

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE AMBIENTES
AQUÁTICOS CONTINENTAIS**

**Padrões morfométricos relacionados à alimentação de
Satanoperca pappaterra (Perciformes, Cichlidae) da bacia do
rio Cuiabá, estado de Mato Grosso, Brasil – uma análise
ontogenética.**

Fernanda Aparecida da Silva Cassemiro

Maringá,
Fevereiro de 2006

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE AMBIENTES
AQUÁTICOS CONTINENTAIS**

**Padrões morfométricos relacionados à alimentação de
Satanoperca pappaterra (Perciformes, Cichlidae) da bacia do
rio Cuiabá, estado de Mato Grosso, Brasil – uma análise
ontogenética.**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, da Universidade Estadual de Maringá, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais.

Pós-graduanda: Fernanda Ap. da Silva Cassemiro
Orientadora: Prof.^a Dr.^a Norma Segatti Hahn

Maringá,
Fevereiro de 2006

Agradecimentos

Especialmente aos meus pais, que sempre me deram condição e apoio para seguir os meus estudos... a eles, dedico todo meu amor e infinita gratidão;

À minha professora, orientadora e amiga Norma Segatti Hahn, com quem aprendi muito e sempre terá a minha mais sincera admiração;

À minha amigona Cintia pelas preciosas sugestões e que apesar de ser estressadinha, é, sobretudo, sincera, companheira e sempre estará no meu coração;

Às minhas amigas: Geuza, Gisele, Marlene e Val... muitíssimo obrigada pela companhia, ajuda e pelos momentos de descontração no laboratório;

A todas integrantes do “grupo Blush”: Cintia, Dayani, Geuza, Josi, Michele e Paula, pela inestimável amizade e pelas horas de diversão;

À minha amiga Érica, pela alegria que sempre me transmite e pelas dicas na elaboração dos gráficos;

À Josi, minha companheira de natação e amiga, com seus sábios conselhos orientais;

À todos do laboratório de Ictiologia (Cinthia, Elisângela, Érica, Giovana, Lourdes, Milena, Marli e Sandro), que sempre foram muito solícitos e atenciosos;

Às biólogas Harumi e Rô, pela ajuda com as planilhas do projeto Manso;

Ao Edson Fontes, pelo empréstimo de vários artigos importantes durante o mestrado;

Ao Weferson, pelo auxílio nas medições das variáveis morfométricas;

Aos amigos da biblioteca, João, Márcia e Salete, que sempre me atenderam com toda simpatia e atenção;

Ao Núcleo de Estudos em Biologia, Ecologia e Cultivo de Crustáceos da Unesp, pelo empréstimo do equipamento de sistema de imagem;

À Capes, pela concessão da bolsa;

E por último, mas não menos importante, agradeço ao Thiago, quem “dá cor a minha vida” e sempre terá o meu mais puro amor e admiração; além do apoio, atenção e amor que sempre me deu, também muito me ajudou com as análises estatísticas e com várias sugestões importantes durante a realização deste trabalho.

Sumário

Resumo	7
Introdução.....	8
Materiais e Métodos	9
<i>Área de Estudo</i>	9
<i>Amostragens</i>	10
<i>Análise do conteúdo estomacal</i>	10
<i>Análise da morfologia</i>	11
<i>Análise dos dados</i>	12
Resultados.....	14
<i>Dieta e amplitude de nicho trófico</i>	14
<i>Similaridade alimentar</i>	16
<i>Tamanho do alimento</i>	16
<i>Morfometria</i>	17
Discussão	18
Referências Bibliográficas.....	21

Padrões morfométricos relacionados à alimentação de *Satanoperca pappaterra* (Perciformes, Cichlidae) da bacia do rio Cuiabá, estado de Mato Grosso, Brasil – uma análise ontogenética.

Fernanda Aparecida da Silva Casseiro & Norma Segatti Hahn

Pós-graduação em Ciências Ambientais, Universidade Estadual de Maringá, Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura (Nupelia). Maringá, Paraná, Brasil. (e-mail: fcasseiro@nupelia.uem.br)

Este artigo segue as normas da revista *Environmental Biology of Fishes*

Key words: neotropical, generalist fish, trophic ecology, breadth niche, freshwater, allometry.

Synopsis

This study aimed to analyze if *Satanoperca pappaterra*, a neotropical fish that explore the bottom to obtain food, change its feeding habit throughout its ontogenetic development, and if morphologic (allometric) patterns are related to feeding habit and food capture. We collected 258 individuals in the Cuiabá river basin (Brazil). Diet analysis showed that *S. pappaterra* could be considered as a trophic generalist species. This way, the population was classified into three functional trophic groups according to the size of individuals. The smallest individuals consumed mainly microcrustaceans, the individuals of intermediate size consumed a mixed of detritus and sediment and few organisms, and the largest individuals based their diet on chironomids and annelids. Eight morphometric variables were measured in each individual, and then we used linear regression analysis to evaluate the relationship of each of these variables to the body length. For the height and width of the mouth, as well as head length, we found isometric relationship. On the other hand, we found positive allometry for the snout length and body height in relation to body length, whereas this relationship for intestine length and eye diameter showed that there was negative allometry. These measures indicate, in some amount, the behavior and feeding habit of this species.

Palavras chave: neotropical, peixe generalista, ecologia trófica, amplitude de nicho, água doce, alometria.

Resumo

Este estudo objetivou analisar se *Satanoperca pappaterra*, um peixe neotropical que explora o fundo para obter alimento, altera seu hábito alimentar ao longo de seu desenvolvimento ontogenético e se padrões morfológicos (alométricos) estão relacionados ao hábito alimentar e a tomada do alimento. Para isto foram coletados 258 indivíduos na bacia do rio Cuiabá (Brasil). Através da análise da dieta constatou-se que *S. pappaterra* pode ser considerada uma espécie generalista trófica. Dessa forma, a população foi dividida em três grupos tróficos funcionais de acordo com o tamanho dos indivíduos. Os menores indivíduos consumiram principalmente microcrustáceos, os de tamanho intermediário uma mistura de detrito e sedimento e poucos organismos e os maiores indivíduos basearam sua dieta em quironomídeos e anelídeos. Oito variáveis morfométricas foram obtidas de cada exemplar e a regressão linear foi utilizada para avaliar a relação de cada uma dessas variáveis com o comprimento do corpo. A altura e largura da boca, assim como o comprimento da cabeça apresentaram relação isométrica. Por outro lado, foi observada alometria positiva para o comprimento do focinho e para altura do corpo, enquanto que para o comprimento do intestino e diâmetro do olho a relação alométrica foi negativa. Essas medidas explicam, em parte, o comportamento e hábito alimentar da espécie.

