=20 Nt=55	<i>Coryphaena hippurus</i>								
	<i>Octopoteuthis</i> sp	1	1	275,3	275,3	275,3	1837,1	1837,1	1837,1
	Onychoteuthidae não identificado	1	1	35,0	35,0	35,0	2,3	2,3	2,3
	<i>Histioteuthis</i> sp	3	4	37,0	29,8	51,3	34,1	22,4	57,3
	<i>Illex argentinus</i>	5	5	185,8	115,0	281,1	172,4	33,0	413,2
	<i>Ommastrephes bartramii</i>	1	1						
	<i>Ornithoteuthis antillarum</i>	2	2	40,5	33,1	48,0	2,3	1,5	3,1
	<i>Chiroteuthis veranii</i>	5	6	104,2	89,2	115,1	29,4	17,9	38,8
	Teuthida não identificado	1	1						
	<i>Tremocotpus violaceus</i>	1	1	43,2	43,2	43,2	10,8	10,8	10,8
	<i>Ocythoe tuberculata</i>	2	3	35,4	32,0	38,7	8,1	5,3	10,9
	<i>Argonauta nodosa</i>	5	2	46,4	15,3	98,0	35,8	0,8	121,9
	Verão-Outono Nc=9 Nt= 26	<i>Ommastrephes bartramii</i>	1	1	67,4	67,4	67,4	6,2	6,2
<i>Ornithoteuthis antillarum</i>		6	10	43,6	25,0	66,6	3,2	0,9	7,2
<i>Argonauta nodosa</i>		2	3	43,5	25,2	53,2	16,3	3,2	23,4
Inverno-Primavera Nc=7 Nt=13	<i>Istiophorus albicans</i>								
	<i>Ommastrephes bartramii</i>	2	5	101,6	88,8	113,7	28,9	17,6	40,8
	<i>Ornithoteuthis antillarum</i>	5	84	47,8	22,6	74,0	3,8	0,7	8,9
	Ommastrephidae não identificad	1	1						
	<i>Argonauta nodosa</i>	1	1	77,8	77,8	77,8	59,2	59,2	59,2
Verão-Outono Nc=9 Nt= 22	<i>Ancistrocheirus lesueurii</i>	1	1	244,0	244,0	244,0	840,0	840,0	840,0
	<i>Illex argentinus</i>	1	60	104,8	72,7	192,5	34,2	9,2	140,1
	<i>Ommastrephes bartramii</i>	2	3	107,0	95,9	124,4	34,2	23,0	54,5
	<i>Ornithoteuthis antillarum</i>	9	95	46,3	20,0	70,1	3,5	0,5	7,9
	<i>Argonauta nodosa</i>	1	3	28,4	22,2	32,5	4,5	2,2	6,2
Inverno-Primavera Nc=23 Nt=37	<i>Tetrapturus albidus</i>								
	<i>Illex argentinus</i>	1	32	56,1	32,0	75,0	5,1	1,5	8,9
	<i>Ommastrephes bartramii</i>	9	19	54,9	40,2	66,2	4,7	2,3	7,0
	<i>Ornithoteuthis antillarum</i>	15	72	51,0	20,0	166,5	8,5	0,5	127,5
	<i>Chiroteuthis veranii</i>	1	1	88,8	88,8	88,8	17,6	17,6	17,6
Verão-Outono Nc=11 Nt= 15	<i>Argonauta nodosa</i>	4	4	76,0	21,0	112,5	19,8	2,0	36,3
	<i>Ornithoteuthis antillarum</i>	11	166	55,0	18,0	200,0	6,3	0,4	156,3

Tabela 6. Cefalópodes encontrados nos conteúdos estomacais de *Isurus oxyrinchus*, *Prionace glauca* e *Sphyrna lewini* no sudeste e sul do Brasil no período de inverno-primavera (Nc= número total de estômagos com cefalópodes; Nt= número total de estômagos com conteúdo; Ne= número de estômagos com determinada espécie de cefalópode; ni= número total de indivíduos).

	Espécie	Ne	ni	Comprimento do manto (mm)			Peso total (g)		
				Média	Amplitude		Média	Amplitude	
<i>Isurus oxyrinchus</i>	<i>Lycoteuthis lorigera</i>	4	10	84,5	74,4	90,7	33,3	20,0	43,8
	Nc=6	2	3	66,3	63,1	70,3	93,4	84,8	104,3
	Nt=19	1	1	319,2	319,2	319,2	614,1	614,1	614,1
<i>Prionace glauca</i>	<i>Ancistrocheirus lesueuri</i>	6	7	235,6	106,1	340,0	970,7	80,0	2200,0
	Nc= 12	1	1	178,3	178,3	178,3	712,2	712,2	712,2
	Nt=19	1	1	1012,0	1012,0	1012,0	92595,8	92595,8	92595,8
	<i>Architeuthis</i> sp	3	5	112,7	65,5	200,0	297,4	91,0	689,7
	<i>Histioteuthis</i> spp	6	24	106,0	71,0	115,1	30,9	8,7	38,8
	<i>Chiroteuthis veranii</i>	1	1						
	Oegopsina não identificado	1	1						
	<i>Tremoctopus violaceus</i>	1	1	47,1	47,1	47,1	13,6	13,6	13,6
	<i>Argonauta nodosa</i>	2	2	76,1	52,1	100,0	19,3	16,5	22,1
	<i>Haliphron atlanticus</i>	1	1						
<i>Sphyrna lewini</i>	Octopodida não identificado	1	1						
	<i>Heteroteuthis dispar</i>	1	4						
	Nc=3	2	3	90,0	79,0	109,7	43,2	26,4	74,4
	Nt=13	1	1	296,7	296,7	296,7	482,6	482,6	482,6
	<i>Illex argentinus</i>	1	1						
<i>Haliphron atlanticus</i>	1	1							

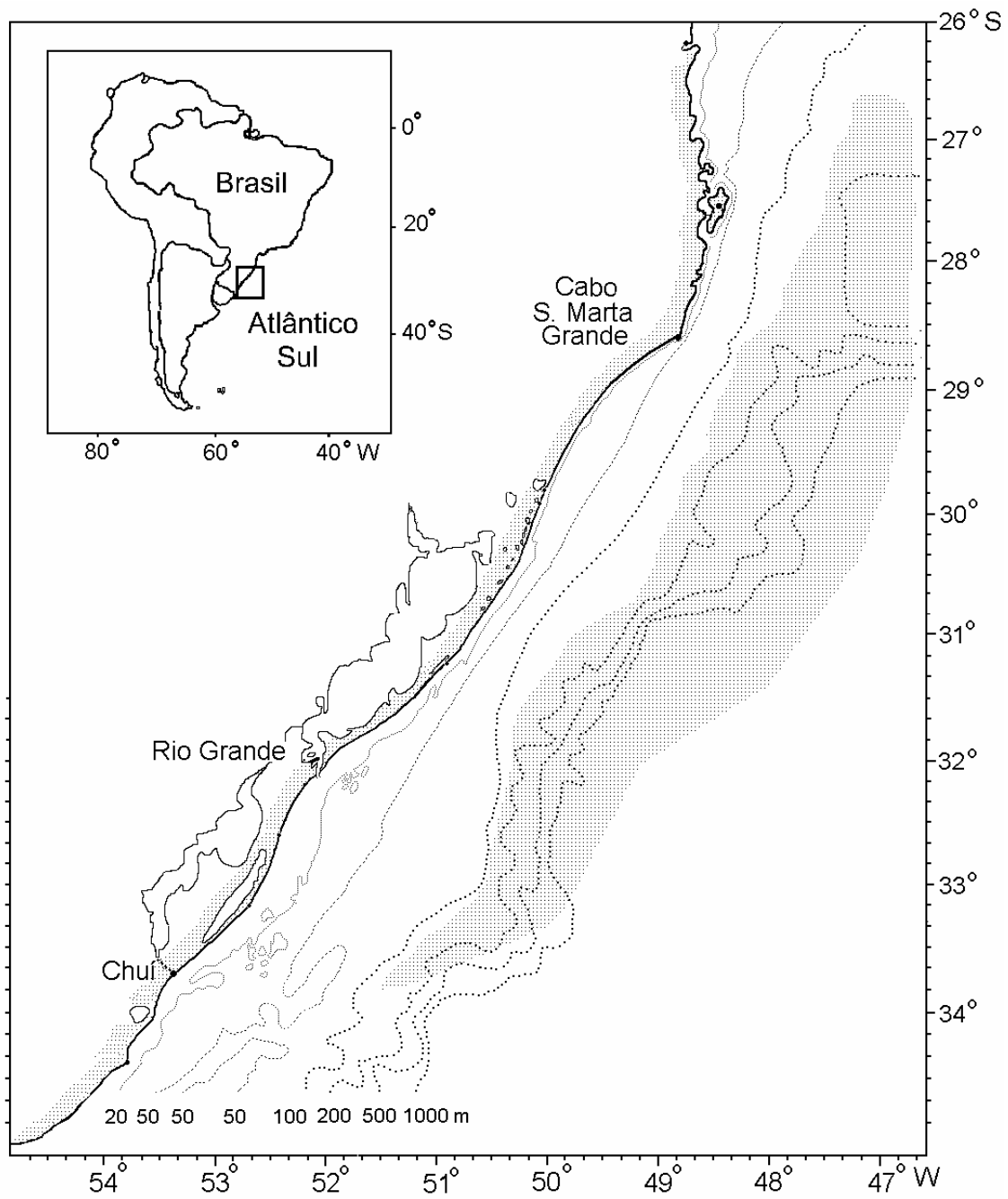
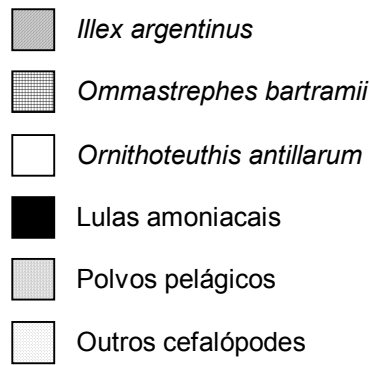


Figura 1. Mapa mostrando a área de coleta dos conteúdos estomacais dos médios e grandes peixes pelágicos no sul do Brasil.

Predador	<i>Katsuwonus pelamis</i>	<i>Thunnus alalunga</i>	<i>Thunnus albacares</i>	<i>Thunnus obesus</i>	<i>Xiphias gladius</i>	<i>Istiophorus albicans</i>	<i>Tetrapturus albidus</i>	<i>Coryphaena hyppurus</i>	<i>Isurus oxyrinchus</i>	<i>Prionace glauca</i>	<i>Sphyrna lewini</i>
No. de estômagos	295	110	418	101	218	35	52	81	19	19	13
<i>Heteroteuthis dispar</i>		●	○	○	○						○
<i>Loligo plei</i>			○								
<i>Loligo sanpaulensis</i>			○								
<i>Lycoteuthis lorigera</i>	○	●	○	●	○				●		●
<i>Enoploteuthis sp</i>			○		○						
<i>Abralia veranyi</i>			○	○							
<i>Abralia redfieldi</i>		○	○								
<i>Abralia sp</i>		○	○	○	○						
<i>Abraliopsis sp</i>			○								
<i>Ancistrocheirus lesueurii</i>			○	○	○	○				●	
<i>Octopoteuthis sp</i>		○	○	○	○			○		○	
<i>Moroteuthis robsoni</i>					○						
<i>Pholidoteuthis boschmai</i>				○							
<i>Architeuthis sp</i>										○	
<i>Histioteuthis spp</i>		○	○	○	○			○	●	●	
<i>Illex argentinus</i>	○	●	●	●	●	○	○	○	○		○
<i>Todarodes filippovae</i>					○						
<i>Ommastrephes bartramii</i>		○	○	●	●	●	●	○			
<i>Ornithoteuthis antillarum</i>	○	●	●	●	○	●	●	○			
<i>Thysanoteuthis rhombus</i>	○		○	○	○						
<i>Chroteuthis veranii</i>		○	○	●	●		○	○		●	
<i>Japetella diaphana</i>			○	○	○						
<i>Octopus vulgaris</i>		○									
<i>Tremoctopus violaceus</i>		○	○	○	○			○		○	
<i>Ocythoe tuberculata</i>		○	○	○				○			
<i>Argonauta nodosa</i>	○	○	○	○	○	○	○	○		●	
<i>Haliphron atlanticus</i>		○	○							○	○
<i>Vampyroteuthis infernalis</i>			○								

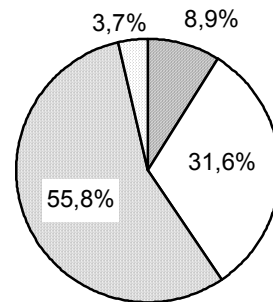
Figura 2. Lista dos cefalópodes predados pelos médios e grandes peixes pelágicos da plataforma externa e águas oceânicas adjacentes no sul do Brasil (círculos indicam a presença na dieta; círculos em preto indicam uma $FO > 10\%$).

Inverno-Primavera



Verão-Outono

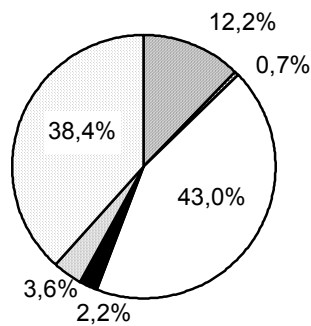
Katsuwonus pelamis (n= 190)



(n= 279)

Thunnus alalunga

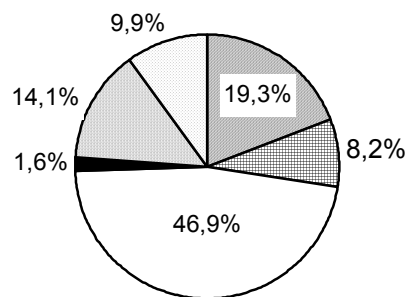
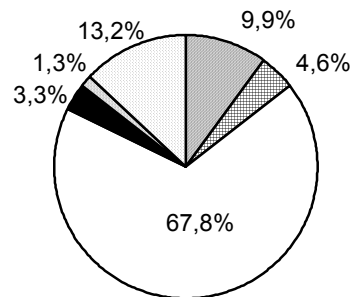
(n= 152)



(n= 1080)

Thunnus albacares

(n= 790)



(n= 578)

Thunnus obesus

(n= 201)

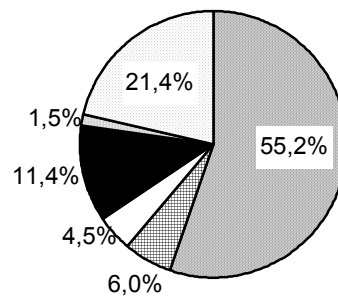
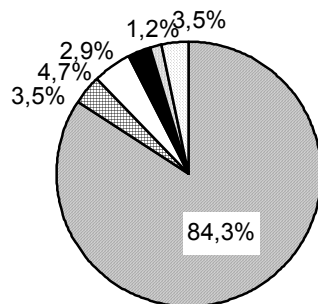
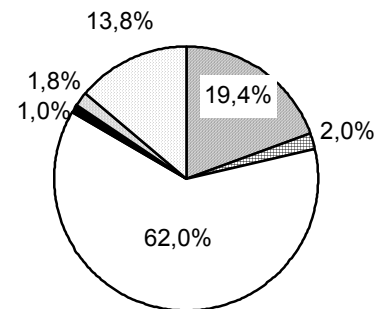


Figura 3. Porcentagem do número de exemplares de cefalópodes encontrados nos conteúdos estomacais de *Katsuwonus pelamis*, *Thunnus alalunga*, *T. albacares* e *T. obesus* capturados no sul do Brasil (n= número total de cefalópodes)

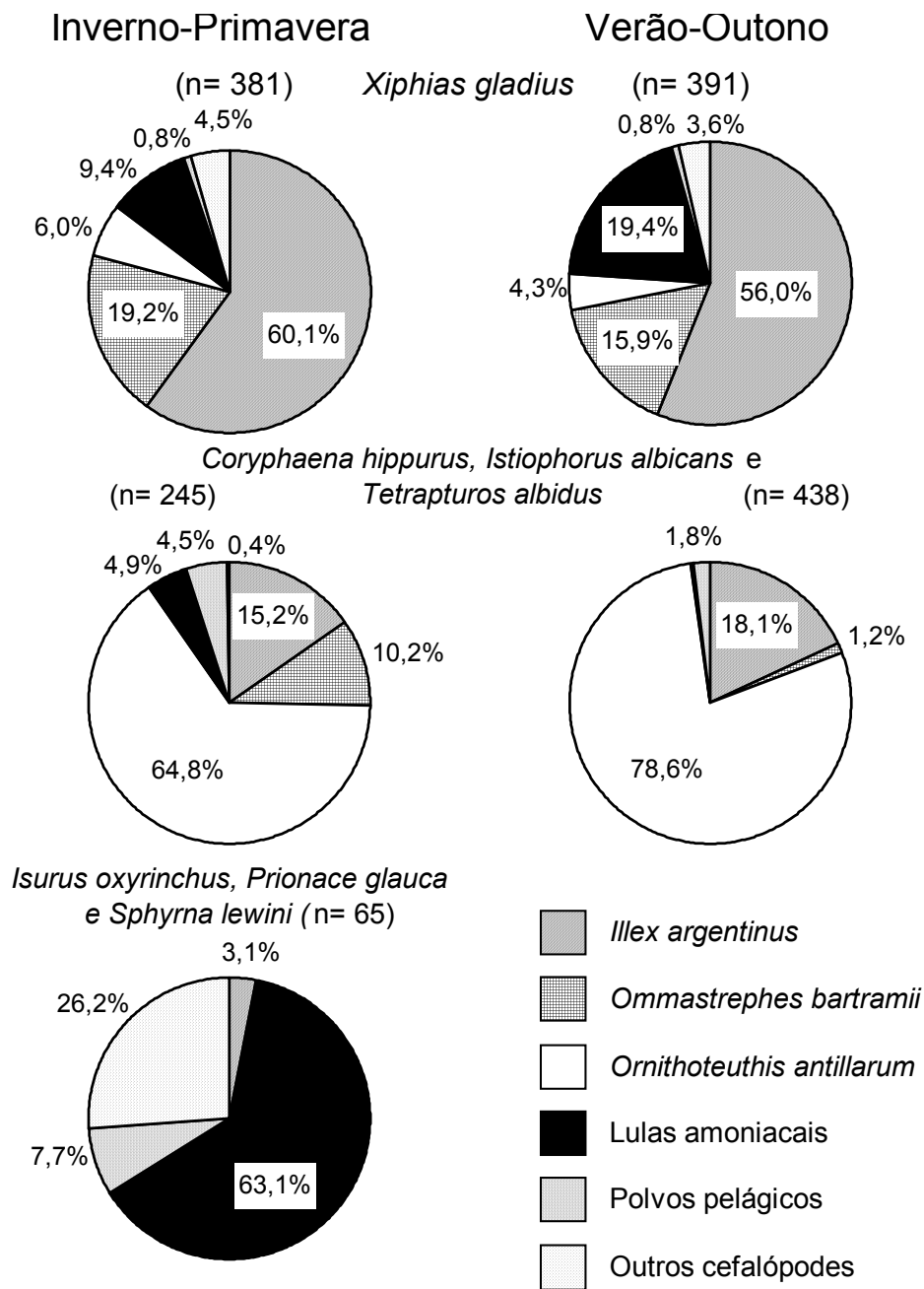


Figura 4. Porcentagem do número de exemplares de cefalópodes encontrados nos conteúdos estomacais de *Xiphias gladius*, *Istiophorus albicans*, *Tetrapturus albidus*, *Coryphaena hippurus*, *Isurus oxyrinchus*, *prionace glauca* e *Sphyrna lewini* capturados no sul do Brasil (n= número total de cefalópodes).

