

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE
AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS

MIRIAM SANTIN

**Ontogenia e seletividade alimentar de larvas e juvenis de três espécies de peixes
Neotropicais de diferentes categorias tróficas**

Maringá
2012

MIRIAM SANTIN

**Ontogenia e seletividade alimentar de larvas e juvenis de três espécies de peixes
Neotropicais de diferentes categorias tróficas**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ciências Ambientais.

Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Andréa Bialetzki

Maringá
2012

"Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)"
(Biblioteca Setorial - UEM. Nupélia, Maringá, PR, Brasil)

S235o Santin, Miriam, 1974-
Ontogenia e seletividade alimentar de larvas e juvenis de três espécies de peixes Neotropicais de diferentes categorias tróficas / Miriam Santin. -- Maringá, 2012.
62 f. : il.

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2012.
Orientadora: Prof.^a Dr.^a Andréa Bialetzki.

1. Ictioplâncton - Metamorfose - Alimentação (Zooplâncton) - Paraná, Rio, Bacia. 2. Peixes neotropicais - Larvas e juvenis - Seletividade - Alimentação (Zooplâncton) - Paraná, Rio, Bacia. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 22. ed. -571.8761709816
NBR/CIP - 12899 AACR/2

MIRIAM SANTIN

**Ontogenia e seletividade alimentar de larvas e juvenis de três espécies de peixes
Neotropicais de diferentes categorias tróficas**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof.^a Dr.^a Andréa Bialezki
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof.^a Dr.^a Erica Pellegrini Caramasch
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Prof.^a Dr.^a Roseline Luciana Delariva
Universidade Estadual do Oeste do Paraná

Prof.^a Dr. William Severi
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Dr.^a Rosemara Fugi
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Aprovada em: 03 de fevereiro de 2012.

Local de defesa: Anfiteatro Prof. “Keshiyu Nakatani”, Nupélia, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

Dedico este trabalho a todos
aqueles que contribuíram para
sua realização.

AGRADECIMENTOS

A Deus pelo dom da vida.

A Prof^a. Dr^a. Andréa Bialezki, pela orientação, incentivo, paciência, confiança e principalmente a amizade prestada em todos os momentos da realização deste trabalho.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais pela oportunidade de realização do Curso de Doutorado.

Ao CNPq pela concessão da bolsa de Doutorado e apoio financeiro através dos programas PELD e Apoio à Pesquisa (Processos 476162/2004-1 e 485159/2007-4).

A CAPES pelo apoio financeiro.

Ao Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia/ UEM), pelo apoio logístico.

A Maria Salete e João Fábio pela ajuda e atenção na confecção do manuscrito e na pesquisa bibliográfica.

Aos professores da Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, pelo exemplo de profissionalismo e dedicação.

Em especial a Tática Leika Taguti pela ajuda nas análises, na confecção de desenhos, pelo companheirismo e amizade prestada em todos os momentos.

Aos amigos de Laboratório pelo companheirismo e apoio na realização do trabalho.

Aos funcionários e amigos Valmir Alves Teixeira, Sebastião Rodrigues e Alfredo Soares da Silva pela coleta do material em campo.

Ao desenhista Jaime Luiz Lopes Pereira pela confecção do mapa.

Aos alunos, estagiários e professores do Laboratório de Ecologia de Zooplâncton pelo auxílio na identificação dos organismos zooplantônicos.

Ontogenia e seletividade alimentar de larvas e juvenis de três espécies de peixes Neotropicais de diferentes categorias tróficas