Introdução

Quando mudanças ontogenéticas em peixes são marcantes, uma população pode ser dividida dentro de classes de tamanho (ou estágios) baseando-se na dieta ou uso de hábitat (Nisbet et al. 1989). Partindo de uma perspectiva ecológica, isto significa que indivíduos de uma mesma espécie em estágios distintos da vida podem ser considerados funcionalmente diferentes, assim como espécies diferentes (McCormick 1998), reduzindo a competição intraespecífica.

Mudanças na dieta são induzidas geralmente por alterações causadas pelo crescimento de estruturas morfológicas correlacionadas com o tamanho do corpo (Wainwright & Richard 1995). Mudanças físicas durante a ontogenia, como, por exemplo, aumento do comprimento do intestino (Montgomery 1977) e crescimento dos ossos que alteram a posição e a abertura da boca (Luczkovich et al. 1995), refletem em alterações no comportamento alimentar.

Apesar da abertura da boca ser considerada uma das características mais importantes para a tomada do alimento, outras estruturas, incluindo a altura do corpo, comprimento da cabeça e focinho e diâmetro do olho também auxiliam na determinação do tamanho da presa. Desta forma, as características morfológicas relacionadas à alimentação são, em geral, aquelas diretamente associadas com a captura da presa (Ward-Campbell & Beamish 2005).

A relação alométrica (Wieser 1984, Fleagle 1985) de estruturas morfológicas pode ser a forma mais apropriada para comparações ontogenéticas intraespecíficas (Kramer & Bryant 1995), pois nos permite observar o crescimento proporcional entre diferentes estruturas do corpo. Assim, a alometria é comumente expressa na forma da equação de função – potência, relacionando algumas variáveis de estrutura ou função (Y) como sendo dependente do comprimento do corpo (X) (Peters 1983, West et al. 1997, Lindstedt & Schaeffer 2002).

A maioria dos estudos relacionados à dieta e à morfologia de peixes de águas continentais, durante a ontogenia, tem sido realizada com espécies de regiões temperadas. Para os peixes neotropicais a literatura é bastante limitada (Winemiller 1989, Mol 1995, Mérigoux & Ponton 1998, Lima-Junior & Goitein 2003, Bergmann & Motta 2005). Além disso, os estudos existentes tratam principalmente de espécies piscívoras que, geralmente, alteram seus hábitos de invertívoros quando jovens para piscívoros quando adultas. Para peixes com outros tipos de dieta esses estudos não têm sido desenvolvidos na mesma proporção, pois pressupõe-se que por não alterarem suas dietas dificilmente terão mudanças morfológicas durante o desenvolvimento.

Satanoperca pappaterra (Heckel, 1840) pertence à família Cichlidae, sendo amplamente distribuída em águas continentais do Brasil, Bolívia e Paraguai (Kullander 2003). Na área de estudo a espécie co-ocorre com outros 12 ciclídeos, mas foi a mais abundante na pesca experimental durante o período de estudos. Hahn & Cunha (2005) estudando a alimentação da espécie atribuíram-lhe hábito detritívoro-invertívoro, enfatizando que a boca com estreita abertura, em posição subinferior e provida de lábios desenvolvidos, auxilia a tomada do alimento no fundo. Outro estudo relativo à dieta dessa espécie menciona seu hábito algívoro, com breves comentários sobre seu comportamento de explorar o substrato (Casatti et al. 2003).

Neste estudo avaliou-se a dieta e morfologia de uma população de *S. pappaterra*, durante sua ontogenia, a fim de esclarecer se um peixe que se alimenta de organismos de fundo altera sua estratégia alimentar durante o desenvolvimento e se padrões morfológicos (alométricos) estão relacionados à tomada do alimento.

Materiais e Métodos

Área de Estudo

A área da bacia do rio Cuiabá é de aproximadamente 9.365 km², abrangendo a região do Cerrado e do Pantanal matogrossense, duas áreas muito importantes para a diversidade de espécies, sendo consideradas “hotspots.” Inserida nesta bacia, localiza-se o rio Manso, que nasce na Serra Azul, percorrendo um vale sinuoso e encaixado, recebendo outros afluentes tributários em ambas as margens. Nessa área foi formado o reservatório de Manso, que é o principal formador do rio Cuiabá. Cerca de 80 km após a confluência com o rio Casca, o rio Manso se junta ao rio Cuiabazinho formando o rio Cuiabá, que segue a partir daí por regiões mais baixas, com uma densa rede de drenagem e um regime regular de chuvas, desaguando no pantanal do Mato Grosso (Sondotécnica/Eletronorte 1999).

Os peixes utilizados neste estudo são provenientes de coletas realizadas em vários locais de amostragens ao longo da bacia do rio Cuiabá (Figura 1).

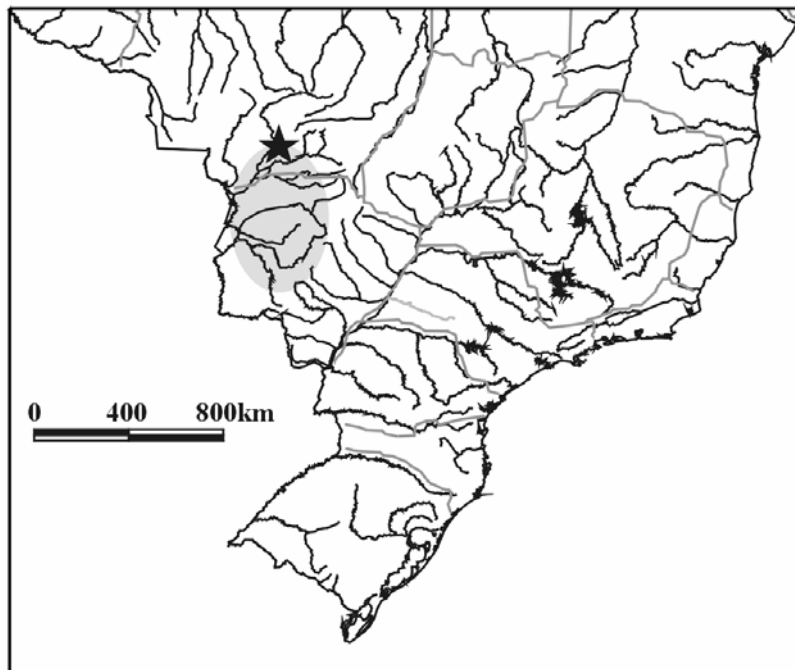


Figura 1. Localização da bacia do rio Cuiabá, MT (estrela). A área mais escura corresponde ao pantanal matogrossense.

Amostragens

As coletas foram realizadas no período de abril de 2000 a dezembro de 2003, utilizando redes de espera com diferentes malhagens (3,0 a 16 cm entre nós opostos) e de arrasto, que foram operadas simultaneamente na superfície, no fundo e nas margens. Os equipamentos de pesca ficaram expostos por 24 horas, com revistas ao amanhecer (9h), ao entardecer (17h) e à noite (23h), sempre nos mesmos locais de coleta.