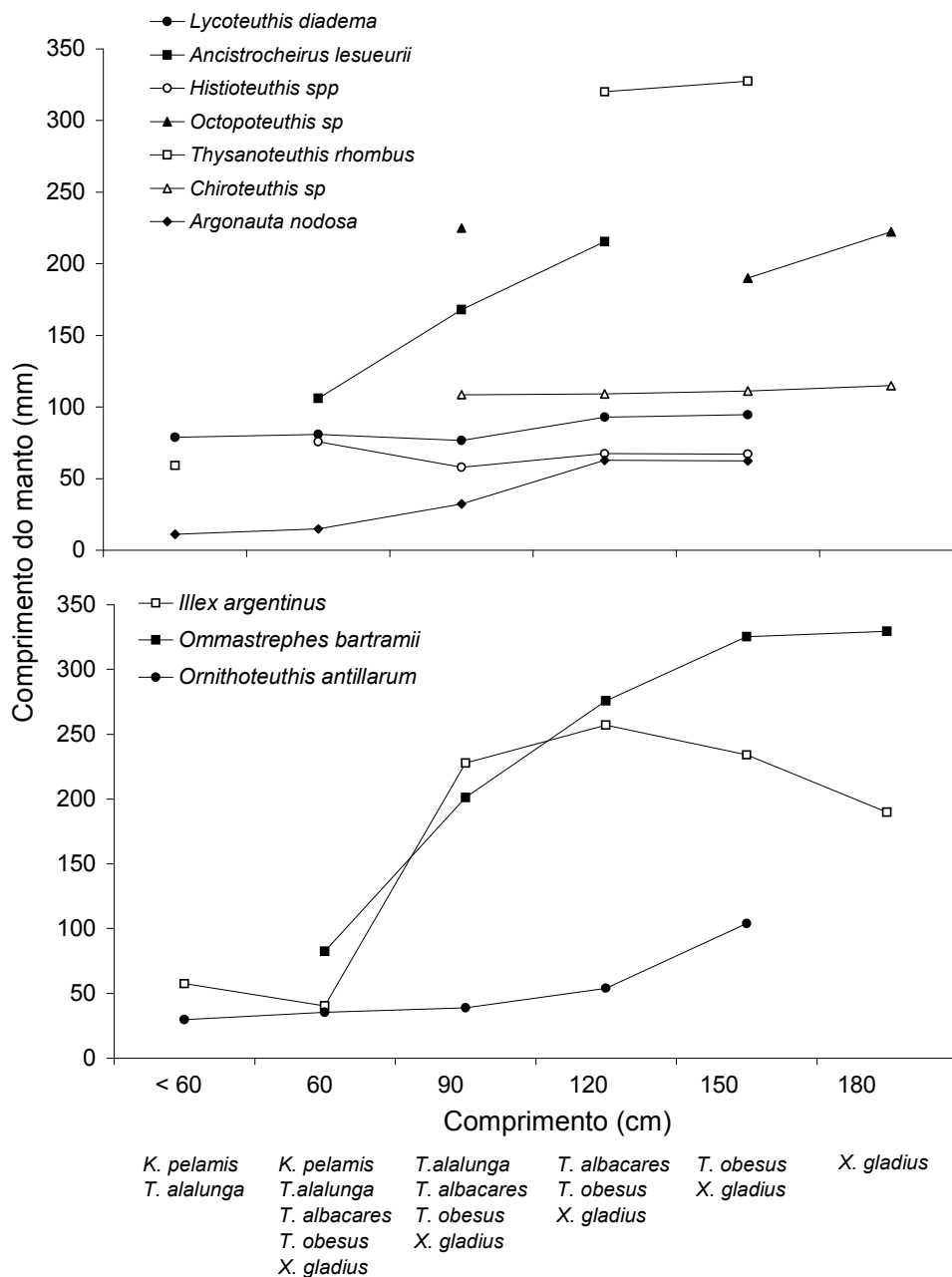


Figura 5. Comprimento médio de várias espécies de cefalópodes predados por *Katsuwonus pelamis*, *Thunnus alalunga*, *T. albacares*, *T. obesus* e *Xiphias gladius* de diferentes comprimentos (medido o comprimento furcal, exceto para *X. gladius* que foi medido o comprimento olho-furca).

Anexo VI

Santos, R.A. & Haimovici, M. Cephalopods in the diet of marine mammals stranded or incidentally caught along southeastern and southern Brazil (21°S to 34°S). *Fisheries Research* (aceito)

1 (Southern elephant seal). Ommastrephid and loliginid squids, besides the sepiolid *Semirossia*
2 *tenera*, were equally important in the diet of *Delphinus* sp (common dolphin). Benthic octopuses
3 were found only in the diet of *Tursiops truncatus* and *Pontoporia blainvillei*. Pelagic octopuses,
4 particularly *Argonauta nodosa*, were only relatively frequent in the stomach contents of
5 *Pontoporia blainvillei*. Cephalopod prey were small to medium sized. The diversity of
6 cephalopods as prey was lower for coastal marine mammals and increased in offshore species
7 that fed on diverse oegopsin squids including both the fast moving muscular squids and the less
8 mobile neutrally buoyant cephalopods.

9
10 *Key words:* Feeding habits, marine mammals, Southwestern Atlantic Ocean, Brazil, food
11 webs, cephalopods

12 13 **Introduction**

14 The species composition and distribution of the coastal cephalopod fauna along southern
15 and southeastern Brazil is relatively well known from commercial landings and bottom trawl
16 survey data (Palacio, 1977; Haimovici and Perez, 1991a; Haimovici et al., 1994). Far less is
17 known about the cephalopods from the upper slope and open ocean where only longline fishing
18 for large pelagic fishes occurs and no surveys targeting cephalopods have been performed. Many
19 marine mammals are cephalopod predators and can be excellent collectors of cephalopods,
20 although generally only beaks can be recovered (Clarke, 1980, 1986a, 1996). The study of
21 marine mammal's diet can contribute substantial information on cephalopod distribution and
22 biology, since many species, particularly the oceanic ones, are rarely caught by nets and other
23 sampling methods. In addition, knowledge of the distribution, life-style and habitat of
24 cephalopod species found in the diet of marine mammals can aid the understanding of the
25 predator's distribution and feeding habits. Nevertheless, it should be considered that with

1 stomach content analysis the cephalopods eaten would not necessarily come from the same area
2 where the predator was caught or stranded.

3 At least 23 species of odontocetes and seven of pinnipeds have been recorded for
4 southern (26° to 34°S) and southeastern Brazil (21° to 26°S) (Pinedo et al., 1992). The diet of
5 several species has been studied and some of them are recorded as feeding to some degree on
6 cephalopods: *Pontoporia blainvillei* (Pinedo, 1982; Ott, 1994; Bassoi, 1997), *Kogia sima*
7 (Pinedo, 1987), *Physeter macrocephalus* (Clarke et al., 1980), *Kogia breviceps* (Secchi et al.,
8 1994), *Globicephala melas* (Santos and Pinedo, 1994), *Orcinus orca* (Dalla Rosa, 1995) and
9 *Feresa attenuata* (Zerbini and Santos, 1997).

10 There are several problems in the interpretation of the diet and the geographic distribution
11 of the prey from the stomach contents of stranded animals. Beaks of cephalopods are known to
12 remain undigested for longer periods than fish bones and otoliths (Clarke, 1996) and as most
13 marine mammals perform migrations, the region from which the cephalopods originate cannot
14 be precisely determined. Another point to be considered is that stranded animals, especially the
15 oceanic species, may have been unhealthy and may have fed on prey or prey sizes that may not
16 represent the normal diet of the healthy specimens. However in a comparative study in South
17 Africa, no significant difference in the percentage of cephalopod in the diet between stranded and
18 non-stranded *Delphinus delphis*, *Lagenorhynchus obscurus* and *Cephalorhynchus heavisidii* was
19 observed (Sekiguchi et al., 1992), although they found differences in the percentages of others
20 items in the diet. Where incidental catch in fisheries is the main cause of mortality as in the case
21 of *Pontoporia blainvillei* and *Sotalia fluviatilis* in southern Brazil (Pinedo, 1994), stomach
22 contents are expected to be more representative of the normal diet than those of stranded
23 animals; although biases due to sex or age related to behaviour in relation to the gear of the target
24 species of the fishery also exist (Secchi et al., 1997). Despite the known limitations, the use of

1 beaks from stranded animals is well established (Clarke, 1986a, b) and is sometimes the only
2 available source of information and always a valuable alternative source of data.

3 The material for this study were cephalopod remains found in the stomach contents of
4 several marine mammal species incidentally caught or stranded from Rio de Janeiro to Paraná
5 (Zone A: 21° to 26°S) and along Rio Grande do Sul (Zone B: 29° to 34°S) (Fig.1) and sent to us
6 by colleagues for identification (Appendix I). The scope was to assess the relative importance of
7 the different cephalopods in their diet and to contribute to the understanding of the distribution
8 and trophic relations of cephalopods in these regions. Data on non cephalopod prey of the marine
9 mammals from the study area were mentioned when available from published references but no
10 attempt to compare the relative importance of cephalopods and other prey was made.

11

12 **Materials and methods**

13 The cephalopods in 286 stomach contents of 13 species of odontocetes and four of
14 pinnipeds collected between 1985 and 1998 were examined. Cephalopod remains, consisting
15 mainly of beaks, were identified with the aid of a reference collection at the *Departamento de*
16 *Oceanografia* of the *Fundação Universidade do Rio Grande*. The cephalopod classification
17 followed Sweeney & Roper (1998).

18 The size of cephalopods was estimated from measurements (to 0.1 mm) of the beaks:
19 upper (URL) and lower (LRL) rostral length in squids and sepiolids and upper (UHL) and lower
20 (LHL) hood length in octopuses. Rostral and hood length definitions follow Clarke (1986b).
21 Most prey mantle length and total mass were calculated from regressions relating squid or
22 sepiolid rostral length and octopus hood length with dorsal mantle length (ML, mm) and with
23 total mass (TM, g) obtained from the specimens in the reference collections. When local data
24 were not available, size was estimated from regressions presented in Clarke (1986b).

1 **Results**

2 A total of 3233 upper beaks, 3521 lower beaks and cephalopod remains of 55 whole
3 animals were recovered and twenty five species of 16 families of cephalopods were identified
4 (Fig. 2).

6 ***Pontoporia blainvillei* (franciscana) and *Sotalia fluviatilis* (tucuxi)**

7 Most of franciscana dolphins examined were incidentally caught and, among the
8 cephalopods recorded, were found to eat only coastal species. In Zone A *Loligo sanpaulensis*
9 was the most frequent prey followed by *Loligo plei* and *Lolliguncula brevis*. In Zone B, from the
10 estimated 2775 preyed cephalopods, 2686 were of *Loligo sanpaulensis*, 55 of the pelagic octopus
11 *Argonauta nodosa* and 27 of *Loligo plei*. Benthic sepiolid and octopuses were also found, but in
12 a low number (Table 1).

13 In both zones, fishes, mainly of the family Sciaenidae, occurred in *ca* 90% of the stomach
14 contents of the franciscana dolphin and cephalopods occurred in *ca* 80 % (Pinedo, 1982; Ott
15 1994; Bassoi, 1997; Bassoi et al., 1998; Di Benedetto et al., 1998).

16 Most *Sotalia fluviatilis* were also incidentally caught and occurred only in Zone A. The
17 frequency of occurrence of fish, mainly sciaenids, and squids in stomach contents were 90% and
18 60%, respectively (Bassoi et al., 1998; Di Benedetto et al., 1998). The cephalopods eaten by the
19 tucuxi were *Loligo sanpaulensis*, *Lolliguncula brevis* and *Loligo plei* (Table 5) with similar sizes
20 to those eaten by *Pontoporia blainvillei* in the same zone (Fig. 3).

21 The sizes of *Loligo sanpaulensis* preyed on by franciscana and tucuxi dolphins in Zone A
22 (mean ML 45.0 and 50.7 mm, respectively) were smaller than those eaten by franciscana in Zone
23 B (mean ML 102.7 mm), while *Loligo plei* from both zones were small to medium sized, with
24 mean ML around 150 mm (Fig. 3).

25

1 ***Delphinus* sp (common dolphin) and *Lagenodelphis hosei* (Fraser's dolphin)**

2 In the two stomach contents of common dolphin from Zone A, only a few beaks of *Loligo*
3 *plei* and unidentified loliginids were found. In three incidentally caught specimens from Zone B,
4 *Loligo sanpaulensis*, the sepiolid *Semirossia tenera* and the ommastrephid *Illex argentinus* were
5 frequent. *Hyaloteuthis pelagica* and unidentified Cranchiidae also occurred (Table 2).

6 Four stomach contents of *Lagenodelphis hosei* stranded in Zone B contained mostly
7 medium sized *Loligo sanpaulensis* and one of them contained also a small *Argonauta nodosa*.
8 Fishes of the families Sciaenidae, Trichiuridae, Batrachoididae and Phycidae and unidentified
9 crustaceans were also found in some of the stomach contents (Moreno et al., 1998).

10

11 ***Stenella frontalis* (Atlantic spotted dolphin), *Steno bredanensis* (rough-toothed dolphin)**
12 **and *Tursiops truncatus* (bottlenose dolphin)**

13 In Zone A, all three species preyed mostly on small and medium sized *Loligo plei*
14 (Table 2). *Tursiops truncatus* also fed on a wide range of sizes of *Octopus vulgaris*. The
15 single stomach of a bottlenose dolphin examined from Zone B had two *Loligo plei* (Table 2).
16 These dolphins feed mainly on fishes and the families found were Batrachoididae, Gerreidae
17 Ophidiidae, Sciaenidae, Sparidae and Trichiuridae (Pinedo, 1982; Siciliano et al., 1998).

18

19 ***Feresa attenuata* (pygmy killer whale), *Globicephala melas* (long-finned pilot whale),**
20 ***Orcinus orca* (killer whale) and *Pseudorca crassidens* (false killer whale)**

21 A single *Feresa attenuata*, stranded in Zone A was found to have eaten two *Loligo plei*,
22 two *Illex argentinus* and one *Ornithoteuthis antillarum* (Table 3) and the presence of fishes lens
23 was also recorded (Zerbini and Santos, 1997).

24 Stomachs of the long-finned pilot whale, *Globicephala melas*, stranded in Zone B were
25 found to contain remains of offshore cephalopods (Table 3). Seventy percent of the identified
26 specimens are considered neutrally buoyant to their body density in sea water, such as

1 *Histioteuthis* spp, *Chroteuthis veranii*, *Octopoteuthis* sp, *Ancistrocheirus lesueurii* and squids of
2 the family Cranchiidae. Other squids found belonged to the family Ommastrephidae, mainly
3 medium sized to large *Illex argentinus* and small to medium sized *Lycoteuthis lorigera*.

4 The cephalopods in the stomachs of three killer whales *Orcinus orca* stranded in Zone B
5 were small to medium sized and included the same families found in the diet of *Globicephala*
6 *melas*, but also, the pelagic octopus *Ocythoe tuberculata*, the squid *Gonatus antarcticus* and
7 coastal loliginids. Neutral buoyant species amounted to 53% of the identified specimens and
8 other squids 46% (Table 3). In southern Brazil *Orcinus orca*, was found to feed on a variety of
9 prey such as dolphins, elasmobranchs and bony fishes, besides cephalopods (Dalla Rosa, 1995).

10 In the stomach contents of the three *Pseudorca crassidens* stranded in Zone B, the
11 identified squids were medium sized *Ommastrephes bartramii* (Table 3).

12

13 ***Kogia breviceps* (pygmy sperm whale) and *Kogia sima* (dwarf sperm whale)**

14 The pygmy sperm whale stranded in both zones and the dwarf sperm whale in Zone A
15 feed on offshore cephalopods. No remarkable differences in the families of cephalopods preyed
16 between *Kogia* species and between zones were observed and the cephalopods preyed were
17 small to medium sized, among which neutrally buoyant squids such as *Histioteuthis* spp,
18 *Chroteuthis veranii*, *Octopoteuthis* sp and Cranchiidae amounted to 65% of the specimens and
19 muscular families like Ommastrephidae, Lycoteuthidae and Onychoteuthidae represented 31 %
20 (Table 4).

21 Only a few remains of fishes and crustaceans were found in the *Kogia* species collected in
22 southern and southeastern Brazil (Secchi et al. 1994; Vicente et al., 1998; Zanelatto et al., 1996).

23

1 **Pinnipeds**

2 All stomach contents of the three species of fur seals and the elephant seal were from
3 Zone B (Table 5). *Arctocephalus australis* was found to eat *Loligo sanpaulensis* and very small
4 *Argonauta nodosa*. The only *Arctocephalus gazella* sampled, besides *Loligo sanpaulensis*, fed
5 *Alluroteuthis antarctica*, probably eaten before its arrival to southern Brazil as this squid is an
6 Antarctic circumpolar species (Nesis, 1987). *Arctocephalus tropicalis* preyed on *Loligo*
7 *sanpaulensis*, small to large *Ommastrephes bartramii*, large *Illex argentinus*, large *Argonauta*
8 *nodosa* and *Ocythoe tuberculata*.

9 The stomach contents of a single vagrant specimen of *Mirounga leonina* stranded far
10 north from its usual distribution range (Pinedo et al., 1992) contained two large *Illex argentinus*,
11 one *Lycoteuthis lorigera* and one *Histioteuthis* sp (Table 5).

12

13 **Size of cephalopod prey**

14 Cephalopod sizes varied from small to medium sized, the smallest was an *Argonauta*
15 *nodosa* (0.02 g) eaten by *Pontoporia blainvillei* and the largest was an *Ancistrocheirus lesueurii*
16 (1476 g) eaten by an *Orcinus orca*. The mean total mass of the different families of preyed
17 cephalopods was plotted against the total length of their odontocete predators (Fig. 4).

18 Odontocetes of less than 3 m long ingested cephalopods varying from 2 to 134 g, while
19 odontocetes between 3 and 6 m long, fed on cephalopods with mean TM of 309 g. Differences
20 were more evident for ommastrephids, that had mean TM of 56 to 62 g for odontocetes smaller
21 than 3 m and 190 to 309 g in the larger specimens.

22

1 **Discussion**

2 Squids of the family Loliginidae are the most abundant coastal cephalopods in southern
3 and southeastern Brazil (Juanicó, 1979) and, as expected, the most frequent family in the
4 stomach contents of coastal marine mammals examined.

5 The most common loliginid squid in southern Brazil is *Loligo sanpaulensis* (Haimovici
6 and Andriquetto, 1986) that occurs in the shelf from 20° to 42°S, associated with the Subtropical
7 Convergence Zone (Roper et al., 1984; Haimovici and Perez, 1991a). Larger specimens occur
8 only on the inner shelf and the small specimens can be found, in the cold season, besides on the
9 inner shelf also on the upper slope (Andriquetto and Haimovici, 1991; Haimovici and Perez,
10 1991b). Most of the coastal marine mammals examined fed on this squid. The maximum sizes of
11 squid in the stomach contents from Zone A were smaller than those from Zone B (Fig. 3). This
12 difference in the maximum sizes is consistent with observations from bottom trawl surveys in
13 both zones (Juanicó, 1979; Haimovici and Andriquetto, 1986; Costa and Fernandez, 1993). As in
14 southern and southeastern Brazil, *Loligo sanpaulensis* was an important prey for *Pontoporia*
15 *blainvillei* in Uruguay (Brownell, 1975, 1989) and northern Argentina (Perez et al., 1996).