RESUMO

Este trabalho teve como objetivo estudar a ontogenia e a seletividade alimentar de larvas e juvenis de peixes de diferentes guildas tróficas (*Catathyridium jenynsii*, *Pyrrhulina australis* e *Hoplosternum littorale*). Para a análise da ontogenia foram considerados os indivíduos amostrados no canal principal do rio Ivinhema, na lagoa dos Patos e na lagoa do Finado Raimundo, MS e para a seletividade foram consideradas somente as amostras realizadas nas lagoas. As amostragens foram realizadas entre os meses de outubro a março dos anos de 2005 a 2009. Concomitantemente às amostragens de ictioplâncton foram colhidas amostras de zooplâncton. Após as coletas as amostras foram triadas e as larvas e juvenis identificados, medidos quanto ao seu comprimento padrão, comprimento da cabeça, maxila superior e os indivíduos agrupados em estágios de desenvolvimento. O zooplâncton foi identificado e quantificado. As mudanças no desenvolvimento do trato digestório foram descritas em relação à posição da boca e a morfologia do tubo digestório. A análise da dieta foi realizada utilizando os métodos de Frequência de Ocorrência e Numérica. Analisou-se também a estratégia alimentar, a amplitude da dieta e as alterações inter e intraespecífica da dieta através da Análise Discriminante. Para testar a relação entre o tamanho da boca e comprimento da cabeça entre as espécies utilizou-se a Análise de Covariância (ANCOVA) e para cada espécie, aplicou-se o teste de Regressão Linear. As diferenças na dieta e as variações destas em relação ao tamanho da boca intra e interespecífica foi avaliada através do Procedimento de Permutação Multi-resposta. A existência de itens que funcionam como indicadores da dieta entre as espécies foi avaliada através da Análise de Espécies Indicadoras e para avaliar a escolha da presa na comunidade zooplânctônica foram obtidos os valores de seletividade. No período larval *Catathyridium jenynsii* foi zooplânctívora e insetívora nos juvenis, *P. australis* oscilou entre insetos e zooplâncton no período larval e foi insetívora nos juvenis, enquanto *H. littorale* foi zooplânctívora durante todo o desenvolvimento inicial. Somente *C. jenynsii* apresentou estratégia alimentar especialista, sendo que as demais tiveram diferenças intraespecíficas da dieta. Durante o desenvolvimento larval de *C. jenynsii* a amplitude de nicho manteve-se a mesma e nos juvenis diminuiu. Para as demais espécies houve aumento dos valores de amplitude de nicho. Para *C. jenynsii* o aumento do tamanho dos itens consumidos relaciona-se ao aumento da boca durante o desenvolvimento, enquanto para *P. australis* e *H. littorale* houve variação dos tamanhos dos itens ingeridos. A composição da dieta variou inter e intraespecificamente. Os itens indicadores da dieta encontrados em *C. jenynsii* foram Cladocera e Calanoida e para *H. littorale* foram *Alona* sp., Chydoridae, *Chydorus nitidulus*, *Daphnia gessneri*, *Diaphanosoma birgei* e Calanoida, enquanto para *P. australis* não foi registrada nenhuma espécie indicadora. Os itens abundantes no meio foram Rotifera, seguido de Cladocera e Copepoda. As larvas de *C. jenynsii* e *P. australis* selecionaram principalmente Cladocera enquanto os juvenis, Copepoda. Para *H. littorale* houve seleção de *Moina minuta* e *Plationus* sp nos estágios de flexão e pós-flexão. Assim pode-se concluir que a posição da boca e a morfologia do tubo digestório influenciam a dieta e o hábito alimentar sendo este adquirido ainda nos estágios larvais. O zooplâncton tem a maior contribuição na dieta das larvas de peixes, no entanto, outros itens alimentares podem ser utilizados. As espécies se diferenciam intra e interespecificamente em relação à dieta. A seleção do alimento é influenciada pelo tamanho da boca, enquanto que a abundância do alimento influencia, individualmente, as espécies e estágios de desenvolvimento. Alguns itens funcionam como indicadores da dieta das espécies, onde as diferenças morfológicas da boca determinam a variação dos tipos e dos tamanhos de presas. Os indivíduos podem selecionar o alimento ou aproveitar a abundância no meio. Para isto depende também da capacidade de natação e acuidade visual, o que influencia na captura e ingestão do alimento.

Palavras-chave: Ictioplâncton. Dieta. Zooplâncton. Seletividade. Larvas e juvenis de peixes.