Análise do conteúdo estomacal

Os exemplares de *Satanoperca pappaterra* foram abertos, eviscerados e os estômagos com conteúdo foram retirados e preservados em formol 4%, sendo os itens alimentares estimados quantitativamente através de seus volumes. Esses foram obtidos por deslocamento da coluna d'água, utilizando-se uma bateria de provetas graduadas, para itens alimentares que apresentaram volume superior a 0,1 ml e com auxílio de uma placa milimetrada onde o volume foi obtido em

mm³ e posteriormente transformado em ml, quando o volume foi inferior a 0,1ml (Hellawel & Abel 1971).

Os itens alimentares, componentes da dieta, foram identificados sob microscópio estereoscópico e óptico, considerando-se as menores categorias taxonômicas possíveis (item alimentar) e após, agrupados em categorias superiores (recursos alimentares), de acordo com os métodos de frequência de ocorrência e volumétrico (Hyslop 1980).

Os dados são apresentados como valores do Índice Alimentar (IAi) (Kawakami & Vazzoler 1980):

$$IAi = 100 \frac{F_i * V_i}{\sum (F_i * V_i)}$$

onde: F = frequência de ocorrência do item *i* na dieta (%); V = volume do item *i* na dieta (%).

Para a obtenção do tamanho do alimento, utilizou-se o sistema de imagem AXIOVISION ZEISS, através do microscópio Axioskop 2 e esteriomicroscópio Stemi SV 6, sendo obtido o maior comprimento da partícula.

Análise da morfologia

Foram tomadas oito variáveis morfométricas, conforme Kramer & Bryant (1995), Labropoulou & Eleftheriou (1997), Piet (1998), Lima-Júnior & Goitein (2003) e Ward-Campbell & Beamish (2005). Para todas as medidas foram utilizados 258 indivíduos (dentro de todas as classes de tamanho), exceto para o comprimento do intestino, para o qual utilizou-se somente 70 indivíduos:

- (1) comprimento padrão (CP) – distância linear da parte mais anterior da cabeça à última vértebra da coluna vertebral;
- (2) altura do corpo (AC) – distância vertical máxima perpendicular ao eixo do corpo;
- (3) comprimento da cabeça (CC) – distância linear da margem mais anterior da cabeça à margem mais posterior da membrana opercular;
- (4) comprimento do focinho (CF) – distância linear da pupila do olho à margem mais anterior da cabeça;
- (5) diâmetro do olho (DO) – diâmetro entre a polpa orbicular ao longo do eixo do corpo;

- (6) altura da boca (AB) – medida vertical máxima da boca totalmente aberta;
- (7) largura da boca (LB) – medida horizontal máxima da boca totalmente aberta;
- (8) comprimento do intestino (CI) – medida da cárdia ao ânus;

Um ictiômetro com subdivisões de 0,1 cm foi utilizado para medir o comprimento padrão e as demais medidas foram feitas com um paquímetro com subdivisões de 0,01 cm.

Análise dos dados

Os indivíduos cujos estômagos continham alimento (n = 168) foram divididos em classes de tamanho, de acordo com o comprimento padrão (cm): **classe 1:** 3,0 - ≤4,9 (n = 10); **classe 2:** 5,0 – 5,9 (n = 11); **classe 3:** 6,0 – 6,9 (n = 14); **classe 4:** 7,0 – 7,9 (n = 17); **classe 5:** 8,0 – 8,9 (n = 24); **classe 6:** 9,0 – 9,9 (n = 37); **classe 7:** 10,0 – 10,9 (n = 26); **classe 8:** 11,0 – 11,9 (n = 17) e **classe 9:** 12,0 – ≥12,9 (n = 12).

Os itens alimentares foram agrupados em 9 tipos de recursos: Fruto, Detrito Vegetal, Annelida (Oligochaeta, Hirudinae), Chironomidae, Outras Larvas de Diptera (Chaoboridae, pupa de Diptera, Ceratopogonidae), Restos de Insetos, Microcrustáceos (Copepoda e Cladocera), Escamas e Sedimento.

A amplitude de nicho trófico foi calculada utilizando a medida de Levins (Krebs 1999), com os dados referentes aos valores do IAI, que foram calculados pelo programa ECOLOGICAL METHODOLOGY[®] versão 6.1 (Krebs 1999), dado pela fórmula:

$$B = \frac{1}{\sum p_i^2}$$

onde: B= amplitude de nicho; P_i= proporção do recurso alimentar i para a dieta total.

Para uniformizar a medida do nicho trófico (variando de 0 a 1), aplicou-se a fórmula de Hurlbert (1978), sendo que os valores também foram obtidos através do programa ECOLOGICAL METHODOLOGY[®] versão 6.1 (Krebs 1999):

$$Ba = \left(\frac{B - 1}{n - 1} \right)$$

onde: Ba= amplitude do nicho (padronizada); n= número total de recursos consumidos; B= amplitude de nicho.

Com o objetivo de agrupar as classes de tamanho de acordo com o tipo de alimento consumido, foi aplicada a análise de agrupamento (Cluster) pelo método de ligação completa (Legendre & Legendre 1998) usando a Distância Euclidiana, com o auxílio do programa STATISTICA[®] (Statsoft 2003).

Para testar a relação entre as médias do tamanho do alimento (partículas) para cada classe de tamanho do predador, foi utilizada a análise de variância (ANOVA - unifatorial) através do programa SYSTAT[®] (SPSS Inc. 1998).

A fim de melhor observar o padrão de crescimento alométrico de *S. pappaterra*, todas as variáveis foram logaritmizadas (\log_{10}) (Peters 1983). Cada variável dependente (AC, CC, CF, DO, AB, LB e CI) foi plotada contra a independente (CP), que foi usada para representar os padrões de crescimento alométrico. Desta forma, os padrões alométricos foram avaliados pela regressão linear, utilizando-se o programa SAM versão 1.0 (Rangel et al. 2005), resultando na seguinte função:

$$\log(y) = \log(a) + b * \log(x)$$

convertida em:

$$y = a + x^b$$

Para analisar se a taxa (proporção) de crescimento das variáveis dependentes (e.g. diâmetro do olho) varia em relação ao comprimento do corpo, testou-se se o coeficiente b da análise de regressão (também conhecido como inclinação ou “*slope*”) difere significativamente de 1,0 ($H_0: b = 1$ e $H_1: b \neq 1$, $\alpha = 0,05$), utilizando-se o valor de t do referido coeficiente. Desta forma, assume-se que se b não diferir significativamente de 1,0 há isometria entre a variável dependente e o comprimento padrão. Ao contrário, se b for significativamente diferente de 1,0, há alometria. Neste caso, para valores de $b > 1$ há alometria positiva, enquanto que para valores de $b < 1$ há alometria negativa.