16 *Loligo sanpaulensis* was also the main prey found in the stomach contents of Fraser's
17 dolphin in southern Brazil. In South Africa this cetacean fed mainly on oceanic cephalopods
18 (Sekiguchi et al., 1992) and according to Klinowska (1991) this is an offshore species, so the
19 presence of only coastal cephalopods in our samples suggest that it fed on the shelf before
20 stranding.

21 Young fur seals *Arctocephalus australis*, from breeding grounds off Uruguay, and
22 vagrant adult males of *A. gazella* and *A. tropicalis* from the Antarctic Convergence reach
23 southern Brazil in winter (Pinedo et al., 1992). All these species preyed also to some degree
24 on *Loligo sanpaulensis*, particularly large ones that only occur on the inner shelf (Andriquetto

1 and Haimovici, 1991). It is probable that these coastal squids were eaten shortly before
2 stranding.

3 The other frequently recorded loliginid was *Lolliguncula brevis*. This is a tropical
4 estuarine and coastal species that has not been found south of Santa Marta Grande Cape (29°S)
5 (Haimovici et al., 1989; Haimovici and Andriquetto, 1986; Haimovici and Perez, 1991a). It was
6 only preyed on by *Pontoporia blainvillei* and *Sotalia fluviatilis* in coastal or estuarine waters in
7 Zone A. Its absence from the stomach contents of franciscana dolphins from Rio Grande do Sul
8 supports the assumption that the distribution limit of *Lolliguncula brevis* to the south is around
9 29°S (Haimovici and Perez, 1991a).

10 *Loligo plei* is a warm water species that is more abundant north of Rio Grande do Sul
11 (Costa and Haimovici, 1990; Perez et al., 1997). Along the coast of Rio Grande do Sul it is only
12 occasionally caught in the inner shelf but is frequent in the warm season in the outer shelf and
13 upper slope (Haimovici and Andriquetto, 1986; Haimovici and Perez, 1991b). Its presence in the
14 stomach contents of offshore species as *Feresa attenuata* and *Orcinus orca* can be considered to
15 be part of their normal diet in the region.

16 Benthic shelf octopuses and sepiolids were eaten in small numbers and this probably
17 reflects their relative scarcity in coastal waters of the region (Haimovici and Perez, 1991a). Few
18 pelagic octopuses were recorded and they seem to be unimportant in the diet of both coastal and
19 offshore marine mammals. They were found only in the diet of *Pontoporia blainvillei*, *Orcinus*
20 *orca* and *Arctocephalus tropicalis*. It is noteworthy that pelagic octopuses are more abundant on
21 the outer shelf and oceanic waters and the number of stomachs from oceanic marine mammals
22 was low compared with those from near shore species.

23 The ommastrephids *Illex argentinus*, *Ornithoteuthis antillarum* and *Ommastrephes*
24 *bartramii* were the most frequent slope and oceanic cephalopods eaten by marine mammals
25 along southern and southeastern Brazil. *Illex argentinus* was more frequent in the stomach

1 contents collected in southern Brazil in the cold season, when reproductive concentrations of this
2 squid are found along the slope of that region (Santos and Haimovici, 1997).

3 The long-finned pilot whale, that is considered to feed heavily on squid (Evans, 1990;
4 Clarke, 1996), in southern Brazil was found to feed on oceanic families such as
5 Ommastrephidae, Cranchiidae, Chiroteuthidae and Histioteuthidae, also found in its diet in the
6 northern Atlantic (Sergeant, 1962; Desportes and Mouritsen, 1993). Nevertheless loliginids and
7 other coastal cephalopods, were also important in southern Argentina (Clarke and Goodall,
8 1994), Tasmania (Gales et al., 1992), South Africa (Sekiguchi et al., 1992) and the northwest
9 Atlantic (Gannon et al., 1997).

10 *Kogia* species are mainly teuthophagous (Caldwell and Caldwell, 1989). As in our study,
11 oceanic cephalopod families were found in the diet of *Kogia breviceps* and *K. sima* from South
12 Africa (Ross, 1979; Sekiguchi et al., 1992) and Histioteuthidae and Chiroteuthidae were frequent
13 in a stomach content of *K. sima* collected in southern Brazil (Pinedo, 1987).

14 *Orcinus orca* has a diet that include mainly marine mammals, fishes and seabirds while
15 cephalopods are usually far less important (Evans, 1990). Nevertheless we found a fair number
16 of beaks of oceanic squids in their stomach contents.

17 Although the precise location where the sampled marine mammals fed and their ability to
18 feed prior to their death was not known, some patterns on the distribution of cephalopods and the
19 food habits of marine mammals in the study area were observed that can be summarised as
20 follows. Most preyed cephalopods were small to medium sized under 200 g and only a few were
21 over 1000g. As reported by Clarke (1996) for other regions, in southern Brazil loliginids were
22 the most important cephalopods in the diet of coastal marine mammals and ommastrephids were
23 the most important in diet of offshore odontocetes. The diversity of cephalopod prey was low for
24 coastal marine mammals and increased in offshore species that fed on a wide range of oegopsin
25 squids including both the fast moving muscular squids and the less mobile meso- and epipelagic

1 neutrally buoyant families. Most of these offshore cephalopods were absent from former
2 cephalopod surveys and the marine mammal stomach contents contributed also to the knowledge
3 of the oceanic cephalopod fauna of the southern and southeastern Brazil.

4

5 **Acknowledgements**

6 The authors thank the researchers listed in Appendix I, that contributed with cephalopod remains
7 from stomach contents of several species of marine mammals. Thanks are also given to Dr. M.
8 C. Pinedo to the suggestions on a draft copy. The support by the Ministry of Education of Brazil
9 - CAPES (R.A.S.) and Brazilian Research Council – CNPq (M.H.) is also acknowledged.

10

11 **References**

- 12 Andriguetto, J.M. and Haimovici, M., 1991. Abundance and distribution of *Loligo*
13 *sanpaulensis* Brakoniecki, 1984 (Cephalopoda: Loliginidae) in southern Brazil. *Sci.*
14 *Mar.*, 55 (4): 611-618.
- 15 Basso, M., 1997. Avaliação da dieta alimentar de toninhas, *Pontoporia blainvillei* (Gervais e
16 D'Orbigny, 1844), capturadas acidentalmente na pesca costeira de emalhe, no sul do
17 Rio Grande do Sul. Monograph Fundação Universidade do Rio Grande, Rio Grande,
18 RS, 68 pp.
- 19 Basso, M., Lucato, S.B., Santos, R.A. and Santos, M.C.O., 1998. Novas informações sobre
20 hábitos alimentares de cetáceos nas regiões norte do Paraná e sul de São Paulo, Brasil.
21 (Abstract) 8ª Reunião de trabalho de especialistas em mamíferos aquáticos da América
22 do Sul, Olinda, Brazil, pp.20.
- 23 Brownell, Jr., R.L., 1975. Feeding ecology of the franciscana dolphin, *Pontoporia blainvillei*,
24 in Uruguayan waters. *J. Fish. Res. Board Can.*, 32: 1073-1078.

- 1 Brownell, Jr., R.L., 1989. Franciscana. *Pontoporia blainvillei* (Gervais and D'Orbigny, 1844).
2 In: S.H. Ridgway and R. Harrison (Editors). Handbook of marine mammals. Volume
3 4. River dolphins and the larger toothed whales. Academic Press, London, pp. 45-67.
- 4 Caldwell, D.K. and Caldwell, M.C., 1989. Pygmy sperm whale *Kogia breviceps* (de
5 Blainville, 1838). Dwarf sperm whale *Kogia simus* Owen, 1866. In: S.H. Ridgway and
6 R. Harrison (Editors). Handbook of marine mammals. Volume 4. River dolphins and
7 the larger toothed whales. Academic Press, London, pp. 235-260.
- 8 Clarke, M.R., 1980. Squids and whales. NERC Newsjournal, II (9): 4-6.
- 9 Clarke, M.R., 1986a. Cephalopods in the diet of odontocetes. In: M.M. Bryden and R.
10 Harrison (Editors). Research in dolphins. Clarendon Press, Oxford, pp. 281-321.
- 11 Clarke, M.R., 1986b. A handbook for the identification of cephalopod beaks. Clarendon
12 Press, Oxford, 273 pp.
- 13 Clarke, M.R., 1996. Cephalopods as prey. III. Cetaceans. In: M. R. Clarke (Editor). The role
14 of cephalopods in the world's oceans. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B, 351: 1053-1065.
- 15 Clarke, M. R. and Goodall, N., 1994. Cephalopods in the diets of three odontocete cetacean
16 species stranded at Tierra del Fuego, *Globicephala melaena* (Traill, 1809), *Hyperodon*
17 *planifrons* Flower, 1882 and *Cephalorhynchus commersonii* (Lacepede, 1804).
18 Antarct. Sci., 6 (2): 149-154.
- 19 Clarke, M.R., MacLeod, N., Castello, H.P. and Pinedo, M.C., 1980. Cephalopod remains
20 from the stomach of a sperm whale stranded at Rio Grande do Sul in Brazil. Mar.
21 Biol., 59: 235-239.
- 22 Costa, P.A.S. and Haimovici, M., 1990. A pesca de polvos e lulas no litoral do Rio de Janeiro.
23 Cien. Cult., 42 (12): 1124-1130.

- 1 Costa, P.A.S. and Fernandez, F.C., 1993. Reproductive cycle of *Loligo sanpaulensis*
2 (Cephalopoda: Loliginidae) in the Cabo Frio region, Brazil. Mar. Ecol. Progr. Ser.,
3 101: 91-97.
- 4 Dalla Rosa, L., 1995. Interações com a pesca de espinhel e informações sobre a dieta
5 alimentar de orca, *Orcinus orca* Linnaeus, 1758 (Cetacea, Delphinidae), no sul e
6 sudeste do Brasil. Monograph Fundação Universidade do Rio Grande, Rio Grande,
7 RS, 39 pp.
- 8 Desportes, G. and Mouritsen, R., 1993. Preliminary results on the diet of long-finned pilot
9 whales off Faroe Islands. In: G.P. Donovan, C.H. Lockyer and A.R. Martin (Editors).
10 Biology of Northern Hemisphere Pilot Whales. Rep. Int. Whaling Comm. Spec. Iss.
11 14: 305-324.
- 12 Di Benedetto, A.P., Ramos, R., Lima, N.R. and Santos, R.A., 1998. Feeding ecology of
13 *Pontoporia blainvillei* and *Sotalia fluviatilis* in northern Rio de Janeiro, Brazil: a
14 preliminary analysis. (Abstract) 8ª Reunião de trabalho de especialistas em mamíferos
15 aquáticos da América do Sul, Olinda, Brazil, pp.66.
- 16 Evans, P.G., 1990. The natural history of whales and dolphins. Facts on file, New York, 343
17 pp.
- 18 Gales, R., Pemberton, D. and Clarke, M.R., 1992. Stomach contents of long-finned pilot
19 whale (*Globicephala melas*) and bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in
20 Tasmania. Mar. Mamm. Sci. 8: 405-413.
- 21 Gannon, D.P., Read, A.J., Craddock, J.E., Fristrup, K.M. and Nicolas, J.R., 1997. Feeding
22 ecology ecology of long-finned pilot whales *Globicephala melas* in the western North
23 Atlantic. Mar. Ecol. Prog. Ser., 148:1-10
- 24 Haimovici, M. and Andriquetto, J.M., 1986. Cefalópodes costeiros capturados na pesca de
25 arrasto do litoral sul do Brasil. Arq. Biol. Tecnol., 29 (3): 473-495.

- 1 Haimovici, M. and Perez, J.A.A., 1991a. Coastal cephalopod fauna of southern Brazil. Bull.
2 Mar. Sci., 49 (1-2): 221-230.
- 3 Haimovici, M. and Perez, J.A.A., 1991b. Abundância e distribuição de cefalópodes em
4 cruzeiros de prospecção pesqueira demersal na plataforma externa e talude continental
5 do sul do Brasil. Atlântica, 13 (1): 189-200.
- 6 Haimovici, M., Perez, J.A.A. and Costa, P.A.S., 1989. A review of cephalopods occurring in
7 the waters of Rio de Janeiro state, Brazil with first record of four species. Revta.
8 brasil. Biol., 49 (2): 503-510.
- 9 Haimovici, M., Perez, J.A.A. and Santos, R.A., 1994. Class Cephalopoda Cuvier, 1797. In:
10 E.C. Rios (Editor). Seashells of Brazil 2nd Ed., Editora da FURG, Rio Grande, pp. 311-
11 320 + plates.
- 12 Juanicó, M., 1979. Contribuição ao estudo da biologia dos cefalópodes Loliginidae do
13 Atlântico Sul Ocidental entre Rio de Janeiro e Mar del Plata. Doctoral Thesis Instituto
14 Oceanográfico Universidade de São Paulo, São Paulo, SP, 102 pp.
- 15 Klinowska, M., 1991. Dolphins, porpoises and whales of the world. The IUCN red data book.
16 IUCN, Cambridge, 429 pp.
- 17 Nesis, K.N. 1987 Cephalopods of the World, Squids, Cuttlefishes, Octopuses and allies. TFH
18 Publications, Neptune City, New Jersey, 351 pp.
- 19 Moreno, I.B., Danilewicz, D.S., Ott, P.H., Caon, G., Martins, M.B., Oliveira, L.R. and
20 Messias, L., 1998. Presença do golfinho de Fraser (*Lagenodelphis hosei*) na costa sul
21 do Brasil. (Abstract) 8^a Reunião de trabalho de especialistas em mamíferos aquáticos
22 da América do Sul, Olinda, Brazil, pp.134.
- 23 Ott, P.H., 1994. Estudo da ecologia alimentar de *Pontoporia blainvillei* (Gervais e D'Orbigny,
24 1844) (Cetacea, Pontoporiidae) no litoral norte do Rio Grande do Sul, sul do Brasil.
25 Monograph Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, 69 pp.

- 1 Palacio, F.J., 1977. A study of coastal cephalopods from Brazil with reference to brazilian
2 zoogeography. PhD Thesis University of Miami, Miami, 311 pp.
- 3 Perez, J.E., Gingarelli, M., Beilis, A. and Corcuera, J., 1996. Alimentación del delfín
4 franciscana en el sur de la provincia de Buenos Aires, Argentina. (Abstract) 7^a
5 Reunión de Trabajo de Especialistas en Mamíferos Acuáticos de América del Sur,
6 Viña del Mar, Chile, pp. 91.
- 7 Perez, J.A.A., Schettini, C.A.F., Buratto, J.R. and Machado, M.J., 1997. A pesca de lulas
8 (Mollusca: Cephalopoda) na Ilha do Arvoredo (SC): características e relações
9 ecológicas, Verão de 1996. Notas Técnicas da FACIMAR, 1: 9-21.
- 10 Pinedo, M.C., 1982. Análise dos conteúdos estomacais de *Pontoporia blainvillei* (Gervais e
11 D'Orbigny, 1844) e *Tursiops geophysreus* (Lahille, 1908) (Cetacea, Platanistidae e
12 Delphinidae) na zona estuarial e costeira de Rio Grande, RS, Brasil. MSc Thesis
13 Fundação Universidade do Rio Grande, Rio Grande, RS, 95 pp.
- 14 Pinedo, M.C., 1987. First record of a dwarf sperm whale from southwest Atlantic, with
15 reference to osteology, food habits and reproduction. Sci. Rep. Whales Res. Inst., 38:
16 171-186.
- 17 Pinedo, M.C., 1994. Review of small cetacean fishery interactions in southern Brazil with
18 special reference to the franciscana. Rep. Int. Whaling Comm. Spec. Iss. 15: 251-264.
- 19 Pinedo, M.C., Rosas, F. and Marmontel, M., 1992. Cetáceos e pinípedes do Brasil. Uma
20 revisão dos registros e guia para identificação das espécies. UNEP/FUA Imprensa
21 Univer. Manaus, 213 pp.
- 22 Roper, C.F.E., Sweeney, M.J. and Nauen, C.E., 1984. FAO species catalogue. Vol.3.
23 Cephalopods of the World. An annotated and illustrated catalogue of species of
24 interest to fisheries. FAO Fisheries Synopsis, 125 (3): 273.

- 1 Ross, G.J.B., 1979. Records of pygmy and dwarf sperm whales, genus *Kogia*, from southern
2 Africa, with biological notes and some comparisons. Ann. Cape Province Mus. (Nat.
3 Hist.), II: 259-327.
- 4 Santos, R.A. and Pinedo, M.C., 1994. Cefalópodes na dieta de golfinhos piloto de nadadeira
5 longa, *Globicephala melas*, no litoral do Rio Grande do Sul. (Abstract) 6ª Reunião de
6 Trabalhos de Especialistas em Mamíferos Aquáticos da América do Sul, Florianópolis,
7 Brazil, pp. 94.
- 8 Santos, R.A. and Haimovici, M., 1997. Reproductive biology of winter-spring spawners of
9 *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) off southern Brazil. Sci. Mar., 61
10 (1): 53-64.
- 11 Secchi, E.R., Campolin, N.B. and Moller, L., 1994. Notas sobre o encalhe de dois cachalotes
12 pigmeus *Kogia breviceps* na costa sul do Rio Grande do Sul - Brasil. In: J.A. Oporto
13 (Editor). Anales de la 4ª reunión de trabajo de especialistas en mamíferos acuáticos de
14 América del sur 12-15 Nov. 1990, Chile, pp. 244-262.
- 15 Secchi, E.R., Dalla Rosa, L., Bassoi, M. and Barcelos, L., 1997. Uma alternativa para
16 minimizar o impacto da pesca costeira de emalhe sobre a população de toninhas,
17 *Pontoporia blainvillei*, (Cetacea, Pontoporiidae), no sul do Brasil. Anales del VII
18 COLACMAR Congresso Latino-Americano sobre Ciências do Mar, Santos - Brazil,
19 428-429.
- 20 Sekiguchi, K., Klages, N.T.W. and Best, P.B., 1992. Comparative analysis of the diets of
21 smaller odontocete cetaceans along the coast of the Southern Africa. S. Afr. J. mar.
22 Sci., 12: 843-861.
- 23 Sergeant, D.E., 1962. The biology of the pilot or pothead whale *Globicephala melaena*
24 (Traill) in Newfoundland waters. Bull. Fish. Res. Board Can., 132: 1-84.