Ontogeny and feeding selectivity of larvae and juveniles of three species of Neotropical fishes of different trophic

ABSTRACT

This work aimed to study the ontogeny and feeding selectivity of larval and juvenile fishes of different trophic guilds (*Catathyridium jenynsii*, *Pyrrhulina australis* and *Hoplosternum littorale*). For the analysis of ontogeny were considered individuals sampled in the main river channel Ivinhema, in Patos and Finado Raimundo lagoons, Mato Grosso do Sul, and selectivity were considered only samples taken in the lagoons. Samples were taken between the months October to March the years 2005 to 2009. Simultaneously to the ichthyoplankton samples were collected zooplankton. After collection the samples were screened and larvae and juveniles identified, measured for length standard, head length, upper jaw, and grouped into stages of development. Zooplankton was identified and quantified. Changes in the development of digestive tract have been described in relation to the position of the mouth and the morphology of the tube. The diet analysis was performed using the methods Occurrence and Numerical of Frequency. It was also analyzed feeding strategy, the amplitude changes of diet and intra and interspecific diet by Discriminant Analysis. To test the relationship between the size of the mouth and head length between species, we used Analysis of Covariance (ANCOVA) and each species, we applied the Linear Regression test. The differences in diet and these variations in the size of intra and interspecific mouth was assessed using the Multi-response Permutation Procedure. The existence of items that serve as diet of indicators among species was assessed by Indicator Species of Analysis and to assess the choice of prey on zooplankton community values were obtained selectivity. *C. jenynsii* was zooplanktivore during larval and juvenile fish in insectivore, *P. australis* ranged from insects and zooplankton during the larval and juvenile was insectivorous, while *H. littorale* was zooplanktivore during the early development. Only *C. jenynsii* presented food strategy specialist, while the others were intraspecific differences in diet. During the larval development of *C. jenynsii* niche amplitude remained the same and decreased in juveniles. For the other species increased values of niche breadth. To *C. jenynsii* increasing the size of the items consumed relates to increase the mouth during development, for *P. australis* and *H. littorale* was no variation of the sizes of the items taken. The composition of the diet varied intra and interspecific. The indicators of dietary items found in *C. jenynsii* were Cladocera and Calanoida and *H. littorale* were *Alona* sp., Chydoridae, *Chydorus nitidulus*, *Daphnia gessneri*, *Diaphanosoma birgei* and Calanoid, for *P. australis* was not registered any indicator species. Items Rotifera were abundant in the middle, followed by Cladocera and Copepoda. The *C. jenynsii* and *P. australis* larvae selected while the juveniles mainly Cladocera, Copepoda. For *H. littorale* was selection of *Moina minuta* and *Plationus* sp. in the stages of flexion and post-flexion. Thus we can conclude that the position of the mouth and digestive tract morphology and diet influence eating habits and this is yet acquired in the larval stages. Zooplankton has the largest contribution to the diet of fish larvae, however, other food items may be used. The species differ in intra and interspecific relation to diet. The choice of food is influenced by the size of the mouth, while the abundance of food influence individually the species and stage of development. Some items serve as indicators of the diet of the species, where morphological differences of the mouth determine the variation of types and sizes of prey. Individuals can select the food or enjoy the abundance in the middle. For this also depends on the swimming ability and visual acuity, which influences the capture and ingestion of food.

Keywords: Ichthyoplankton. Diet. Zooplankton. Selectivity. Larvae and juvenile fish.

Tese elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica, *Freshwater Biology* e *Journal of Tropical Ecology*. Disponível em: <http://www.blackwell-ynergy.com/loi/fw> e <http://journals.cambridge.org/action/displayJournal?jid=TRO>

SUMÁRIO

1 ONTOGENIA ALIMENTAR DE LARVAS E JUVENIS DE TRÊS ESPÉCIES DE PEIXES NEOTROPICAIS DE DIFERENTES CATEGORIAS TRÓFICAS

| | | |
|------------|---------------------------------------|-----------|
| 1.1 | Introdução..... | 11 |
| 1.2 | Métodos..... | 12 |
| 1.2.1 | Área de estudo..... | 12 |
| 1.2.2 | Coleta e análises de laboratório..... | 13 |
| 1.2.3 | Análise dos dados..... | 14 |
| 1.3 | Resultados..... | 16 |
| 1.4 | Discussão..... | 33 |
| 1.5 | Conclusão..... | 37 |
| | Referências | 37 |