Resultados

Dieta e amplitude de nicho trófico

Frutos, invertebrados, restos de peixes, detritos orgânicos e inorgânicos foram a base da alimentação de *S. pappaterra* durante seu desenvolvimento ontogenético. Embora apresentando uma dieta variada, o valor máximo da amplitude de nicho trófico foi de 0,453 (Figura 2).

Destacaram-se na dieta os microcrustáceos, Chironomidae, escamas, detrito vegetal e sedimento, dependendo da classe de tamanho. Microcrustáceos foi um recurso importante na dieta dos menores indivíduos, representando aproximadamente 40 e 50% do IAI, nas classes 1 e 3, respectivamente. Nas classes intermediárias prevaleceu uma mistura de detrito vegetal, sedimento e escamas. Entre os maiores indivíduos (classes 7, 8 e 9) houve um incremento acentuado de invertebrados nos conteúdos gástricos em relação às demais classes. Dentre esses, destacaram-se anelídeos, dípteros não identificados e Chironomidae, sendo que esse último representou 20% do IAI, chegando a quase 40% nos indivíduos da classe 9. Para os indivíduos maiores foram registrados também os valores mais elevados de amplitude de nicho trófico (entre 0,453 e 0,464).

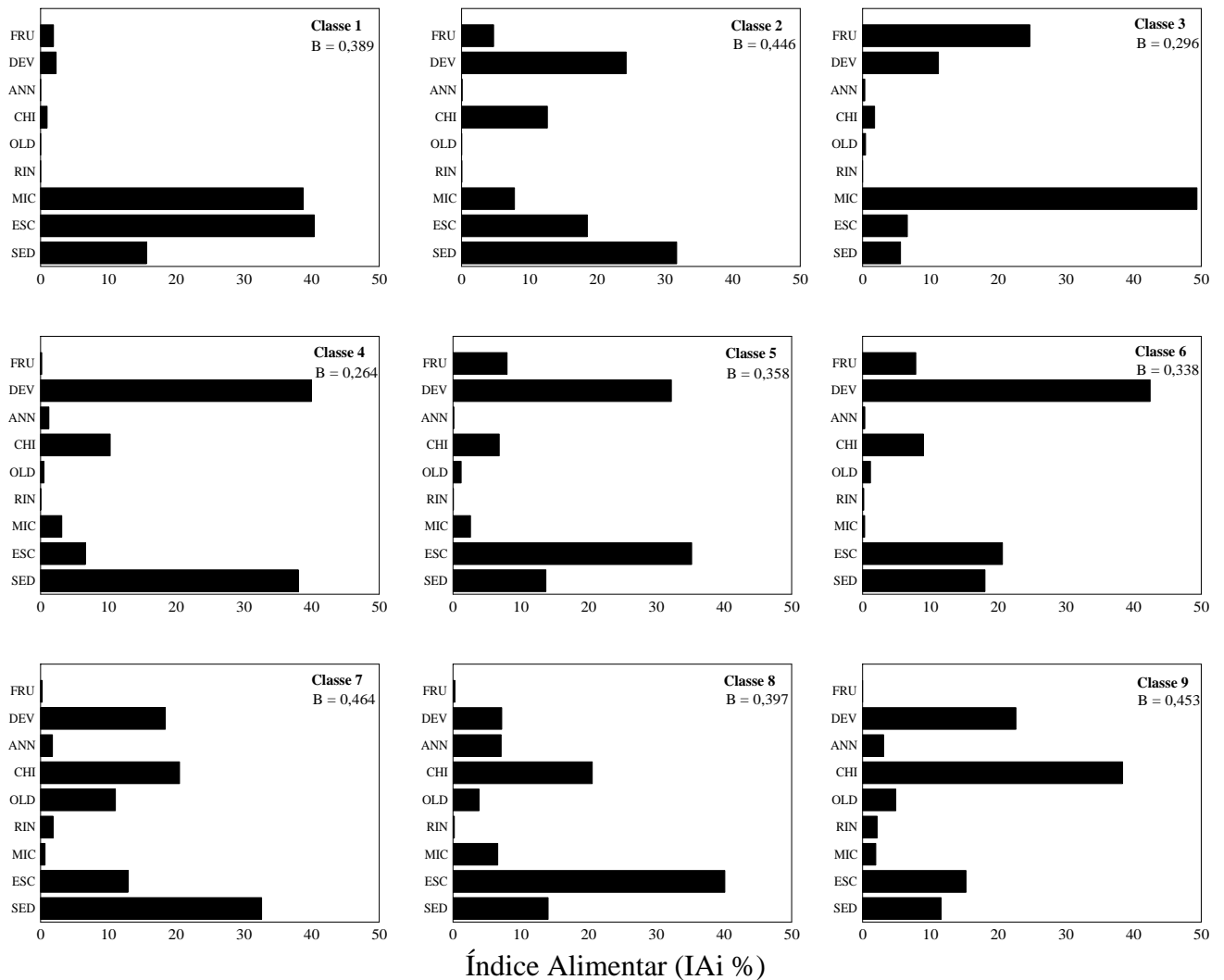


Figura 2. Índice Alimentar (IAi%) e Amplitude de Nicho (B) para as nove classes de tamanho de *Satanoperca pappaterra* da bacia do rio Cuiabá, MT. FRU = Frutos, DEV = Detrito Vegetal, ANN = Annelida, CHI = Chironomidae, OLD = Outras Larvas de Diptera, RIN = Restos de Insetos, MIC = Microcrustáceos, ESC = Escamas e SED = Sedimento.

Similaridade alimentar

A análise de agrupamento, entre as diferentes classes de tamanho de *S. pappaterra* indicou a formação de três grupos tróficos, sendo dois deles bem distintos: o primeiro composto pelas classes 1 e 3 (indivíduos menores), e o segundo pelas classes 8 e 9 (indivíduos maiores). O terceiro grupo incluiu um número maior de classes de tamanho, evidenciando as classes intermediárias (4, 5 e 6), mas incluindo também as classes 2 (dos indivíduos menores) e 7 (dos indivíduos maiores), que se apresentaram como exceção (Figura 3).