- 1 Siciliano, S., Di Benedetto, A.P., Ramos, R., Santos, R.A., Costa, P.A.S., Fagundes-Neto, E.B.
2 and Bastos, G.C.C., 1998. Ítems alimentares de alguns delphinídeos do litoral do Rio de
3 Janeiro. (Abstract) 8ª Reunião de trabalho de especialistas em mamíferos aquáticos da
4 América do Sul, Olinda, Brazil, pp.197.
- 5 Sweeney, M.J. and Roper, C.F.E., 1998. Classification, type localities, and type repositories
6 of recent Cephalopoda. In: Voss, N.A., M. Vecchione, R. B. Toll & M. J. Sweeney
7 (eds). Systematics and biogeography of Cephalopods, Vol. II. Smithsonian Contr.
8 Zool., 586: 561-599.
- 9 Vicente, A.F.C., Zampirolli, E., Alvarenga, F.S., Pereira, T.M.A., Maranhão, A., Santos, R.A.,
10 1998. Registro de cachalote-anão *Kogia simus* Owen, 1866, (Cetacea-Physeteridae) no
11 estado de São Paulo, Brasil. (Abstract) 8ª Reunião de trabalho de especialistas em
12 mamíferos aquáticos da América do Sul, Olinda, Brazil, pp.222.
- 13 Zanelatto, R.C., Rosas, F.C.W. and Santos, R.A., 1996. Análise do conteúdo estomacal de um
14 cachalote anão *Kogia simus* (Cetacea: Kogiidae), registrado para o litoral do Paraná,
15 Brasil. (Abstracts) 7ª Reunión de trabajo de especialistas em mamíferos acuáticos de
16 América del Sur, Viña del Mar, Chile, pp. 82.
- 17 Zerbini, A.N. and Santos, M.C.O., 1997. First record of the pygmy killer whale *Feresa*
18 *attenuata* (Gray, 1874) for the Brazilian coast. Aquat. Mamm., 23.2: 105-109.
19
20

Table 1. Numbers, mantle length and individual total mass of cephalopods eaten by *Pontoporia blainvillei* and *Sotalia fluviatilis* sampled from Zone A: 21° to 26°S, and Zone B: 29° to 34°S (n= number of stomachs examined, S= number of stomachs with the cephalopod species and N= total number of individuals of each cephalopod species found).

	Cephalopod species	S	N	Mantle length (mm)		Total mass (g)			
				mean	range	mean	range		
<i>Pontoporia blainvillei</i> (Zone A) n=57	<i>Loligo plei</i>	26	155	166	66 - 266	69	8	183	
	<i>Loligo sanpaulensis</i>	41	593	51	20 - 219	8	1	154	
	<i>Lolliguncula brevis</i>	21	134	49	24 - 84	11	1	77	
<i>Pontoporia blainvillei</i> (Zone B) n=111	<i>Semirossia tenera</i>	2	2	38	32 - 45	4	2	5	
	<i>Loligo plei</i>	17	27	154	68 - 211	58	9	109	
	<i>Loligo sanpaulensis</i>	105	2686	103	22 - 220	45	1	197	
	Loliginidae unidentified	1	1						
	<i>Octopus tehuelchus</i>	2	3	27	24 - 29	5	3	6	
	<i>Eledone gaucha</i>	1	1	21	21 - 21	1	1	1	
	<i>Argonauta nodosa</i>	14	55	24	5 - 44	6	0.02	57	
<i>Sotalia fluviatilis</i> (Zone A) n=56	<i>Loligo plei</i>	28	137	152	41 - 266	61	3	183	
	<i>Loligo sanpaulensis</i>	24	260	45	14 - 195	6	0.3	150	
	<i>Lolliguncula brevis</i>	28	199	41	25 - 60	5	1	17	
	Loliginidae unidentified	11	14						

Table 2. Numbers, mantle length and individual total mass of cephalopods eaten by *Delphinus* sp, *Lagenodelphis hosei*, *Stenella frontalis*, *Steno bredanensis* and *Tursiops truncatus* sampled from Zone A: 21o to 26oS, and Zone B: 29o to 34oS (n= number of stomachs examined, S= number of stomachs with the cephalopod species and N= total number of individuals of each cephalopod species found).

	Cephalopod species	S	N	Mantle length (mm)			Total mass (g)		
				mean	range		mean	range	
<i>Delphinus</i> sp (Zone A) n=2	<i>Loligo plei</i>	2	2	180	177	183	77	74	80
	Loliginidae unidentified	2	2						
	Oegopsina unidentified	1	2						
<i>Delphinus</i> sp (Zone B) n=3	<i>Semirossia tenera</i>	2	69	17	10	22	2	0.4	5
	<i>Loligo sanpaulensis</i>	3	58	50	28	83	8	2	22
	<i>Hyaloteuthis pelagica</i>	1	1						
	<i>Illex argentinus</i>	2	20	59	21	276	25	1	392
	Cranchiidae unidentified	1	5						
<i>Lagenodelphis hosei</i> (Zone B) n=4	<i>Loligo sanpaulensis</i>	3	19	129	51	219	75	6	242
	<i>Argonauta nodosa</i>	1	1	6	6	6	0.1	0.1	0.1
<i>Stenella frontalis</i> (Zone A) n=6	<i>Loligo plei</i>	6	121	89	21	220	19	1	119
<i>Steno bredanensis</i> (Zone A) n=1	<i>Loligo plei</i>	1	38	215	153	278	119	54	202
<i>Tursiops truncatus</i> (Zone A) n=2	<i>Loligo plei</i>	2	10	203	135	234	104	40	138
	<i>Octopus vulgaris</i>	1	5	110	77	147	576	155	1210
<i>Tursiops truncatus</i> (Zone B) n=1	<i>Loligo plei</i>	1	2	171	166	175	68	65	72

Table 3. Numbers, mantle length and individual total mass of cephalopods eaten by *Feresa attenuata*, *Globicephala melas*, *Orcinus orca* and *Pseudorca crassidens* sampled from Zone A: 21° to 26°S, and Zone B: 29° to 34°S (n= number of stomachs examined, S= number of stomachs with the cephalopod species and N= total number of individuals of each cephalopod species found).

	Cephalopod species	S	N	Mantle length (mm)		Total mass (g)			
				mean	range	mean	range		
<i>Feresa attenuata</i> (Zone A) n=1	<i>Loligo plei</i>	1	2	149	136	162	51	41	61
	<i>Illex argentinus</i>	1	2	227	187	267	245	130	360
	<i>Ornithoteuthis antillarum</i>	1	1	131	131	131	32	32	32
	Ommastrephidae unidentified	1	1						
<i>Globicephala melas</i> (Zone B) n=5	<i>Lycoteuthis lorigera</i>	2	45	110	93	141	106	50	284
	<i>Ancistrocheirus lesueurii</i>	2	3	172	61	244	469	21	840
	<i>Octopoteuthis</i> sp	1	6	144	130	173	161	124	241
	<i>Histioteuthis</i> spp	3	98	56	48	115	71	53	287
	<i>Illex argentinus</i>	3	6	221	150	332	246	67	693
	Ommastrephidae unidentified	1	1						
	<i>Chiroteuthis veranii</i>	2	7						
	Cranchiidae unidentified	1	10						
Oegopsina unidentified	3	11							
<i>Orcinus orca</i> (Zone B) n=3	<i>Loligo plei</i>	1	2	143	124	162	47	34	61
	<i>Loligo sanpaulensis</i>	1	10	126	58	185	72	10	158
	<i>Lycoteuthis lorigera</i>	1	1	110	110	110	76	76	76
	<i>Ancistrocheirus lesueurii</i>	1	1	293	293	293	1476	1476	1476
	<i>Octopoteuthis</i> sp	1	4	165	156	190	218	189	300
	<i>Moroteuthis robsoni</i>	1	3						
	<i>Histioteuthis</i> spp	2	7	96	69	137	210	101	412
	<i>Gonatus antarcticus</i>	1	6	201	188	214	173	143	203
	<i>Ommastrephes bartramii</i>	1	1	287	287	287	687	687	687
	<i>Ornithoteuthis antillarum</i>	1	1	44	44	44	3	3	3
	Cranchiidae unidentified	1	1						
Oegopsina unidentified	1	44							
<i>Ocythoe tuberculata</i>	2	3							
<i>Pseudorca crassidens</i> (Zone B) n=3	<i>Ommastrephes bartramii</i>	3	5	282	191	329	709	206	1038
	Oegopsina unidentified	1	1						
	Cephalopoda unidentified	1	1						

Table 4. Numbers, mantle length and individual total mass of cephalopods eaten by *Kogia sima* and *Kogia breviceps* sampled from Zone A: 21° to 26°S, and Zone B: 29° to 34°S (n= number of stomachs examined, S= number of stomachs with the cephalopod species and N= total number of individuals of each cephalopod species found).

	Cephalopod species	S	N	Mantle length (mm)			Total mass (g)		
				mean	range		mean	range	
<i>Kogia sima</i> (Zone A) n=2	<i>Semirossia tenera</i>	1	2	20	18	23	4	3	6
	<i>Heteroteuthis dispar</i>	1	3						
	<i>Lycoteuthis lorigera</i>	1	7	94	81	109	57	28	96
	<i>Abralia redfieldi</i>	1	23	29	22	36	2	1	4
	Enoploteuthidae unidentified	1	8						
	<i>Octopoteuthis</i> sp	1	1	147	147	147	166	166	166
	<i>Moroteuthis ingens</i>	1	1						
	<i>Moroteuthis robsoni</i>	1	3						
	<i>Histioteuthis</i> spp	2	94	60	26	134	94	19	390
	<i>Illex argentinus</i>	1	1	224	224	224	215	215	215
	<i>Ornithoteuthis antillarum</i>	1	24	57	30	96	6	1	16
	<i>Chiroteuthis veranii</i>	1	1	119	119	119	43	43	43
	Cranchiidae unidentified	2	24						
	Oegopsina unidentified	2	11						
	<i>Japetella diaphana</i>	1	1						
Octopoda unidentified	1	1							
<i>Kogia breviceps</i> (Zone A) n=1	<i>Octopoteuthis</i> sp	1	1						
	<i>Chiroteuthis veranii</i>	1	1						
	Oegopsina unidentified	1	1						
<i>Kogia breviceps</i> (Zone B) n=2	<i>Heteroteuthis dispar</i>	1	5						
	<i>Lycoteuthis lorigera</i>	2	17	89	75	122	40	21	109
	<i>Abralia</i> sp	1	5	36	30	43	3	2	4
	<i>Octopoteuthis</i> sp	1	4	162	145	197	213	161	326
	<i>Moroteuthis robsoni</i>	1	2						
	<i>Histioteuthis</i> spp	2	16	71	57	93	113	72	184
	<i>Illex argentinus</i>	2	25	217	146	281	212	64	413
	<i>Ornithoteuthis antillarum</i>	1	2	81	69	93	11	7	14
	<i>Chiroteuthis veranii</i>	1	1	104	104	104	29	29	29
	Oegopsina unidentified	2	2						

Table 5. Numbers, mantle length and individual total mass of cephalopods eaten by *Arctocephalus australis*, *Arctocephalus gazella*, *Arctocephalus tropicalis* and *Mirounga leonina* sampled from Zone A: 21° to 26°S, and Zone B: 29° to 34°S (n= number of stomachs examined, S= number of stomachs with the cephalopod species and N= total number of individuals of each cephalopod species found).

	Cephalopod species	Mantle length (mm)				Total mass (g)			
		S	N	mean	range	mean	range		
<i>Arctocephalus australis</i> (Zone B) n=15	<i>Loligo sanpaulensis</i>	15	37	98	45	185	39	5	157
	<i>Argonauta nodosa</i>	1	3	15	10	18	1	0.2	1
<i>Arctocephalus gazella</i> (Zone B) n=1	<i>Loligo sanpaulensis</i>	1	1	111	111	111	46	46	46
	<i>Alluroteuthis antarctica</i>	1	5						
<i>Arctocephalus tropicalis</i> (Zone B) n=8	<i>Loligo sanpaulensis</i>	3	14	93	58	135	31	9	65
	<i>Moroteuthis robsoni</i>	1	1						
	<i>Illex argentinus</i>	1	6	332	297	359	677	483	836
	<i>Ommastrephes bartramii</i>	2	23	221	93	343	425	21	1135
	Ommastrephidae unidentified	3	10						
	Oegopsina unidentified	1	2						
	<i>Argonauta nodosa</i>	2	2	103	76	131	255	71	439
<i>Ocythoe tuberculata</i>	1	1							
<i>Mirounga leonina</i> (Zone B) n=1	<i>Lycoteuthis lorigera</i>	1	1	78	78	78	25	25	25
	<i>Histioteuthis</i> sp	1	1	53	53	53	63	63	63
	<i>Illex argentinus</i>	1	2	263	260	265	341	331	351

Appendix I. Source of stomach contents of marine mammal predators examined by the authors for predation on cephalopod species. (n= number of stomachs examined).

Marine mammal	n	Year	Source	City
<i>Delphinus</i> sp	3	94-96	E. Secchi, Museu Oceanográfico Prof. Eliézer C. Rios	Rio Grande-RS
	1	96	M. O. S. Santos, Universidade de São Paulo	São Paulo-SP
	1	97	F. Rosas, Universidade Federal do Paraná	Curitiba-PR
<i>Feresa attenuata</i>	1	94	A. Zerbin, Universidade de São Paulo	São Paulo-SP
<i>Globicephala melas</i>	2	90-97	E. Secchi, Museu Oceanográfico Prof. Eliézer C. Rios	Rio Grande-RS
	3	85-93	M. C. Pinedo, Fundação Universidade do Rio Grande	Rio Grande-RS
<i>Lagenodelphis hosei</i>	2	97	A. Barreto, Fundação Universidade do Rio Grande	Rio Grande-RS
	2	97	I. Moreno, Grupo de Estudos de Mamíferos Marinhos	Porto Alegre-RS
<i>Orcinus orca</i>	3	94-98	L. Dalla Rosa, Museu Oceanográfico Prof. Eliézer C. Rios	Rio Grande-RS
	1	94	M. C. Pinedo, Fundação Universidade do Rio Grande	Rio Grande-RS
<i>Pseudorca crassidens</i>	3	96	M. C. Pinedo, Fundação Universidade do Rio Grande	Rio Grande-RS
<i>Sotalia fluviatilis</i>	43	87-97	A. P. Di Benedetto, Universidade Federal Norte-Fluminense	Campos-RJ
	4	96-97	M. Oliveira S. Santos, Universidade de São Paulo	São Paulo-SP
	9	97-98	F. Rosas, Universidade Federal do Paraná	Curitiba-PR
<i>Stenella frontalis</i>	5	92-97	S. Siciliano, Museu Nacional do Rio de Janeiro	Rio de Janeiro-RJ
	1	97	F. Rosas, Universidade Federal do Paraná	Curitiba-PR
<i>Steno bredanensis</i>	1	97	F. Rosas, Universidade Federal do Paraná	Curitiba-PR
<i>Tursiops truncatus</i>	1	92	S. Siciliano, Museu Nacional do Rio de Janeiro	Rio de Janeiro-RJ
	1	96	M. O. S. Santos, Universidade de São Paulo	São Paulo-SP
<i>Pontoporia blainvillei</i>	1	91	P. Ott, Grupo de Estudos de Mamíferos Marinhos	Porto Alegre-RS
	86	94	M. Bassoi, Museu Oceanográfico Prof. Eliézer C. Rios	Rio Grande-RS
	25	92-94	P. Ott, Grupo de Estudos de Mamíferos Marinhos	Porto Alegre-RS
	47	89-97	A. P. Di Benedetto, Universidade Federal Norte-Fluminense	Campos-RJ
<i>Kogia breviceps</i>	10	97-98	F. Rosas, Universidade Federal do Paraná	Curitiba-PR
	2	89	E. Secchi, Museu Oceanográfico Prof. Eliézer C. Rios	Rio Grande-RS
<i>Kogia sima</i>	1	95	R. da Silva	Santos-SP
	1	94	R. Zanelatto, Universidade Federal do Paraná	Curitiba-PR
<i>Arctocephalus australis</i>	1	98	E. Zampiroli, Centro de Estudos de Mamíferos Marinhos	Santos-SP
	12	93-94	L. de Oliveira, Grupo de Estudos de Mamíferos Marinhos	Porto Alegre-RS
<i>Arctocephalus gazella</i>	3	92	M. C. Pinedo, Fundação Universidade do Rio Grande	Rio Grande-RS
	1	94	L. de Oliveira, Grupo de Estudos de Mamíferos Marinhos	Porto Alegre-RS
<i>Arctocephalus tropicalis</i>	3	94	L. de Oliveira, Grupo de Estudos de Mamíferos Marinhos	Porto Alegre-RS
<i>Mirounga leonina</i>	5	92	M. C. Pinedo, Fundação Universidade do Rio Grande	Rio Grande-RS
	1	94	P. Ott, Grupo de Estudos de Mamíferos Marinhos	Porto Alegre-RS

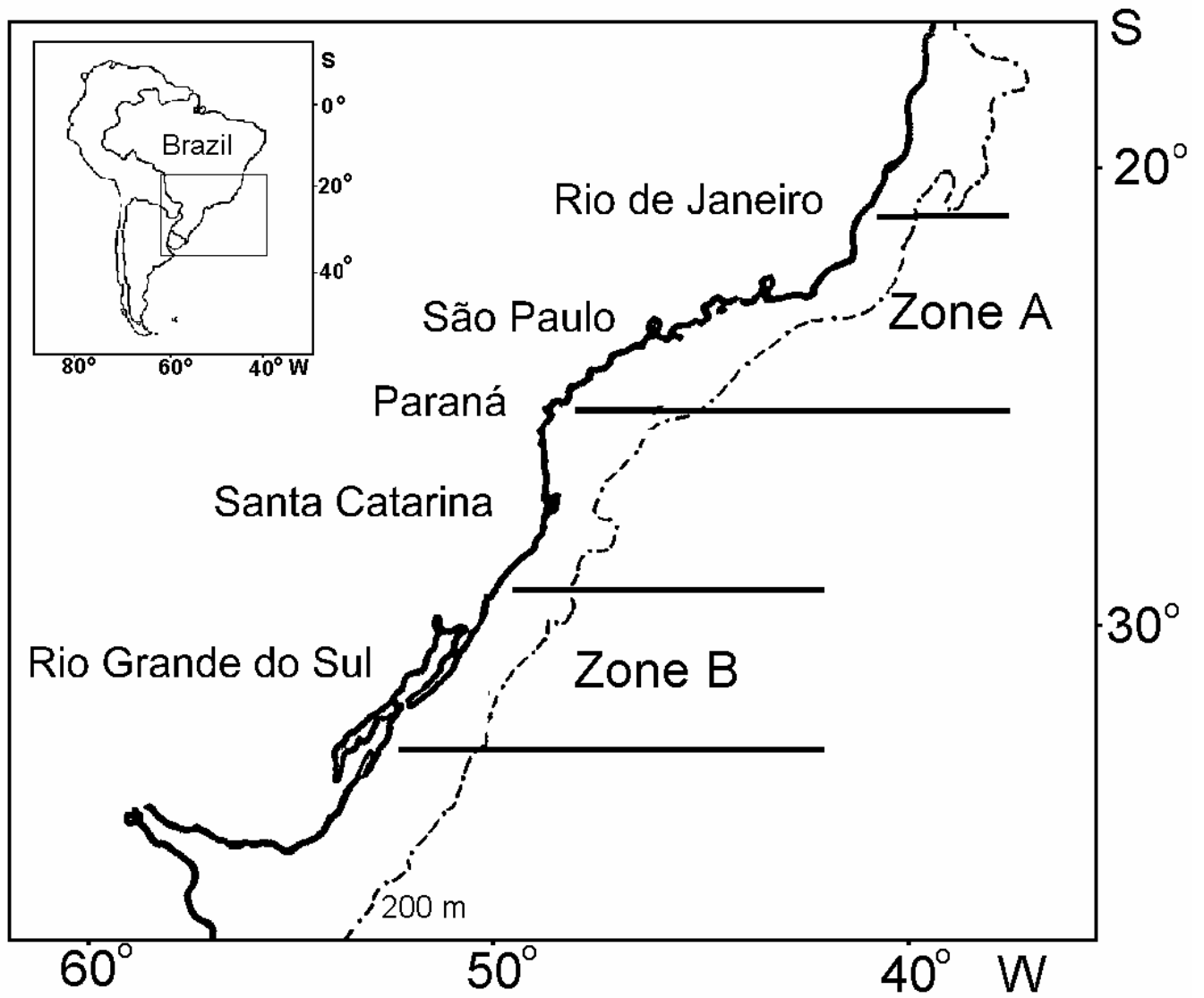


Figure 1. Study area. Zone A: Rio de Janeiro to Paraná (21° to 26°S) and Zone B: Rio Grande do Sul (29° to 34°S)