2 SELETIVIDADE ALIMENTAR DE LARVAS E JUVENIS DE TRÊS ESPÉCIES DE PEIXES NEOTROPICAIS DE DIFERENTES CATEGORIAS TRÓFICAS

| | | |
|------------|---------------------------------------|-----------|
| 2.1 | Introdução..... | 44 |
| 2.2 | Métodos..... | 45 |
| 2.2.1 | Área de Estudo..... | 45 |
| 2.2.2 | Coleta e Análises de Laboratório..... | 46 |
| 2.2.3 | Análise dos Dados..... | 48 |
| 2.3 | Resultados..... | 48 |
| 2.4 | Discussão..... | 56 |
| 2.5 | Conclusão..... | 60 |
| | Referências | 60 |
| 3 | CONSIDERAÇÕES FINAIS..... | 62 |

**1 ONTOGENIA ALIMENTAR DE LARVAS E JUVENIS DE TRÊS
ESPÉCIES DE PEIXES NEOTROPICAIS DE DIFERENTES
CATEGORIAS TRÓFICAS**

RESUMO

Com o objetivo de investigar a ontogenia alimentar de peixes pertencentes a diferentes guildas tróficas foram estudados alguns aspectos da alimentação de larvas e juvenis de *Catathyridium jenynsii*, *Pyrrhulina australis* e *Hoplosternum littorale*. O material foi obtido no canal principal do rio Ivinhema, na lagoa dos Patos e na lagoa do Finado Raimundo, Estado do Mato Grosso do Sul, Brasil, entre os meses de outubro a março de 2005 a 2009. Após as coletas com redes de plâncton, as amostras foram triadas e as larvas capturadas, identificadas, medidas quanto ao seu comprimento padrão e agrupadas em estágios de desenvolvimento. As mudanças no desenvolvimento do trato digestório foram descritas em relação à posição da boca e a morfologia do tubo digestório. A análise da dieta foi realizada utilizando os métodos de Frequência de Ocorrência e Numérica. Analisou-se também a estratégia alimentar, a amplitude da dieta e as alterações inter e intraespecífica da dieta através da análise discriminante. Com relação à morfologia do trato digestório, todas as espécies apresentaram boca terminal em todos os estágios, com exceção de *H. littorale* no estágio de pré-flexão, que apresentou boca subterminal. Todas as espécies apresentam o tubo digestório formado por estômago e intestino, sendo que o último variou de tamanho entre espécies e estágios, podendo apresentar dobras. Em relação à dieta, *C. jenynsii* teve dieta zooplânctívora no período larval e insetívora nos juvenis, *P. australis* oscilou entre insetos e zooplâncton no período larval e insetívora nos juvenis, enquanto *H. littorale* foi zooplânctívora durante todo o desenvolvimento inicial. Somente *C. jenynsii* apresentou estratégia alimentar especialista, sendo que as demais tiveram diferenças intraespecíficas na dieta. Durante o desenvolvimento larval de *C. jenynsii* a amplitude de nicho manteve-se a mesma e nos juvenis foi menor. Para as demais espécies houve aumento dos valores de amplitude de nicho, exceto em *C. jenynsii*. As espécies se diferenciam em relação a dieta. Assim pode-se concluir que a posição da boca e a morfologia do tubo digestório influenciam a dieta e o hábito alimentar sendo este adquirido ainda nos estágios larvais. O zooplâncton tem a maior contribuição na dieta das larvas de peixes. Peixes adultos de diferentes guildas tróficas consomem o mesmo alimento quando larvas. Inicialmente os peixes não apresentam uma estratégia alimentar bem definida e incompleta segregação de nicho alimentar.