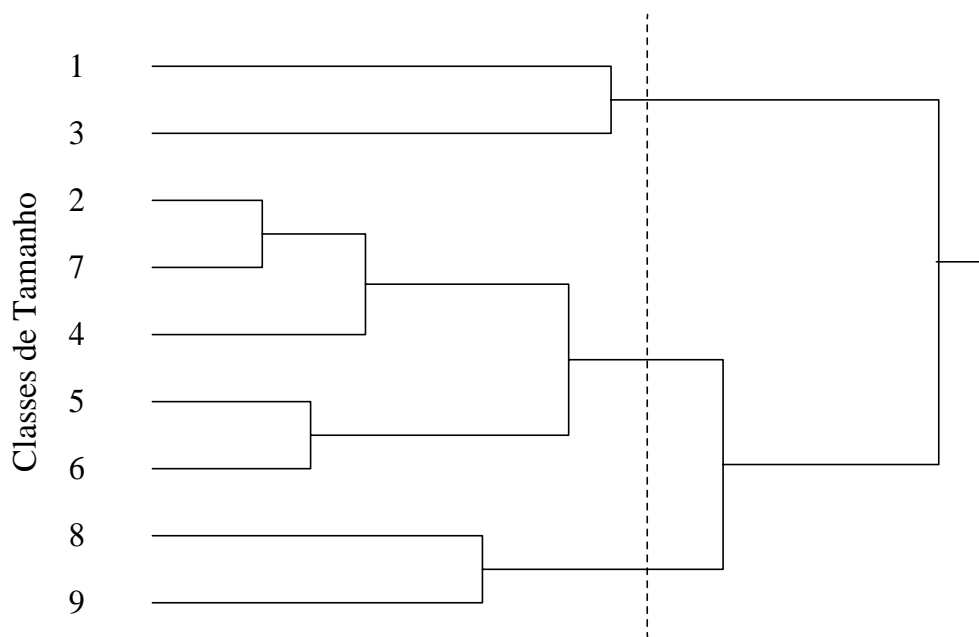


Figura 3. Similaridade alimentar entre os indivíduos de *Satanoperca pappaterra*, divididos em nove classes de tamanho, da bacia do rio Cuiabá, MT.

Tamanho do alimento

O tamanho médio das partículas ingeridas por *S. pappaterra* (incluindo organismos, sedimento e detritos) variou significativamente ao longo das diversas classes de tamanho ($F= 7,64$; $p < 0,05$). A maior média foi observada na classe 8 (5,22 mm), seguida pela 4 (4,11 mm) (Figura 4). Por outro lado, os indivíduos pertencentes às classes 3 e 5 foram os que consumiram as menores partículas (1,50 e 1,54 mm, respectivamente). Ressalta-se o fato de não haver um padrão claro no incremento do tamanho do alimento de acordo com o crescimento do peixe.

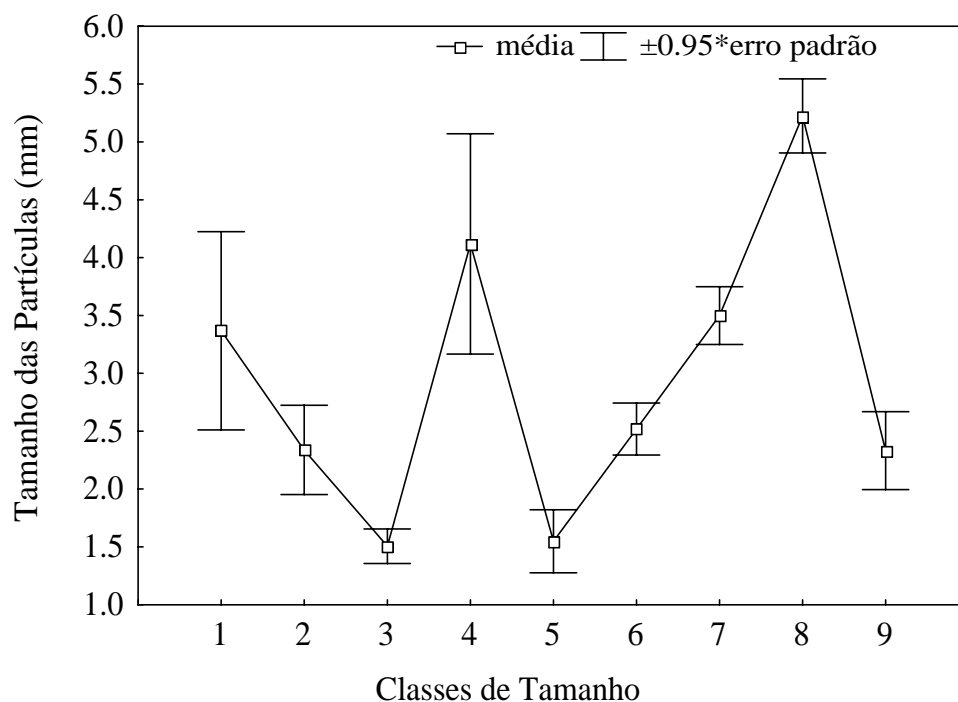


Figura 4. Média do tamanho das partículas ingeridas por *Satanoperca pappaterra* em cada classe de tamanho.

Morfometria

As variáveis AB, LB e CC não variaram em função de CP (b não foi significativamente diferente de 1,0) indicando isometria ontogenética, ou seja, as estruturas aumentam na mesma proporção que o tamanho do corpo (Figuras 5 a-c). As variáveis CF e AC variam de forma alométrica e positiva em relação à CP ($b > 1$; $p < 0,05$), o que significa que o crescimento destas é proporcionalmente maior em relação ao comprimento do corpo (Figuras 5 d,e). Por outro lado, CI e DO crescem em menor proporção em relação à CP (Figuras 5 g,f), indicando crescimento alométrico negativo ($b < 1$; $p > 0,05$).