Marine mammal	<i>Pontoporia blainvillei</i>		<i>Pontoporia blainvillei</i>		<i>Sotalia fluviatilis</i>	<i>Stenella frontalis</i>	<i>Steno bredanensis</i>	<i>Tursiops truncatus</i>	<i>Tursiops truncatus</i>	<i>Delphinus sp</i>	<i>Delphinus sp</i>	<i>Arctocephalus australis</i>	<i>Arctocephalus gazella</i>	<i>Arctocephalus tropicalis</i>	<i>Mirounga leonina</i>	<i>Lagenodelphis hosei</i>	<i>Feresa attenuata</i>	<i>Orcinus orca</i>	<i>Pseudorca crassidens</i>	<i>Globicephala melas</i>	<i>Kogia breviceps</i>	<i>Kogia breviceps</i>	<i>Kogia sima</i>
Habitat	Shelf						Shelf - Slope						Slope - Oceanic										
Zone	A	B	A	A	A	A	B	A	B	B	B	B	B	B	B	A	B	B	B	A	B	A	
Number of stomachs examined	57	111	56	6	1	2	1	2	3	15	1	8	1	4	1	3	3	5	1	2	2		
Loliginidae																							
<i>Loligo sanpaulensis</i>	●	●	●						●	●	○	●		○			○	○					
<i>Loligo plei</i>	●	○	●	●	●	○	○	○									○	○					
<i>Lolliguncula brevis</i>	●		●																				
Octopodidae																							
<i>Octopus tehuelchus</i>		○																					
<i>Octopus vulgaris</i>						○																	
<i>Eledone gaucha</i>		○																					
Argonautidae																							
<i>Argonauta nodosa</i>		○								○		○											
Sepiolidae																							
<i>Semirossia tenera</i>		○							●													○	
<i>Heteroteuthis dispar</i>																					○	○	
Lycoteuthidae																							
<i>Lycoteuthis lorigera</i>														○			○		●		●	○	
Enoploteuthidae																							
<i>Abralia sp</i>																					○		
<i>Abralia redfieldi</i>																						●	
Ancistrocheiridae																							
<i>Ancistrocheirus lesueurii</i>																			○				
Octopoteuthidae																							
<i>Octopoteuthis sp</i>																	○		○	○	○	○	
Onychoteuthidae																							
<i>Moroteuthis ingens</i>																						○	
<i>Moroteuthis robsoni</i>													○				○				○	○	
Gonatidae																							
<i>Gonatus antarcticus</i>																	○						
Histioteuthidae																							
<i>Histioteuthis spp</i>														○			○		●		●	●	
Ommastrephidae																							
<i>Hyaloteuthis pelagica</i>									○														
<i>Illex argentinus</i>									●			○	○				○		○		●	○	
<i>Ornithoteuthis antillarum</i>																	○	○			○	●	
<i>Ommastrephes bartramii</i>												●					○	○					
Chiroteuthidae																							
<i>Chiroteuthis veranii</i>																			○	○	○	○	
Neoteuthidae																							
<i>Alluroteuthis antarctica</i>												○											
Cranchiidae									○								○		●			●	
Bolitaenidae																							
<i>Japetella diaphana</i>																						○	
Ocythoidae																							
<i>Ocythoe tuberculata</i>													○				○						

Figure 2. Cephalopods in the diet of marine mammals from Rio de Janeiro to Paraná (21° to 26°S) and Rio Grande do Sul (29° to 34°S) states. Circles indicate the presence of cephalopod in the diet, in black main cephalopod prey.

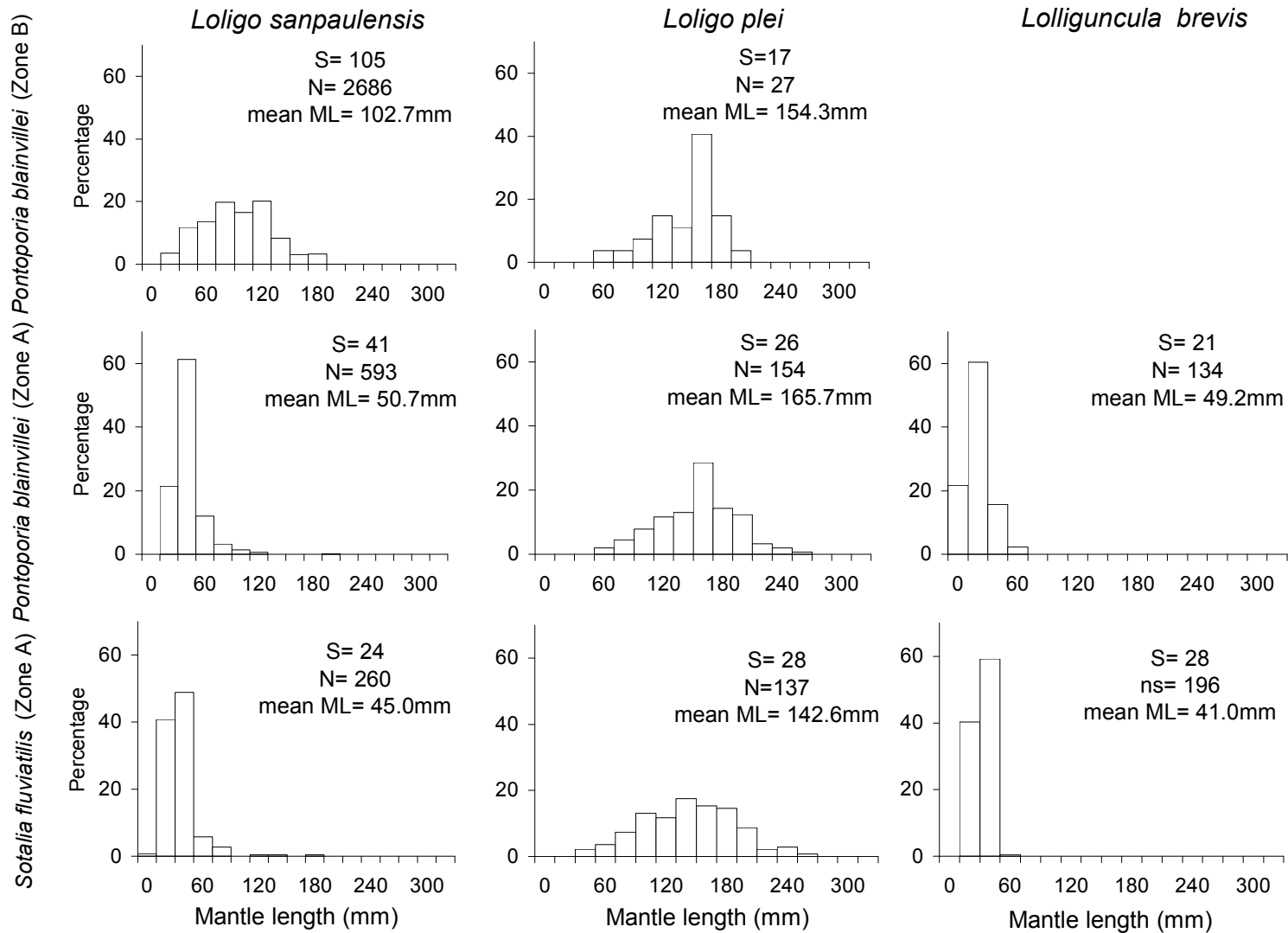


Figure 3. Mantle length distribution of *Loligo sanpaulensis*, *Loligo plei* and *Lolliguncula brevis* from the diet of *Pontoporia blainvillei* and *Sotalia fluviatilis* from Zone A: 21° to 26°S, and Zone B: 29° to 34°S. (S= number of stomachs with the cephalopod species; N= total number of individuals measured).

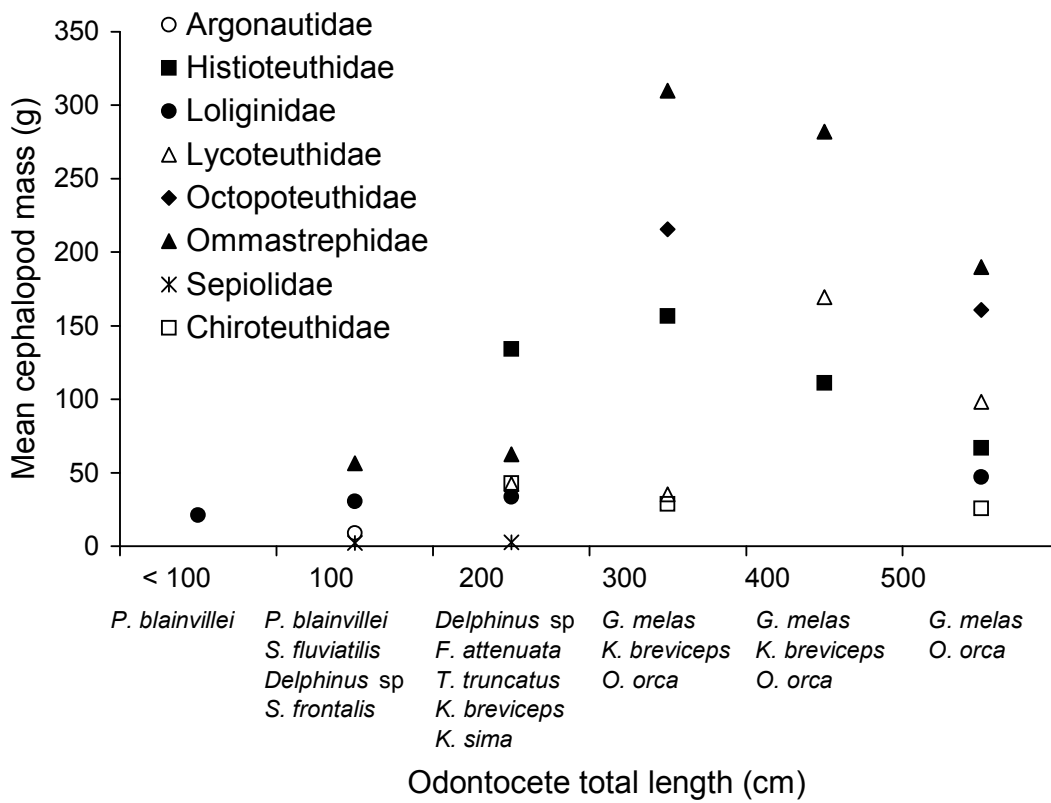


Figure 4. Mean individual total mass (TM) of different families of cephalopods preyed on by odontocete species of different total length.

ANEXO VII

Ilustrações dos bicos e regressões relacionando suas medidas e o comprimento do manto e o peso total, de algumas espécies de cefalópodes do sul do Brasil.

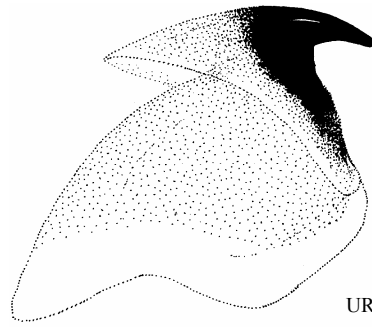
Família: SEPIOLIDAE

Espécie: *Semirossia tenera* (Verrill, 1880)

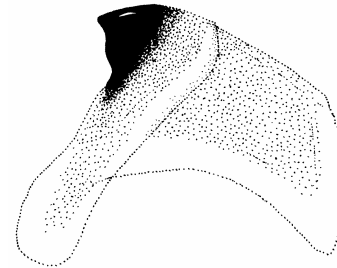
Bicos:

Superior

Inferior

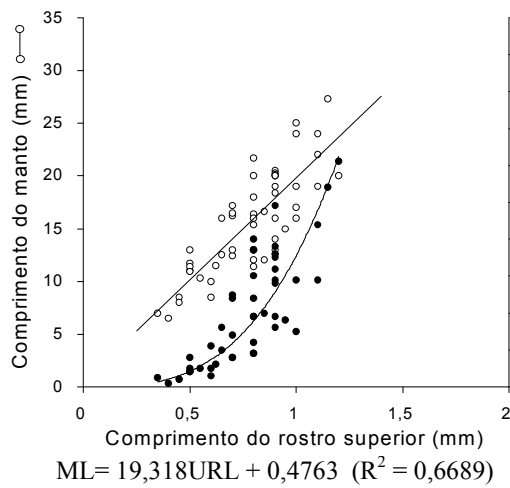


URL= 1,6 mm

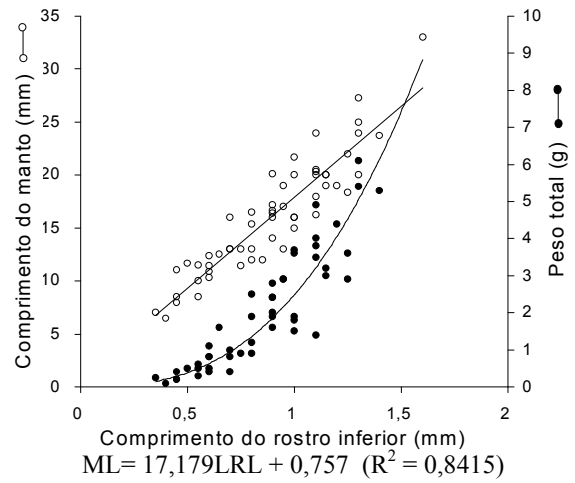


LRL= 1,4 mm

Regressões:



$$TW = 3,489URL^{2,421} \quad (R^2 = 0,677)$$



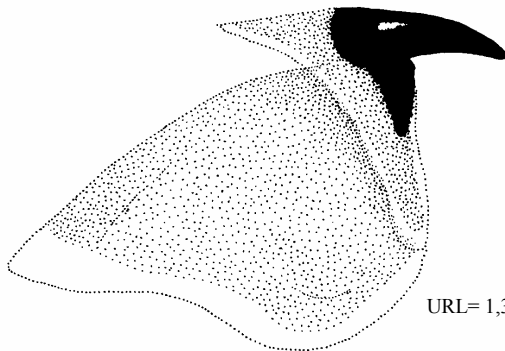
$$TW = 2,609LRL^{2,334} \quad (R^2 = 0,811)$$

Espécie: *Heteroteuthis dispar* (Rüppell, 1844)

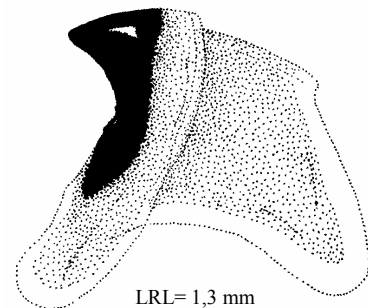
Bicos:

Superior

Inferior



URL= 1,3 mm



LRL= 1,3 mm

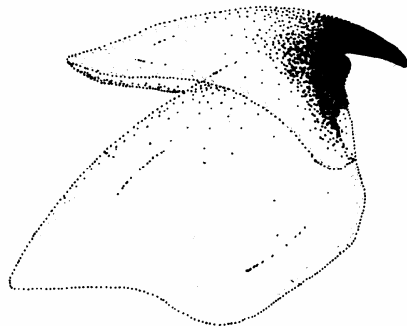
Família: LOLIGINIDAE

Espécie: *Loligo plei* Blainville, 1823

Nome vulgar: lula-flecha

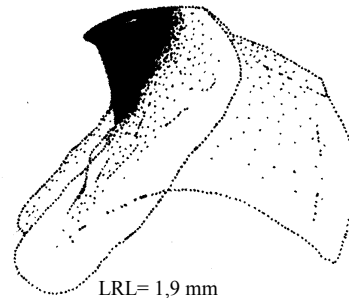
Bicos:

Superior



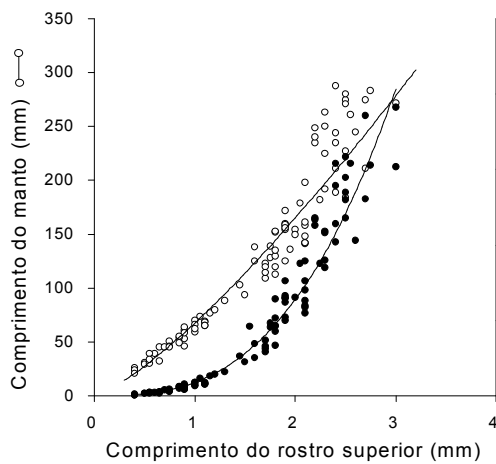
URL= 2,1 mm

Inferior



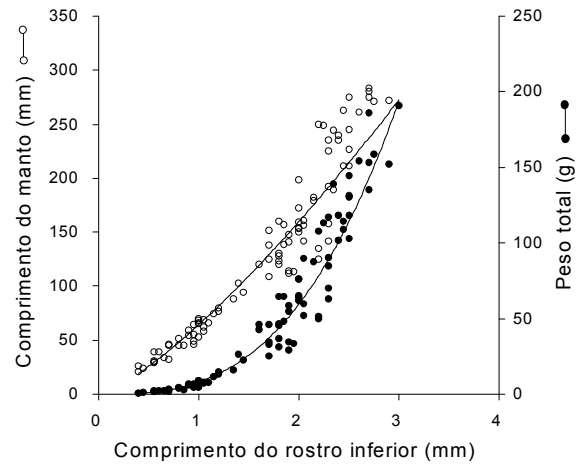
LRL= 1,9 mm

Regressões:



$$ML = 67,431URL^{1,2908} \quad (R^2 = 0,9608)$$

$$TW = 8,8096URL^{2,8564} \quad (R^2 = 0,9799)$$



$$ML = 64,303LRL^{1,3143} \quad (R^2 = 0,9532)$$

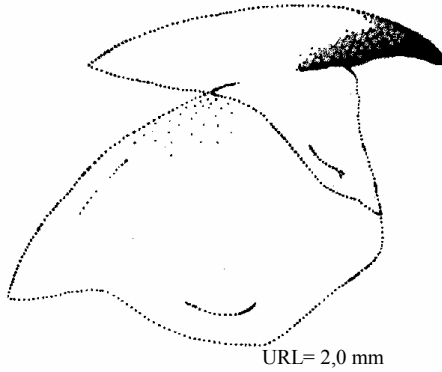
$$TW = 7,9418LRL^{2,908} \quad (R^2 = 0,9734)$$

Espécie: *Loligo sanpaulensis* Brakonieccki, 1984

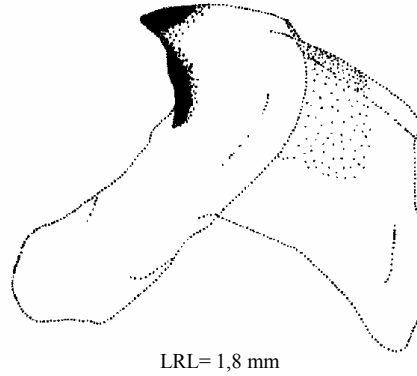
Nome vulgar: lula

Bicos:

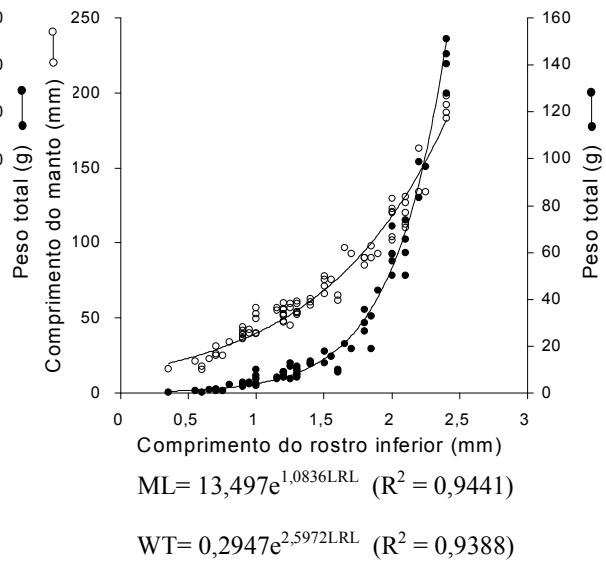
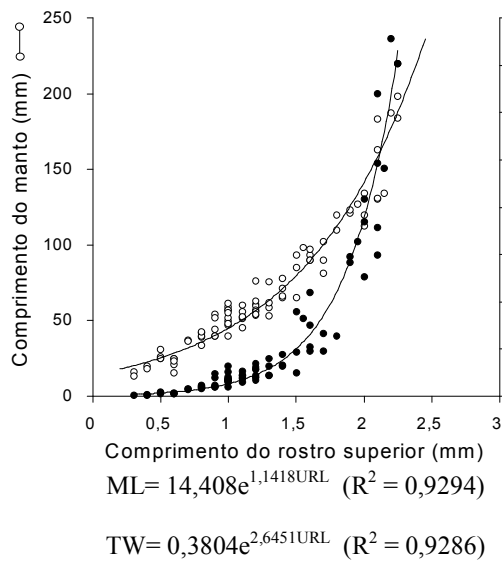
Superior



Inferior



Regressões:



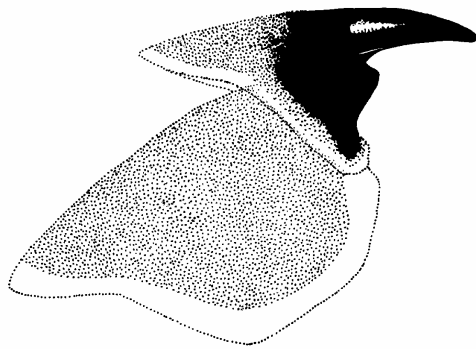
Família: LYCOTEUTHIDAE

Espécie: *Lycoteuthis lorigera* (Steenstrup, 1875)

Nome vulgar: lula

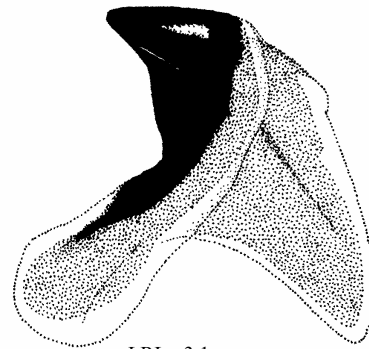
Bicos:

Superior



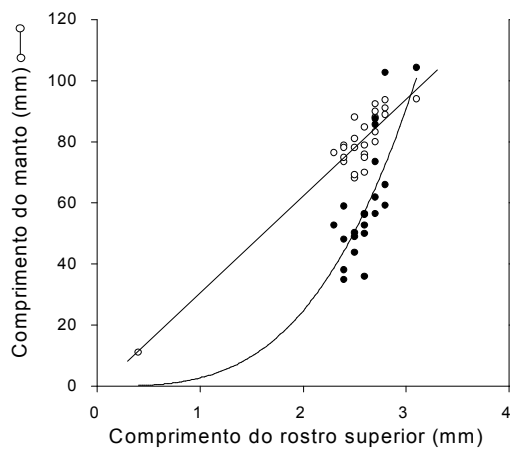
URL= 2,7 mm

Inferior



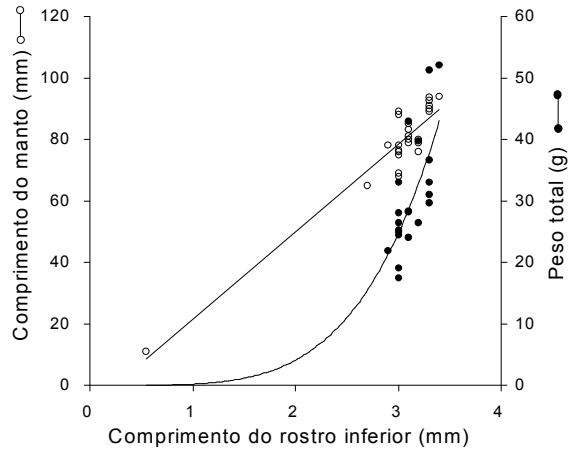
LRL= 3,1 mm

Regressões:



$$ML = 31,757URL - 1,4032 \quad (R^2 = 0,8771)$$

$$TW = 1,3334URL^{3,2103} \quad (R^2 = 0,5313)$$



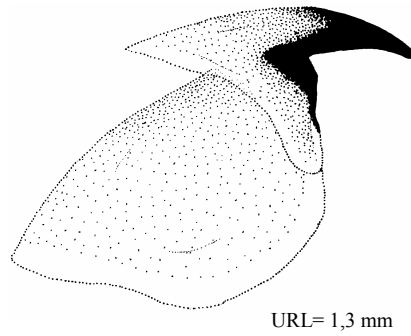
$$ML = 28,516LRL - 7,1711 \quad (R^2 = 0,8854)$$

$$TW = 0,1897LRL^{4,4324} \quad (R^2 = 0,5027)$$

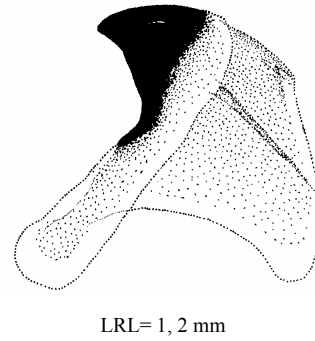
Família: ENOPLOTEUTHIDAE

Espécie: *Abralia redfieldi* Voss, 1959

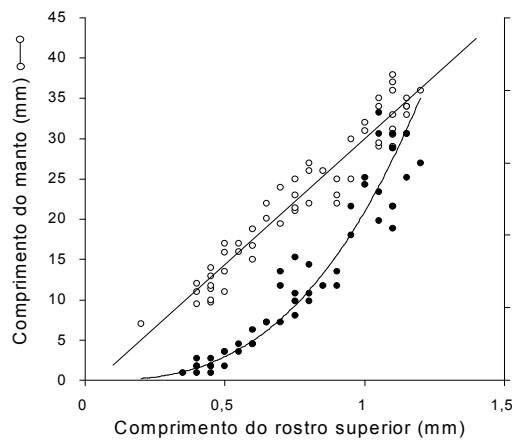
Bicos: Superior



Inferior

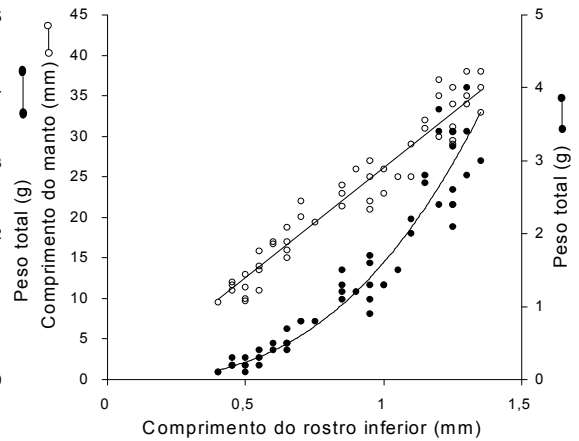


Regressões:



$$ML = -1,2006 + 31,2URL \quad (R^2=0,931)$$

$$TW = 2,3255URL^{2,8339} \quad (R^2=0,9356)$$



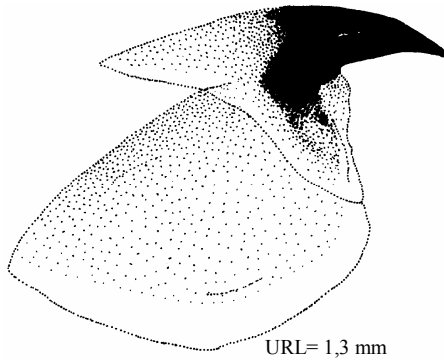
$$ML = 27,144LRL - 0,9928 \quad (R^2=0,933)$$

$$TW = 1,6046LRL^{2,7466} \quad (R^2=0,946)$$

Espécie: *Abralia veranyi* (Rüppell, 1844)

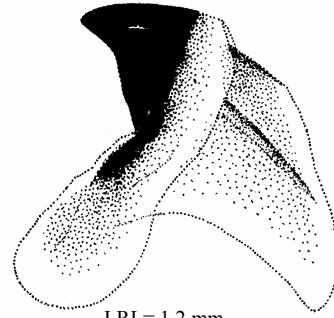
Bicos:

Superior



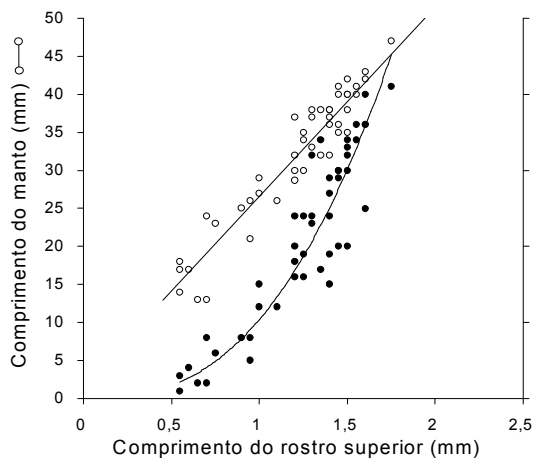
URL= 1,3 mm

Inferior



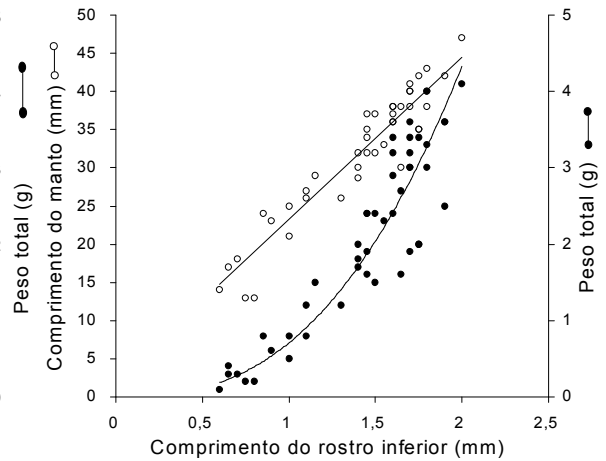
LRL= 1,2 mm

Regressões:



ML=31,2URL - 1,2006 ($R^2=0,931$)

TW=2,3255URL^{2,8339} ($R^2=0,9356$)



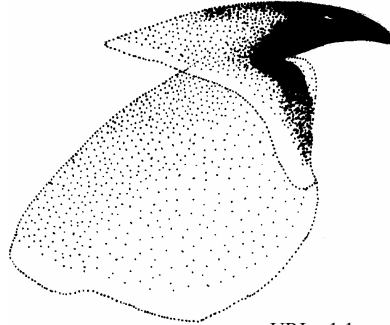
ML=27,144LRL - 0,9928 ($R^2=0,9335$)

TW=1,6046LRL^{2,7466} ($R^2=0,9457$)

Espécie: *Abraliopsis pffeferi* Joubin, 1896

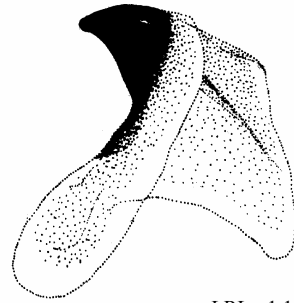
Bicos:

Superior



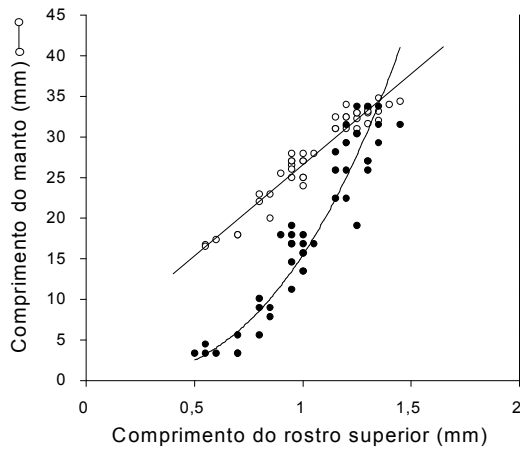
URL= 1,1 mm

Inferior



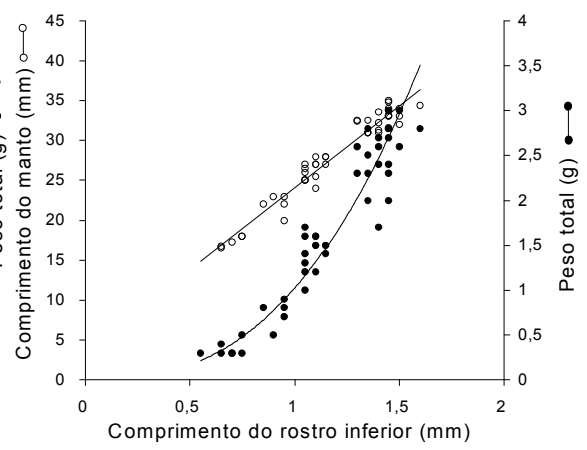
LRL= 1,1 mm

Regressões:



$$ML=22,301URL + 4,2913 \quad (R^2=0,9313)$$

$$TW=1,3764URL^{2,6241} \quad (R^2=0,9025)$$



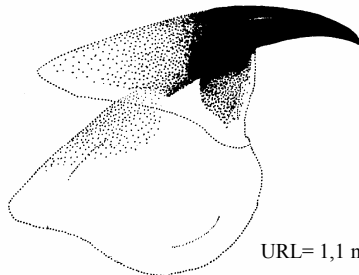
$$ML=20,446LRL+3,6486 \quad (R^2=0,949)$$

$$TW=1,0198LRL^{2,6317} \quad (R^2=0,9264)$$

Espécie: *Enoploteuthis anapsis* Roper, 1964

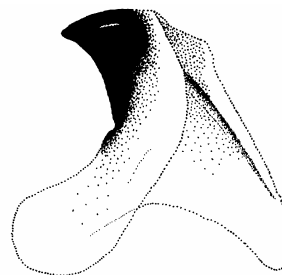
Bicos:

Superior



URL= 1,1 mm

Inferior

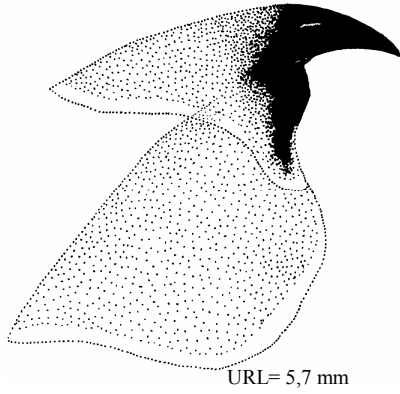


LRL= 1,2 mm

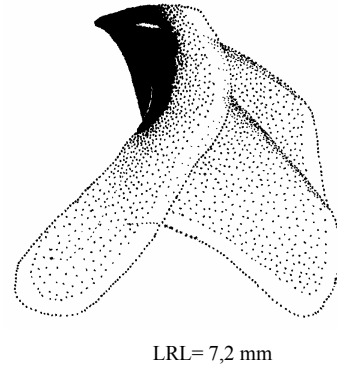
Família: ANCISTROCHEIRIDAE

Espécie: *Ancistrocheirus lesueurii* (Orbigny, 1842)

Bicos: Superior



Inferior



Regressões: (Clarke, 1986b)

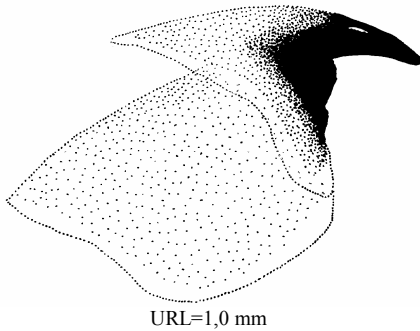
$$ML = -41,3 + 40,75LRL$$

$$\ln(TW) = -0,194 + 3,56\ln(LRL)$$

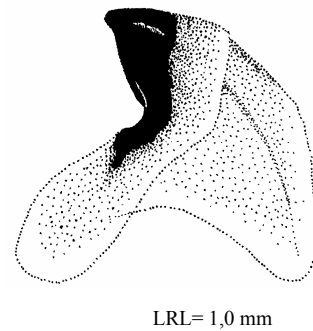
Família: PYROTEUTHIDAE

Espécie: *Pyroteuthis margaritifera* (Rüppell, 1844)

Superior



Inferior

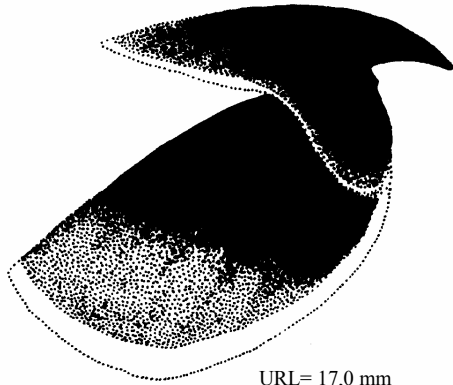


Família: ARCHITEUTHIDAE

Espécie: *Architeuthis* sp Steenstrup, 1857

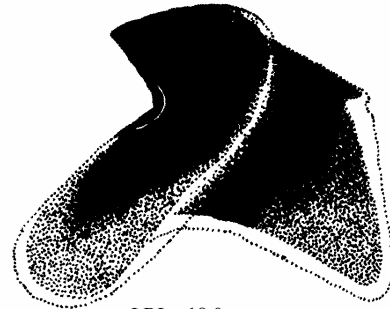
Bicos:

Superior



URL= 17,0 mm

Inferior



LRL= 18,0 mm

Regressões (Clarke, 1986b):

$$ML = -55,6 + 59,31 \text{ LRL}$$

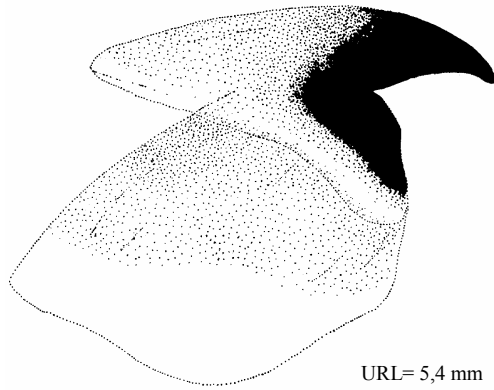
$$\text{Ln}(TW) = -1,773 + 4,57 \text{ Ln}(\text{LRL})$$