Palavras-chave: Planície de inundação. Dieta. Estratégia alimentar. Amplitude de nicho.

1.1 Introdução

As limitações alimentares durante os primeiros estágios de vida têm sido consideradas o fator primário para a sobrevivência das larvas de peixes (Quist *et al.*, 2004). Inicialmente, estas apresentam tamanho reduzido, pouca habilidade natatória e aparelho digestório rudimentar, ou seja, após a eclosão estes indivíduos são totalmente dependentes de uma fonte adequada de alimento que esteja disponível no meio (Zavala-Camin, 1996). No decorrer do seu desenvolvimento, ocorre um aumento da complexidade do mecanismo funcional de captura da presa, aprimoramento do sistema sensorial e maior diferenciação do intestino (Krebs & Turingan, 2003), aumentando as suas chances de sobrevivência no ambiente natural.

Segundo Gerking (1994), as estratégias alimentares apresentadas pelas larvas podem ser influenciadas por inúmeros fatores que interagem entre si, como o comportamento, a fisiologia, as condições ambientais e a morfologia, considerada o principal fator. As características morfológicas podem determinar a dieta de uma espécie, pois definem a maneira como esta explora o alimento e o que pode comer. Informações filogenéticas sobre um grupo de espécies podem identificar padrões de evolução de traços morfológicos e da dieta (Wootton, 1998), na medida em que tais características estão causalmente ligadas.

Com relação à alimentação, as larvas de peixes são “espécies distintas” quando comparadas com seus adultos, sendo sua ecologia alimentar vastamente diferente daquela praticada pela espécie durante a vida (Gerking, 1994). Ainda segundo este autor, dentre os recursos alimentares que as larvas encontram no meio, o zooplâncton é o mais importante, e a preferência alimentar varia entre o ambiente marinho e o dulcícola, ou seja, no primeiro há o predomínio do consumo de Copepoda e no segundo, de Cladocera e Rotifera.

A relação entre o início da alimentação exógena das larvas e a produção de plâncton no ambiente marinho é tão expressiva que Cushing (1990) postulou a Hipótese do Match/Mismatch, ou seja, a distribuição temporal e espacial do ictioplâncton está diretamente associada à proliferação de presas planctônicas, que consequentemente, influencia a sobrevivência da população das larvas de peixes. Por outro lado, em ambientes de água doce tropical pouco se conhece sobre os hábitos, exigências e adaptações alimentares das larvas (Santin *et al.*, 2005). Entre os trabalhos realizados podemos citar os de Rossi (1989, 1992, 2001); Leite & Araújo-Lima (2000, 2002); Ponton & Mérioux (2001); Nakatani *et al.* (2003 a e b); Santin *et al.* (2004); Santin *et al.* (2005); Makrakis *et al.* (2005); Borges *et al.* (2006) e Suiberto *et al.* (2009), que abordam principalmente, a ontogenia da dieta e do trato digestório de diferentes espécies em diversas bacias hidrográficas da região neotropical. Estes estudos

mostram que o zooplâncton é um importante recurso alimentar para os estágios iniciais de desenvolvimento dos peixes, porém, revelam também que vários outros recursos são explorados pelos organismos diferindo do padrão de alimentação sugerido por Gerking (1994).

Neste contexto, a proposta deste estudo é investigar a ontogenia alimentar de peixes pertencentes a diferentes guildas tróficas, buscando responder as seguintes perguntas: As limitações morfológicas podem influenciar a dieta e o hábito alimentar durante o desenvolvimento inicial das espécies? O hábito alimentar é adquirido ainda nas primeiras fases de desenvolvimento? Qual a contribuição dos organismos zooplanctônicos para a alimentação dos peixes durante seu desenvolvimento inicial? Espécies pertencentes a diferentes guildas tróficas consomem os mesmos itens alimentares durante o seu desenvolvimento inicial?