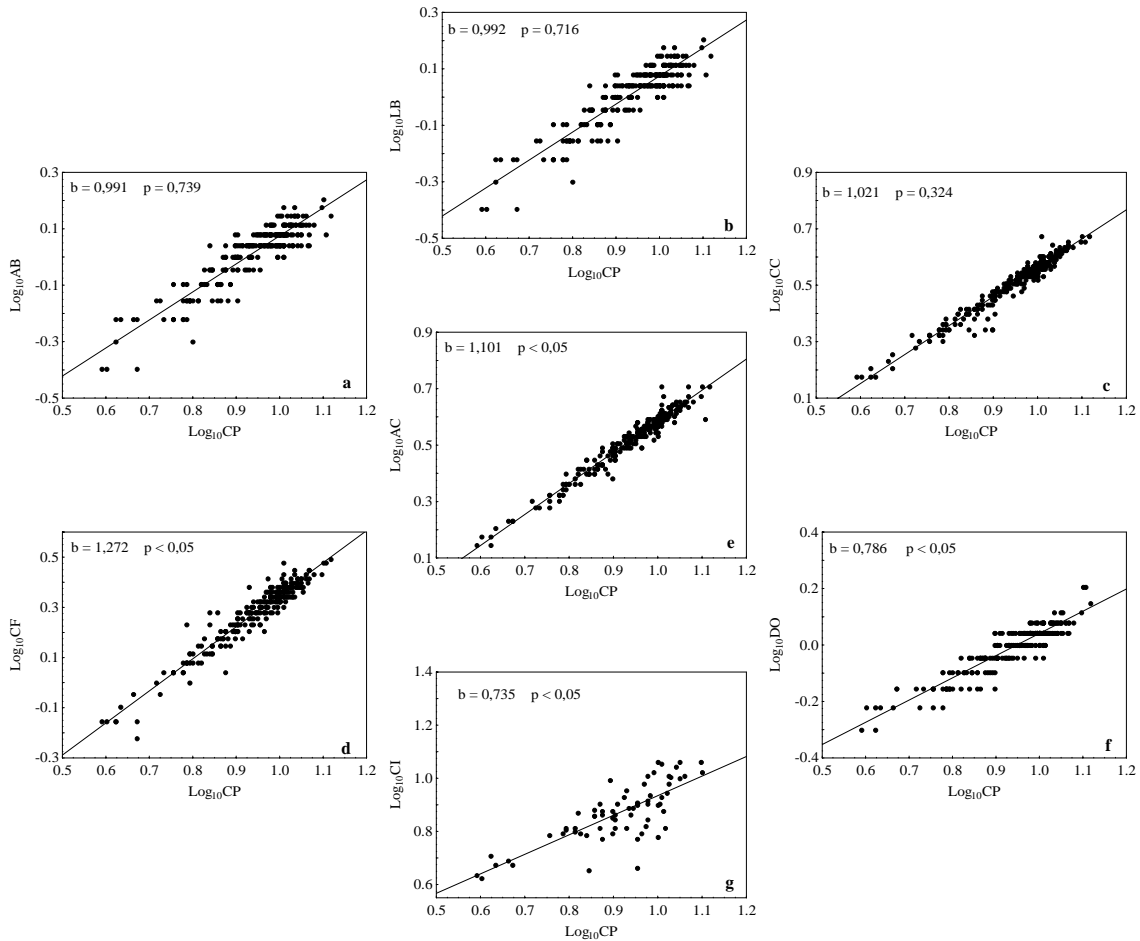


Figura 5. Relações alométricas das variáveis morfométricas em relação ao comprimento padrão (CP) de *Satanoperca pappaterra* da bacia do rio Cuiabá, MT.

Discussão

Satanoperca pappaterra exibiu um amplo espectro alimentar quando se considera que a dieta incorporou desde frutos até partes de vertebrados como as escamas de peixes e ainda vários táxons de invertebrados e sedimento. Entretanto, todo esse material é adquirido junto ao substrato, aparentemente sem nenhum processo seletivo, ou seja, fazem parte da dieta porque estão disponíveis no local de forrageamento. Tanto isso é verdadeiro que Casatti et al. (2003) registraram predomínio de algas nos estômagos dessa espécie no reservatório de Rosana, SP. e Hahn & Cunha (2005), encontraram uma mistura de restos de plantas, organismos bentônicos e areia na área do reservatório de Manso, MT. Embora com hábitos alimentares distintos (algívora

e detritívora-invertívora, respectivamente), os autores mencionam a dependência da espécie junto ao fundo dos corpos d'água.

Dessa forma, é de se supor que peixes com esse tipo de estratégia alimentar não devam apresentar mudanças na dieta durante sua ontogenia, uma vez que estão limitados a explorar o que o substrato lhes oferece. Entretanto, foi possível separar por tamanho, três grupos tróficos para a população de *S. pappaterra* na área de estudos, embora um seja dependente do outro, pois a base alimentar não difere consideravelmente, concordando com Olson (1996) que preconiza que estágios separados não são necessariamente independentes um do outro.

Assim, os menores exemplares capturados (3,0 a 6,9 cm) foram os que mais consumiram microcrustáceos quando comparados aos das demais classes de tamanho. Vários estudos mostram a preferência alimentar de larvas e jovens de peixes por microcrustáceos (Carvalho 1980, Mol 1995, Olson 1996, Post & Kitchell 1997, McCormick 1998, Adite et al. 2005, Kahilainen et al. 2005, Makrakis et al. 2005, entre outros), enfatizando que a alta disponibilidade deste recurso em quase todos os ambientes, o tamanho reduzido, juntamente com a pouca agilidade dos peixes jovens, fazem dos microcrustáceos presas fáceis. O outro grupo distinto, pertencente aos indivíduos de tamanhos intermediários (7,0 a 9,9 cm), foram aparentemente os menos seletivos, pois consumiram uma mistura de detrito e sedimento e poucos organismos, já os maiores indivíduos (10,0 a 12,9 cm) passaram a incorporar na dieta invertebrados maiores como os quironomídeos e anelídeos. Embora as diferenças tenham sido sutis, o nicho trófico foi sendo ampliado durante o desenvolvimento (entre 0,162 e 0,402), principalmente entre os indivíduos maiores. Vários estudos têm reportado o consumo de uma maior variedade de tipos de presas com o aumento do tamanho do corpo (Labropoulou et al. 1997, Platell et al. 1997, Schafer et al. 2002). Com o crescimento do peixe, a boca também aumenta, juntamente com a capacidade em manusear o alimento, permitindo com que capturem uma maior variedade de presas (Xue et al. 2005).

Parece contra-senso considerar *S. pappaterra* um peixe generalista com valores de amplitude de nicho baixos durante todo o seu desenvolvimento. Winemiller (1989) e Winemiller & Kelso-Winemiller (2003) comentam que peixes tropicais que são especialistas tróficos demonstram amplitude de nicho reduzida durante a ontogenia, por outro lado, generalistas tróficos revelam uma tendência oposta. Nesse caso, vale ressaltar que para a espécie

estudada a fidelidade com o modo de captura, inclusive a forma e posição da boca que segundo Hahn & Cunha (2005) é típica de peixes que vivem junto ao fundo, explicam estes valores.

No que diz respeito à relação tamanho das partículas ingeridas no decorrer do desenvolvimento ontogenético, não houve um padrão claro. As maiores médias de tamanho do alimento foram observadas nas classes 8 e 4, o que pode ser atribuído ao consumo de anelídeos e quironomídeos de “comprimento grande” quando comparados, por exemplo, aos consumidos pelos indivíduos da classe 9, que resultou em uma baixa média (2,33 mm). É provável que para essa espécie, o diâmetro e não o comprimento da presa, seja a dimensão limitante, como sugerido por Wainright & Richard (1995). A ausência de padrão na relação de tamanho “presa-predador” para essa espécie, pode ser atribuída ao modo de captura. O fato de engolfar porções do substrato e, não apresentar nenhuma seleção nos rastros branquiais, como observado por Hahn & Cunha (2005), permite com que qualquer tipo de alimento mais disponível seja ingerido.

Considerando os caracteres morfológicos, a altura (AB) e largura (LB) da boca e o comprimento da cabeça (CC), que crescem de forma isométrica em relação ao comprimento padrão, pode-se inferir que, embora importantes não são essenciais na seleção do alimento para *S. pappaterra*. Wainright & Richard (1995) enfatizam que tanto a altura quanto a largura da boca estão entre os principais fatores que regem mudanças ontogenéticas na dieta. Assim, se o crescimento destas estruturas fosse proporcionalmente maior que o tamanho do corpo, provavelmente ampliaria o tamanho das presas ingeridas ao longo do desenvolvimento do peixe (Magnhagen & Heibo 2001, Lima-Junior & Goitein 2003, Ward-Campbell & Beamish 2005), o que não acontece com a espécie aqui estudada.