Família: OMMASTREPHIDAE

Espécie: *Illex argentinus* Castellanos, 1960

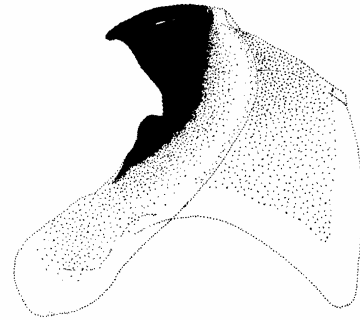
Nome vulgar: calamar-argentino

Bicos: Superior



URL= 5,4 mm

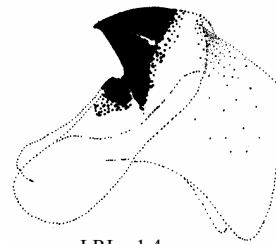
Inferior



LRL= 5,3 mm

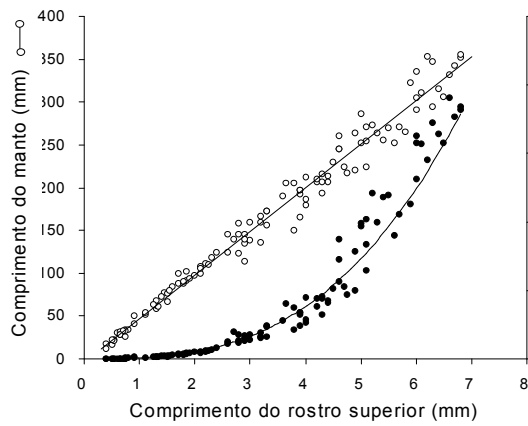


URL= 1,3 mm



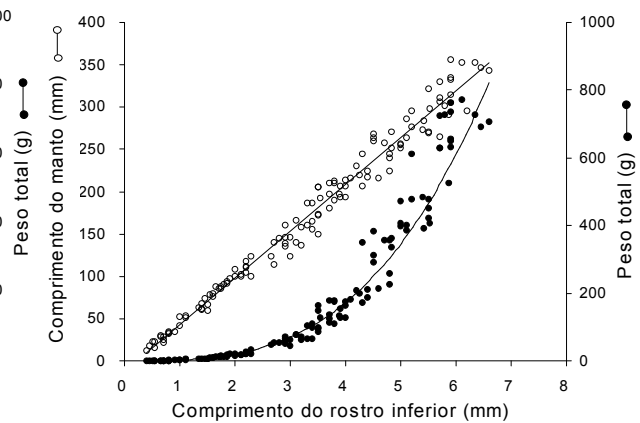
LRL= 1,4 mm

Regressões:



$$ML = -3.563 + 50.883URL \quad (R^2 = 0,979)$$

$$TW = 2.7204URL^{2.9068} \quad (R^2 = 0,990)$$



$$ML = -12.228 + 55.187LRL \quad (R^2 = 0,979)$$

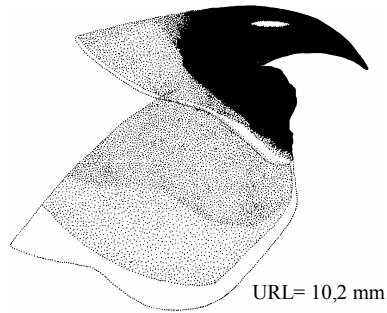
$$TW = 2.2750LRL^{3.1210} \quad (R^2 = 0,991)$$

Espécie: *Ommastrephes bartramii* (Lesueur, 1821)

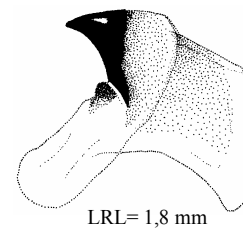
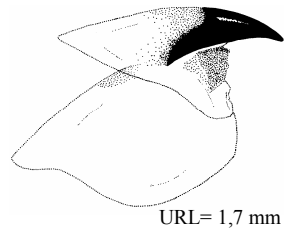
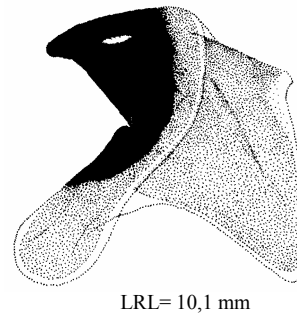
Nome vulgar: calamar-vermelho

Bicos:

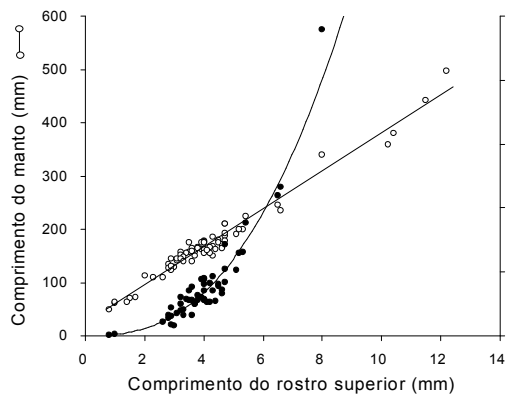
Superior



Inferior

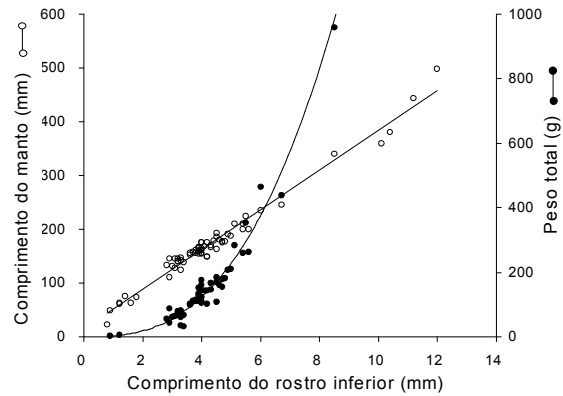


Regressões:



$$ML = 24,638 + 35,626URL \quad (R^2 = 0,9698)$$

$$TW = 3,9036URL^{2,5613} \quad (R^2 = 0,9573)$$



$$ML = 36,974LRL^{1,1785} \quad (R^2 = 0,9768)$$

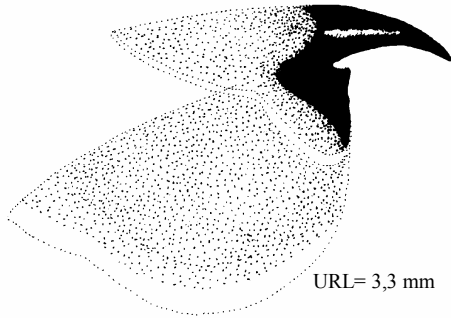
$$TW = 2,6838LRL^{2,7606} \quad (R^2 = 0,9656)$$

Espécie: *Ornithoteuthis antillarum* Adam, 1957

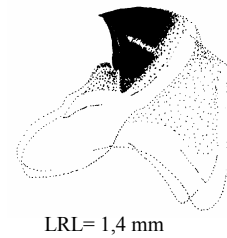
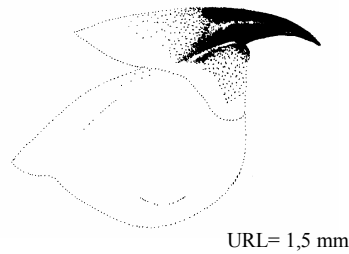
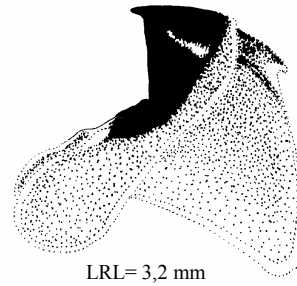
Nome vulgar: lula-pássaro

Bicos:

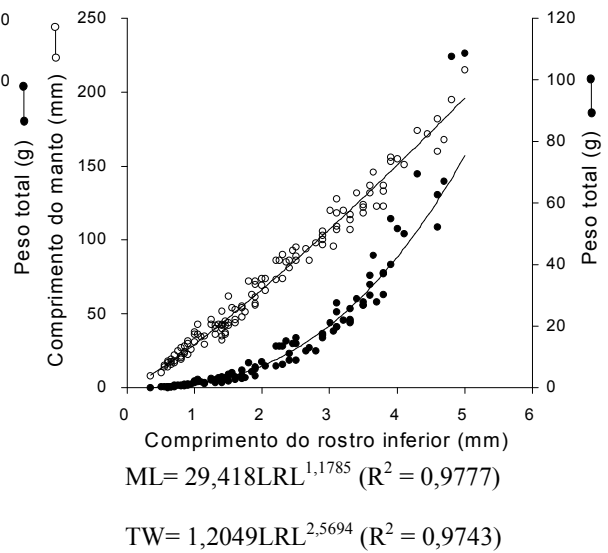
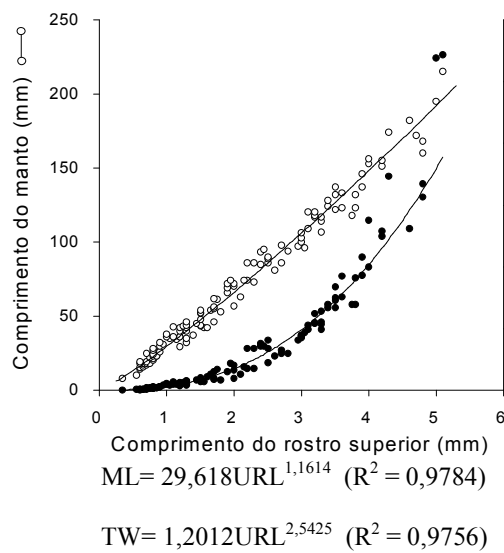
Superior



Inferior



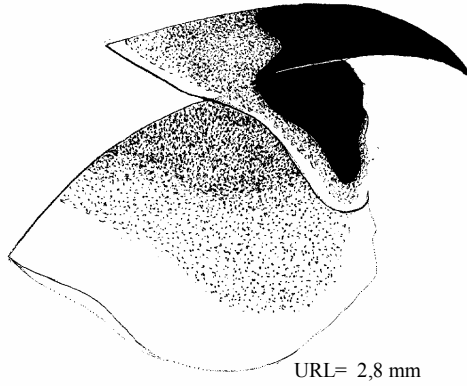
Regressões:



Espécie: *Hyaloteuthis pelagica* (Bosc, 1802)

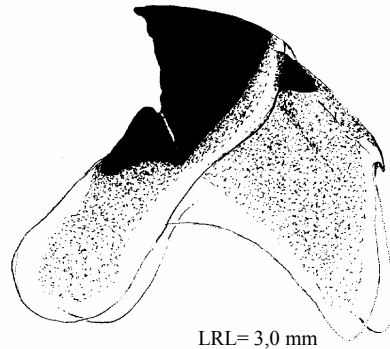
Bicos:

Superior



URL= 2,8 mm

Inferior



LRL= 3,0 mm

Regressões (Clarke, 1986b):

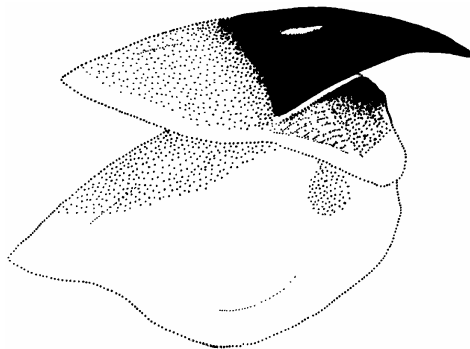
$$ML = 20,65 + 24,31LRL$$

$$\ln(TW) = 0,908 + 1,89\ln(LRL)$$

Espécie: *Todarodes filippovae* Adam, 1975

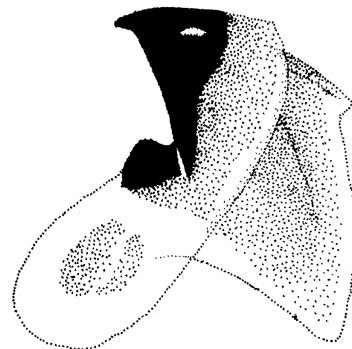
Bicos:

Superior



URL= 6,0 mm

Inferior



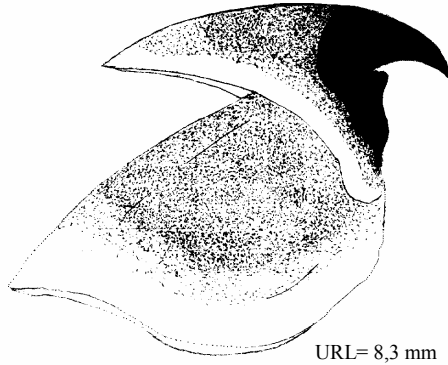
LRL= 5,8 mm

Família: THYSANOTEUTHIDAE

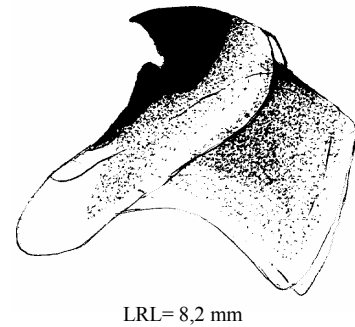
Espécie: *Thysanoteuthis rhombus* Troschel, 1857

Bicos:

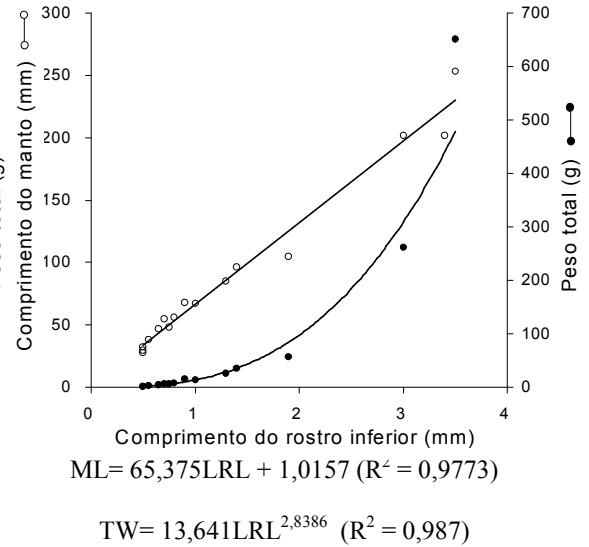
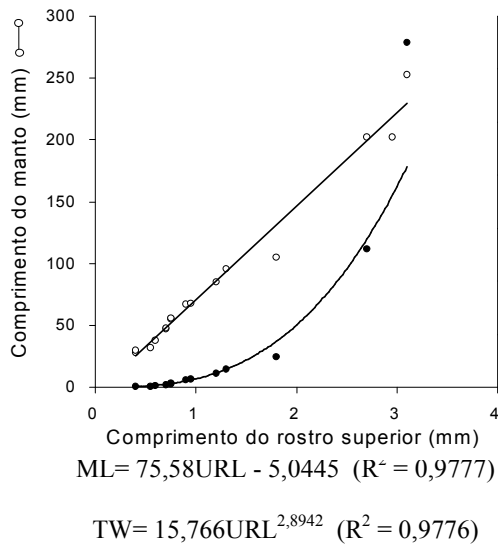
Superior



Inferior



Regressões:



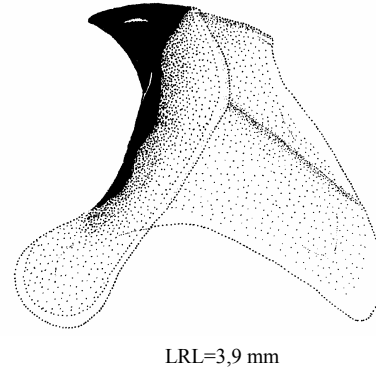
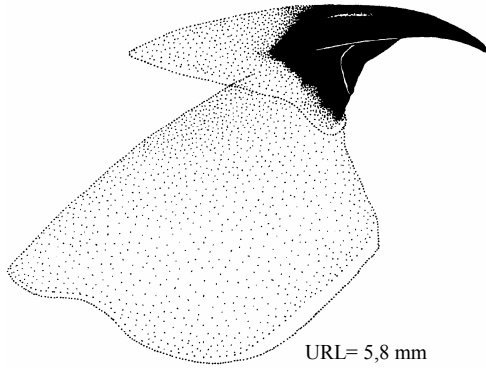
Família: CHIROTEUTHIDAE

Espécie: *Chiroteuthis veranii* (Férussac, 1835)

Bicos:

Superior

Inferior



Regressões (Clarke, 1986b):

$$ML = 11,4 + 24,46LRL$$

$$\ln(TW) = -0,24 + 2,7\ln(LRL)$$

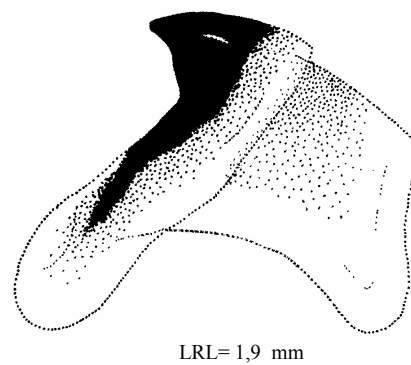
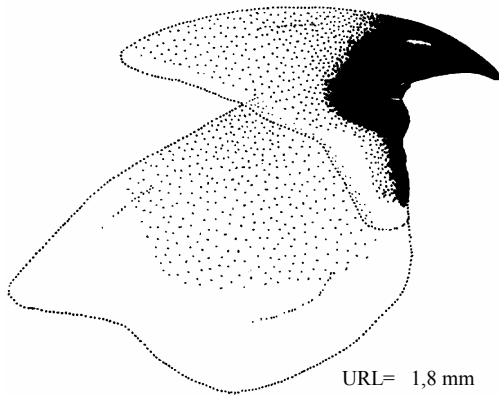
Família: CRANCHIIDAE

Espécie: *Liocranchia reinhardti* (Steenstrup, 1856)

Bicos:

Superior

Inferior



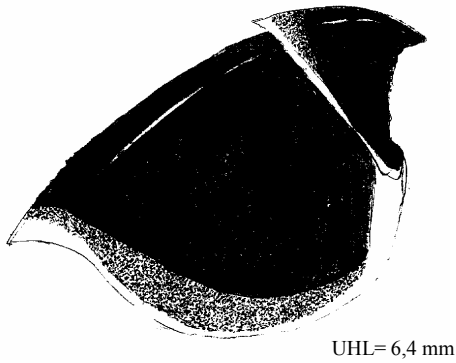
Família: OCTOPODIDAE

Espécie: *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797

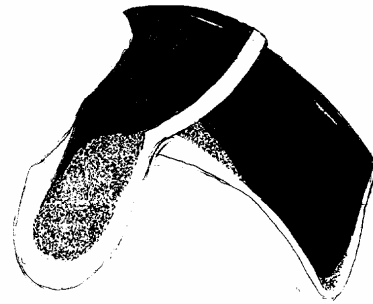
Nome vulgar: polvo

Bicos:

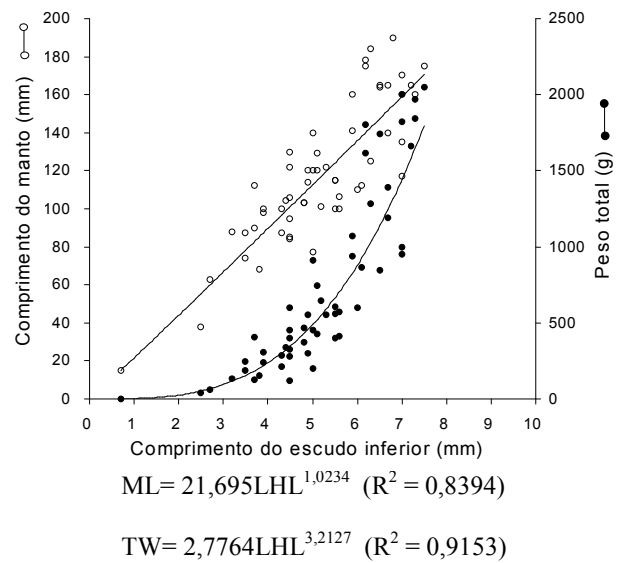
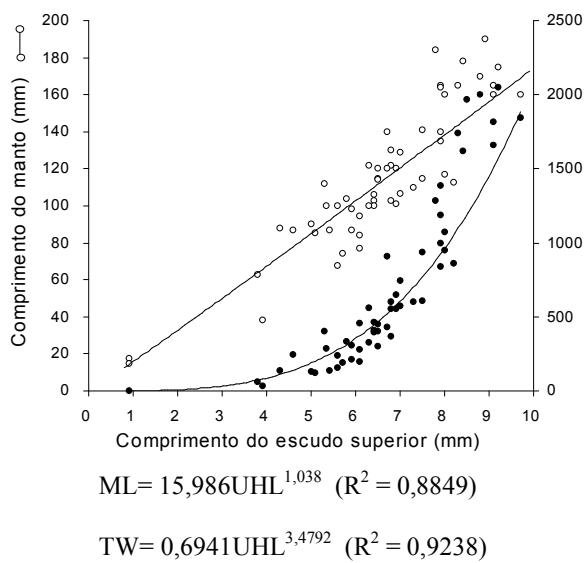
Superior



Inferior



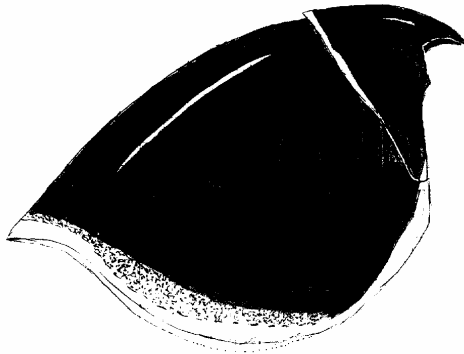
Regressões:



Espécie: *Octopus tehuilchus* Orbigny, 1834

Nome vulgar: polvo

Bicos: Superior



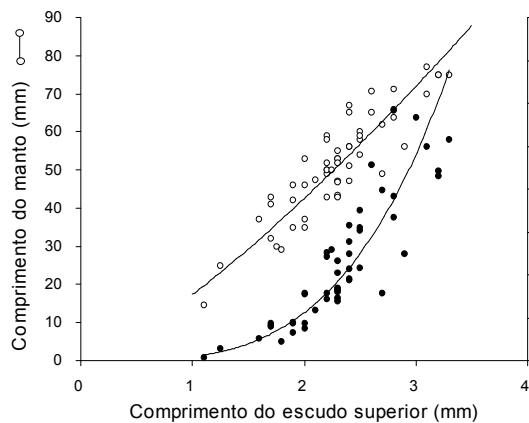
UHL= 2,4 mm

Inferior



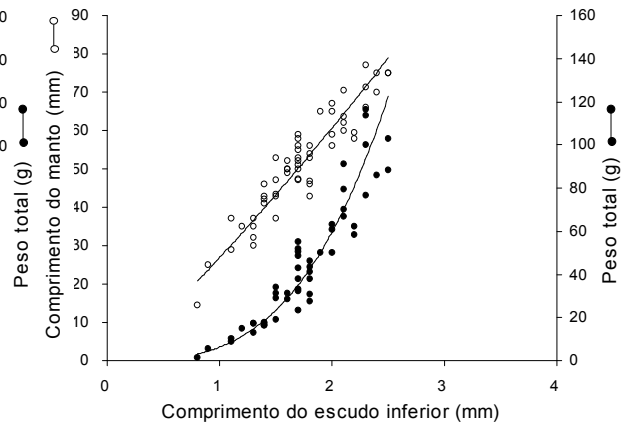
LHL= 1,7 mm

Regressões:



$$ML = 17,339UHL^{1,2954} \quad (R^2 = 0,8206)$$

$$WT = 1,8517UHL^{3,5947} \quad (R^2 = 0,8646)$$



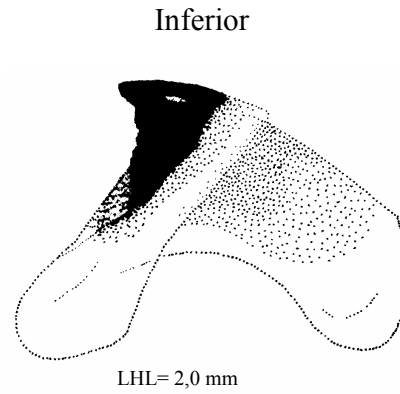
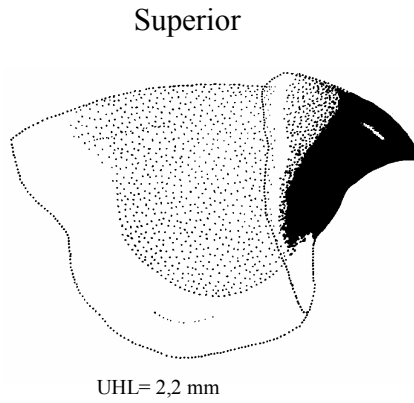
$$ML = 26,866LHL^{1,1755} \quad (R^2 = 0,8739)$$

$$WT = 6,315LHL^{3,2365} \quad (R^2 = 0,9106)$$

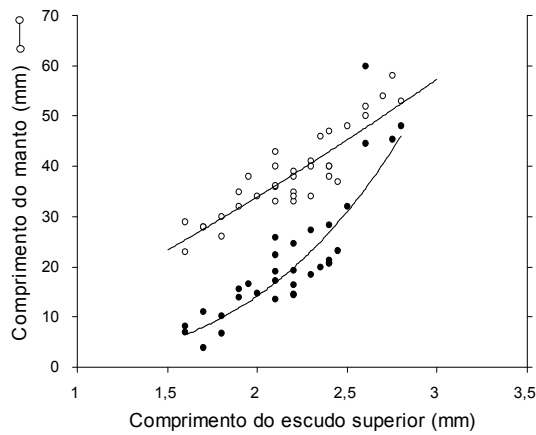
Espécie: *Eledone gaucha* Haimovici, 1988

Nome vulgar: polvo

Bicos:

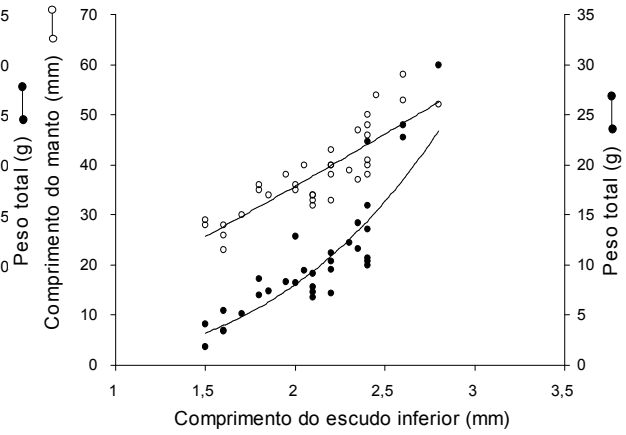


Regressões:



$$ML = 13,805UHL^{1,2966} \quad (R^2 = 0,8041)$$

$$TW = 0,6259UHL^{3,5014} \quad (R^2 = 0,7892)$$



$$ML = 16,159LHL^{1,1452} \quad (R^2 = 0,7556)$$

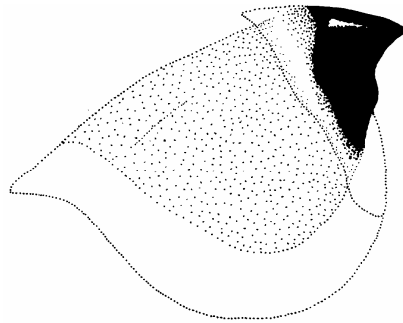
$$TW = 0,8976LHL^{3,1669} \quad (R^2 = 0,811)$$

Espécie: *Eledone massyae* Voss, 1964

Nome vulgar: polvo

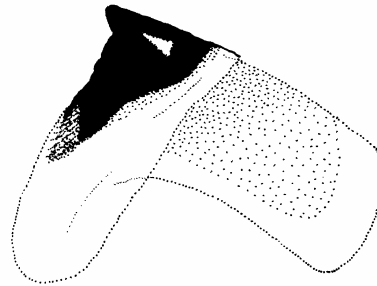
Bicos:

Superior



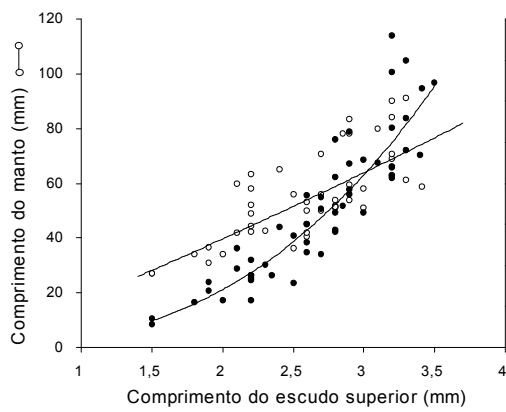
UHL=2,2 mm

Inferior



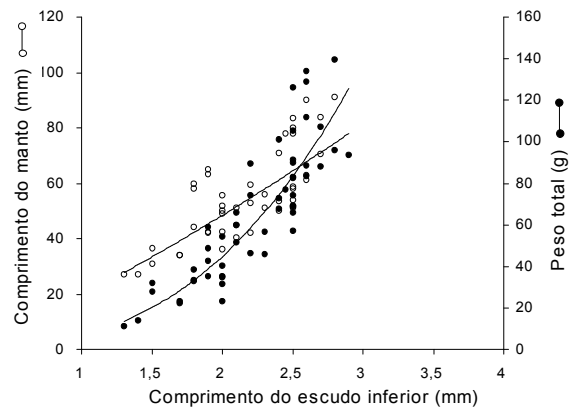
LHL=1,8 mm

Regressões:



$$ML = 17,542UHL^{1,1771} \quad (R^2 = 0,6185)$$

$$TW = 4,3664UHL^{2,693} \quad (R^2 = 0,8783)$$



$$ML = 19,855LHL^{1,2861} \quad (R^2 = 0,631)$$

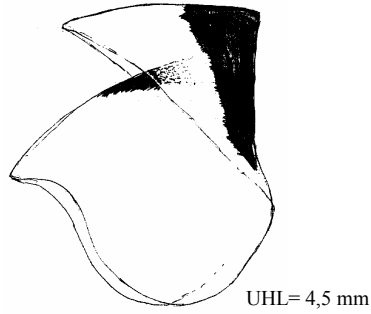
$$TW = 6,5234LHL^{2,7799} \quad (R^2 = 0,8173)$$

Família: TREMOCTOPODIDAE

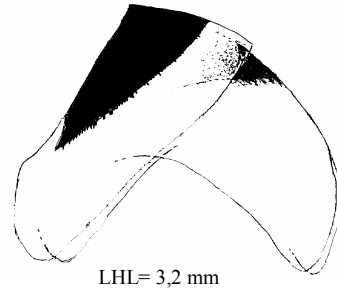
Espécie: *Tremoctopus violaceus* Chiaie, 1830

Bicos:

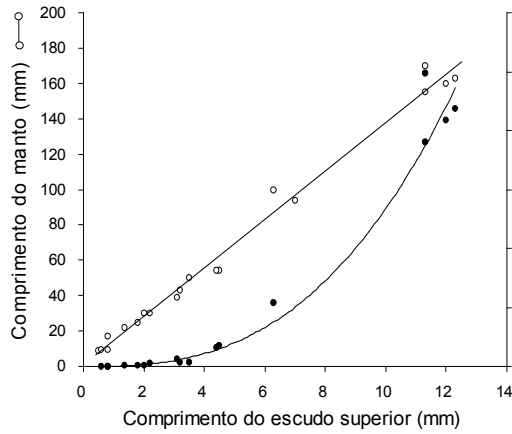
Superior



Inferior

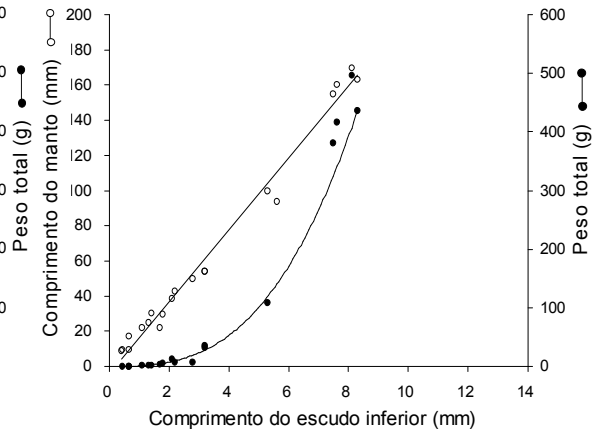


Regressões:



$$ML = 13,712UHL + 0,7119 \quad (R^2=0,9891)$$

$$TW = 0,4846UHL^{2,7423} \quad (R^2=0,9786)$$



$$ML = 20,386LHL - 3,8504 \quad (R^2=0,9863)$$

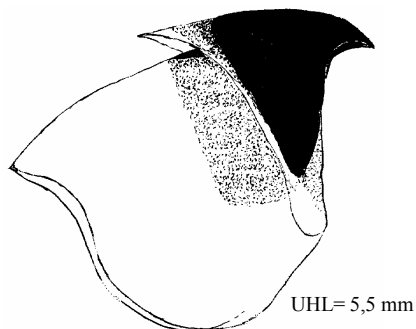
$$TW = 0,9621LHL^{2,8909} \quad (R^2=0,9763)$$

Família: OCYTHOIDAE

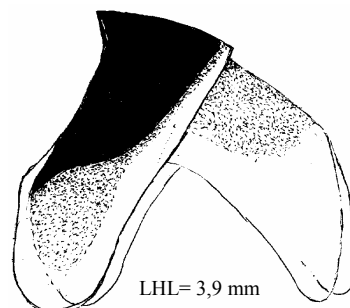
Espécie: *Ocythoe tuberculata* Rafinesque, 1814

Bicos:

Superior



Inferior



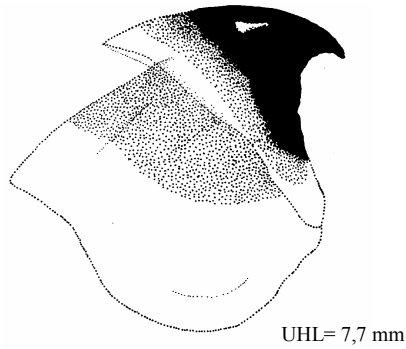
Família: ARGONAUTIDAE

Espécie: *Argonauta nodosa* Lightfoot, 1786

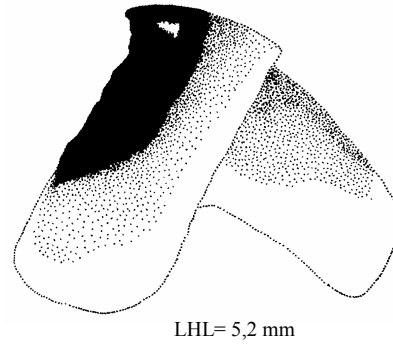
Nome vulgar: Argonauta

Bicos:

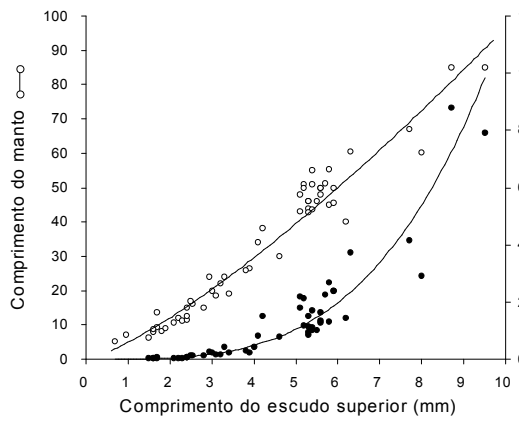
Superior



Inferior

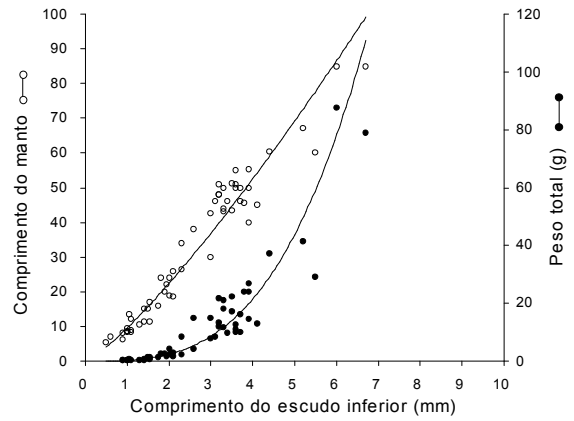


Regressões:



$$ML = 4,9237UHL^{1,2933} \quad (R^2=0,9481)$$

$$TW = 0,0377UHL^{3,4949} \quad (R^2=0,9457)$$



$$ML = 9,5338LHL^{1,2314} \quad (R^2=0,9507)$$

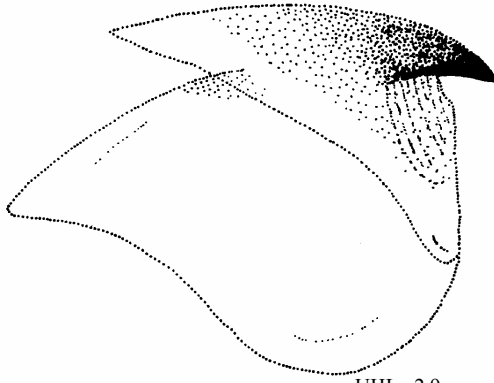
$$TW = 0,2593LHL^{3,1856} \quad (R^2=0,9353)$$

Família: ALLOPOSIDAE

Espécie: *Haliphron atlanticus* Steenstrup, 1861

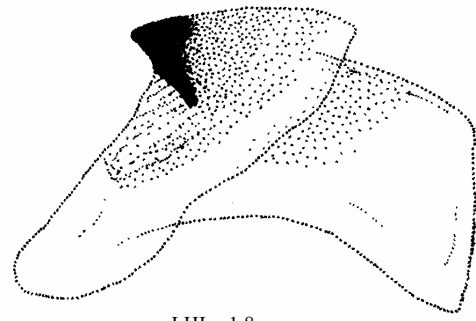
Bicos:

Superior



UHL= 2,9 mm

Inferior



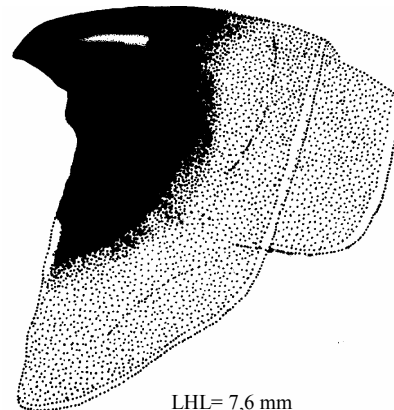
LHL= 1,8 mm

Família: VAMPYROTEUTHIDAE

Espécie: *Vampyroteuthis infernalis* Chun, 1903

Bicos:

Inferior



LHL= 7,6 mm

Regressões (Clarke, 1986b):

$$ML = -5,8 + 9,02LHL$$

$$\ln(TW) = -2,88 + 3,71\ln(LHL)$$