1.2 Métodos

1.2.1 Área de estudo

As coletas foram realizadas no rio Ivinhema, um dos principais afluentes da margem direita do rio Paraná, com área de 38.200 km² (Figura 1). Neste ambiente foram distribuídas três estações de amostragens, sendo uma no canal principal do rio – IVI (22°48'00"S; 53°32'00"O); uma na lagoa dos Patos - LPA (22°49'22"S; 53°33'10"), situada na margem esquerda e, outra na lagoa do Finado Raimundo - LFR (22°47'40"S; 53°32'14"), situada na margem direita do rio, sendo ambas permanentemente conectadas ao rio.

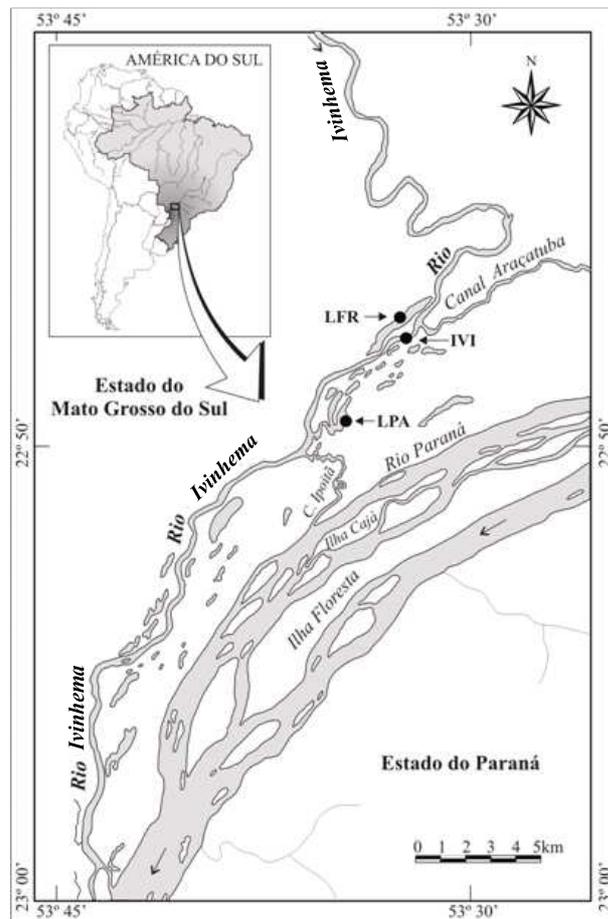


Figura 1. Localização da área de amostragem.

1.2.2 Coletas e análises de laboratório

As coletas foram realizadas entre os meses de outubro a março dos anos de 2005, 2006, 2007, 2008 e 2009 utilizando-se redes de plâncton do tipo cônico-cilíndricas, com malha 0,5 mm. Para a captura de juvenis foi utilizado um “peneirão” de 1,5 x 1,0 m, confeccionado em malha de 0,5 mm, o qual amostrou a vegetação aquática marginal das estações. Após a coleta as amostras foram acondicionadas em frascos de polietileno e fixadas em formol 4%, tamponado com carbonato de cálcio.

Em laboratório, as amostras foram triadas e as larvas e juvenis separados do restante do material sob microscópio estereoscópico, utilizando-se placa do tipo Bogorov. Posteriormente, os exemplares foram identificados seguindo a técnica de sequência de desenvolvimento proposta por Ahlstrom & Moser (1976) e segundo Nakatani *et al.* (2001).

Para responder as questões proposta neste trabalho foram utilizadas larvas e juvenis de diferentes espécies, sendo que os critérios considerados para a escolha destas foram: a existência de no mínimo 50 indivíduos por espécie, a presença de larvas em diferentes estágios

de desenvolvimento e também de juvenis, e adultos da espécie pertencentes a diferentes guildas tróficas. Dentre as espécies coletadas somente três apresentaram os critérios estabelecidos: *Catathyridium jenynsii* (Günther, 1862) (piscívoro; Hahn, Fugi & Andrian, 2004), *Pyrrhulina australis* Eigenmann & Kennedy, 1903 (insetívoro; Bulla, Gomes & Agostinho, 2005 ou algívoro, Casatti, 2004) e *Hoplosternum littorale* (Hancock, 1828) (invertívoro; Hahn, Fugi & Andrian, 2004). Estas foram separadas de acordo com o grau de desenvolvimento, em períodos larval (estágios de pré-flexão, flexão e pós-flexão) e juvenil (Ahlstrom & Ball, 1954; modificado por Nakatani *et al.*, 2001).