Por outro lado, o comprimento do focinho (CF) e a altura do corpo (AC) crescem em maior proporção em relação ao comprimento do corpo. Deduz-se que a primeira medida (CF) seja uma importante aliada de peixes que “fuçam e aspiram” o substrato, pois necessitam de um aparato desenvolvido para exploração do fundo; a segunda medida (AC), pode auxiliar na manobrabilidade da espécie (Gerstner 1999), melhorando assim o seu desempenho em escapar de possíveis predadores.

Sabe-se que o intestino cresce proporcionalmente mais rápido que o tamanho do corpo na maioria das espécies de peixes (Ribble & Smith 1983, Lassuy 1984, Kramer & Bryant 1995), porém, para *S. pappaterra* o intestino apresentou alometria negativa, como também constatado

por Reinthal (1989), para vários ciclídeos do lago Malawi. A significância da alometria ontogenética no comprimento do intestino pode estar relacionada ao efeito do aumento do corpo sobre a capacidade de absorção do trato digestivo e ao hábito alimentar da espécie (Kramer & Bryant 1995). Acredita-se que o crescimento do intestino de *S. pappaterra* não esteja estritamente correlacionado com a sua capacidade absorptiva, pois a espécie se alimenta, entre outras coisas, de recursos de difícil digestão como os vegetais e detritos. Entretanto, é possível atribuir o crescimento alométrico negativo ao hábito alimentar da espécie, ou seja, um intestino de tamanho intermediário, típico de peixes onívoros (Kapoor et al. 1975, Kramer & Bryant 1995).

Outra variável morfométrica que também apresentou alometria negativa foi o diâmetro do olho. O aumento dessa estrutura provavelmente aumenta o sucesso na captura de presas, devido ao incremento da acuidade visual (Noakes & Godin 1988) e conforme Allev (1969), a área do olho está diretamente relacionada à predação visual. Diante disto, pode-se inferir que *S. pappaterra* não é uma predadora visual e como habitante de fundo deve fazer uso de outros sentidos, como, por exemplo, o olfato para detectar o alimento. Não obstante, é válido ressaltar que o crescimento dos olhos segue um padrão alométrico negativo em muitas outras espécies de peixes (Lima-Junior & Goitein 2003, Ward-Campbell & Beamish 2005), inclusive entre os predadores cuja orientação é tipicamente visual (Gatz 1979, Piet 1998).

Embora *S. pappaterra* seja um peixe explorador de fundo, durante todo o seu ciclo de vida, foi possível definir dentro da população grupos tróficos funcionais, baseado na dieta sutilmente diferenciada entre os indivíduos pequenos, intermediários e grandes. Alguns caracteres morfológicos diretamente relacionados à alimentação, tais como o comprimento do focinho e do intestino, que apresentaram alometria positiva e negativa, respectivamente, explicam em parte o comportamento e hábito alimentar da espécie.

Referências Bibliográficas

Adite, A., K.O. Winemiller & E.D. Fiogbe. 2005. Ontogenetic, seasonal, and spatial variation in the diet of *Heterotis niloticus* (Osteoglossiformes: Osteoglossidae) in the Sô River and Lake Hlan, Benin, West Africa. *Environmental Biology of Fishes* 73: 367-378.

- Allev, Y. G. 1969. Function and gross morphology in fish. Jerusalem: Israel, Program Science Translation. 230 pp.
- Bergmann, G.T. & P.J. Motta. 2005. Diet and morphology through ontogeny of the nonindigenous Mayan cichlid *Cichlasoma (Nandopsis) urophthalmus* (Günther 1862) in southern Florida. *Environmental Biology of Fishes* 72: 205-211.
- Carvalho, M.L. 1980. Alimentação do mapará (*Hypophthalmus edentatus* Spix, 1829) do Lago Castanho, Amazonas (Siluriformes, Hypophthalmidae). *Acta Amazonica* 10: 545-555.
- Casatti, L., H.F. Mendes & K. M. Ferreira. 2003. Aquatic macrophytes as feeding site for small fishes in the Rosana Reservoir, Paranapanema River, Southeast Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 63: 213-222.
- Fleagle, J.G. 1985. Size and adaptation in primates. pp. 1-19. In: W.L. Jungers (ed.) *Size and scaling in primate biology*. Plenum Press, New York.
- Gatz, A.J. 1979. Ecological morphology of freshwater stream fishes. *Tulane Studies in Zoology and Botany* 21: 91-124.
- Gerstner, C.L. 1999. Maneuverability of four species of coral-reef fish that differ in body and pectoral-fin morphology. *Canadian Journal of Zoology* 77: 1102-1110.
- Hahn, N. S. & F. Cunha. 2005. Feeding and trophic ecomorphology of *Satanoperca pappaterra* (Pisces, Cichlidae) do reservatório de Manso, estado de Mato Grosso, Brasil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*. No prelo.
- Hellawell, J. & R. Abel. 1971. A rapid volumetric method for the analysis of the food of fishes. *Journal of Fish Biology* 3: 29-37.
- Hurlbert, S.H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology* 59: 67-77.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis – a review of methods and their applications. *Journal of Fish Biology* 17: 411-429.

- Kahilainen, K., E. Alajärvi & H. Lehtonen. 2005. Planktivory and diet-overlap of densely rakered whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) in a subarctic lake. *Ecology of Freshwater Fish* 14: 50-58.
- Kapoor, B.G., H. Smith & I.A. Verighina. 1975. The alimentary canal and digestion in teleosts. *Advances of Marine Biology* 13: 109-239.
- Kawakami, E. & G. Vazzoler. 1980. Método gráfico e estimativa de índice alimentar aplicado no estudo de alimentação de peixes. *Boletim do Instituto Oceanográfico* 29: 205-207.
- Kramer, D.L. & M.J. Bryant. 1995. Intestine length in the fishes of a tropical stream: ontogenetic allometry. *Environmental Biology of Fishes* 42: 115-127.
- Krebs, C.J. 1999. *Ecological methodology*. Menlo Park, Benjamin/Cummings. 620pp.
- Kullander, S.O. & E.J.G. Ferreira. 1988. A new *Satanoperca* species (Teleostei, Cichlidae) from the Amazon River basin in Brazil. *Cybium* 12: 343-355.
- Kullander, S.O. 2003. Family Cichlidae. pp. 605-654. In: Reis, R.E., S.O. Kullander & C.J. Ferraris Jr. (eds). *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. Porto Alegre, Edipurcs.
- Labropoulou, M. & A. Eleftheriou. 1997. The foraging ecology of two pairs of congeneric demersal fish species: importance of morphological characteristics in prey selection. *Journal of Fish Biology* 50: 324-340.
- Labropoulou, M., A. Machias, N. Tsimenides & A. Eleftheriou. 1997. Feeding habits and ontogenetic diet shift of the striped red mullet, *Mullus surmuletus* Linnaeus, 1758. *Fisheries Research* 31: 257-267.
- Lassuy, D.R. 1984. Diet, intestinal morphology, and nitrogen assimilation efficiency in the damselfish, *Stegastes lividus*, in Guam. *Environmental Biology of Fishes* 10: 183-193.
- Legendre, P. & L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology*, Elsevier, New York. 853 pp.

- Lima-Junior, S.E. & R. Goitein. 2003. Ontogenetic diet shifts of a Neotropical catfish, *Pimelodus maculatus* (Siluriformes, Pimelodidae): An ecomorphological approach. *Environmental Biology of Fishes* 68: 73-79.
- Lindstedt, S.L. & P.J. Schaeffer. 2002. Allometry: How does body size impact design and function of vertebrates? *Laboratory Animals* 36:1-19.
- Luczkovich, J.J., S.F. Norton & R.G. Gilmore. 1995. The influence of oral anatomy on prey selection during the ontogeny of two percoid fishes, *Lagodon rhomboids* and *Centropomus undecimalis*. *Environmental Biology of Fishes* 44: 79-95.
- Magnhagen, C. & E. Heibo. 2001. Gape size allometry in pike reflects variation between lakes in prey availability and relative body depth. *Functional Ecology* 15: 754-762.
- Makrakis, M.C., K. Nakatani, A. Bialetzki, P.V. Sanches, G. Baumgartner & L.C. Gomes. 2005. Ontogenetic shifts in digestive tract morphology and diet fish larvae of the Itaipu Reservoir, Brazil. *Environmental Biology of Fishes* 72: 99-107.
- McCormick, M.I. 1998. Ontogeny of diet shifts by a microcarnivorous fish, *Cheilodactylus spectabilis*: relationship between feeding mechanics, microhabitat selection and growth. *Marine Biology* 132: 9-20.
- Mérigoux, S. & D. Ponton. 1998. Body shape, diet and ontogenetic diet shifts in young fish of the Suriname River, French Guiana, South America. *Journal of Fish Biology* 52: 556-569.
- Mol, J.H. 1995. Ontogenetic diet shifts and diet overlap among three closely related Neotropical armoured catfishes. *Journal of Fish Biology* 47: 788-807.
- Montgomery, W.L. 1977. Diet and gut morphology in fishes, with special reference to the monkeyface prickleback, *Cebidichthys violaceus* (Stichaeidae: Blenniodei). *Copeia* 1977: 178-182.

- Nisbet, R.M., W.S.C. Gurney, W.W. Murdoch & E. McCauley. 1989. Structured population models: a tool for linking effects at individual and population level. *Biological Journal of the Linnean Society* 37: 79-99.
- Noakes, D.L.G. & J.G.J. Godin. 1988. Ontogeny of behaviour and concurrent developmental changes in sensory systems in teleost fishes. pp. 345-395. In: Hoar, W.S. & D.J. Randall (eds.). *Fish Physiology*. New York, Academic Press.
- Olson, M.H. 1996. Ontogenetic niche shifts in largemouth bass: variability and consequences for first-year growth. *Ecology* 77: 179-190.
- Peters, R.H. 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge. 329 pp.
- Piet, G.J. 1998. Ecomorphology of a size-structured tropical freshwater fish community. *Environmental Biology of Fishes* 51: 67-86.
- Platell, M.E., G.A. Sarre & I.C. Potter. 1997. The diets of two co-occurring marine teleosts, *Parequula melbournensis* and *Pseudocaranx wrghti*, and their relationships to body size and mouth morphology, and the season and location of capture. *Environmental Biology of Fishes* 49: 361-376.
- Post, D.M. & J.F. Kitchell. 1997. Trophic ontogeny and life history effects on interactions between age-0 fishes and zooplankton. *Archives fuer Hydrobiologie Special Issues in Advances Limnologie* 49: 1-12.
- Rangel, T.F.L.V.B., J.A.F. Diniz-Filho & L.M. Bini. 2005. SAM v.1.0 - Spatial Analysis in Macroecology (Software and User's Guide). www.ecoevol.ufg.br/sam.
- Reinthal, P.E. 1989. The gross intestine morphology of a group of rock - dwelling cichlid fishes (Pisces, Teleostei) from Lake Malawi. *Netherlands Journal of Zoology* 39: 208-225.

- Ribble, D.O. & M.H. Smith. 1983. Relative intestine length and feeding ecology of freshwater fishes. *Growth* 47: 292-300.
- Ricklefs, R.E., D. Cochran & E.R. Pianka. 1981. A morphological analysis of the structure of communities of lizards in desert habitats. *Ecology* 62: 1474-1483.
- Schafer, L.N., M.E. Platell, F.J. Valesini & I.C. Potter. 2002. Comparisons between the influence of habitat type, season and body size on the dietary compositions of fish species in nearshore marine waters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 278: 67-92.
- Sondotécnica/Eletronorte. 1999. Levantamento da infraestrutura das colônias de pescadores sob a área de influência do APM Manso. Programa 08, Ictiofauna (relatório não publicado).
- SPSS Inc. 1998. SYSTAT version 9. www.systat.com.
- StatSoft, Inc. 2003. STATISTICA (data analysis software system), version 6. www.statsoft.com.
- Wainwright, P.C. & B.A. Richard. 1995. Predicting patterns of prey use from morphology of fishes. *Environmental Biology of Fishes* 44: 97-113.
- Ward-Campbell, B.M.S. & F.W.H. Beamish. 2005. Ontogenetic changes in morphology and diet in the snakehead, *Channa limbata*, a predatory fish in western Thailand. *Environmental Biology of Fishes* 72: 251-257.
- West, G.B., J.H. Brown & B.J. Enquist. 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science* 247: 122-126.
- Wieser, W. 1984. A distinction must be made between the ontogeny and phylogeny of metabolism in order to understand the mass exponent of energy metabolism. *Respiration Physiology* 56: 1-9.
- Winemiller, K.O. 1989. Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in the Venezuela ilanos. *Environmental Biology of Fishes* 26: 177-199.

- Winemiller, K.O. & L.C. Kelso-Winemiller. 2003. Food habits of tilapia cichlids of the Upper Zambezi River and floodplains during the descending phase of the hydrological cycle. *Journal of Fish Biology* 63: 120-128.
- Xue, Y., X. Jin, B. Zhang & Z. Liang. 2005. Seasonal, diel and ontogenetic variation in feeding patterns of small yellow croaker in the central Yellow Sea. *Journal of Fish Biology* 67: 33-50.