Para verificar o desenvolvimento ontogênico do trato digestório, as mudanças foram descritas em relação à posição da boca e a morfologia do tubo digestório, em larvas e juvenis que melhor representassem estas modificações. As ilustrações foram realizadas em mesa digitalizadora e software CS3 Photoshop.

Para a caracterização da dieta foram consideradas as diferentes fases do desenvolvimento nos quais os indivíduos se encontravam (pré-flexão, flexão, pós-flexão e juvenil). Assim, para *C. jenynsii* foram analisadas 17 larvas em pré-flexão (2,10 a 4,00 mm); 21 larvas em flexão (4,10 a 4,60 mm); 11 larvas em pós-flexão (4,80 a 5,90 mm) e 4 juvenis (7,9 a 14,5 mm). Para *P. australis* foram analisadas 26 larvas em pré-flexão (3,10 a 4,30 mm); 3 larvas em flexão (6,30 a 8,00 mm); 28 larvas em pós-flexão (8,90 a 14,00 mm) e 20 juvenis (14,3 a 18,2 mm), enquanto para *H. littorale* foram analisadas 24 larvas em pré-flexão (4,58 a 5,30 mm); 67 larvas em flexão (5,70 a 6,50 mm); 71 larvas em pós-flexão (6,58 a 12,60 mm) e 8 juvenis (12,83 a 19,59 mm).

Nas larvas em pré-flexão e flexão foi analisado todo o conteúdo do tubo digestório, enquanto que naquelas em pós-flexão e nos juvenis foram analisados apenas o estômago e os dois terços anteriores do intestino, devido ao alto grau de digestão dos itens alimentares na porção final (Makrakis *et al.*, 2008). Na análise dos conteúdos, os itens foram analisados sob microscópio estereoscópico e óptico, e identificados ao menor nível taxonômico possível, de acordo com Needham & Needham para organismos de água doce (1982); Thorp & Covich (1991) para invertebrados de água doce e Elmoor-Loureiro (1997) para cladóceros.

1.2.3 Análise dos dados

Para a análise da dieta foram determinadas para cada espécie a Frequência de Ocorrência (FO% = porcentagem de determinado alimento em relação ao número total de estômagos com alimento) e a Frequência Numérica (FN%=número total de cada item

alimentar, obtendo-se a porcentagem em relação ao número total de itens) (Hynes, 1950; Hyslop, 1980). Posteriormente, para verificar a importância de cada item alimentar para a dieta das espécies ao longo de seu desenvolvimento, estes foram agrupados em categorias (Cladocera, Copepoda, Rotifera, Insecta e Outros (Conchostraca, Nematoda, Arachnida e larvas de peixes)).

A estratégia alimentar de cada espécie foi analisada por meio do Método Gráfico de Amundsen, Gabler & Staldvik (1996) modificado de Costello (1990), o qual utiliza a relação entre a Abundância Específica (Amundsen, Gabler & Staldvik, 1996) (porcentagem de uma presa específica compreendida entre todos os itens alimentares consumidos por somente aqueles predadores em que a atual presa ocorre) e a Frequência de Ocorrência. Para o cálculo da Abundância Específica foi utilizado o número de itens alimentares através da seguinte equação:

$$SA_i = \frac{\sum N_i}{\sum N_{Ti}} \times 100$$

onde:

SA_i = abundância de um item específico;

$\sum N_i$ = somatória do item i no conteúdo estomacal;

$\sum N_{Ti}$ = somatória dos itens alimentares de todos os estômagos que continham o item i .

A amplitude do nicho alimentar também foi calculada usando o Índice de Levins (Levins, 1968), através da seguinte fórmula:

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

onde:

B = medida de largura de nicho de Levins;

P_i = Proporção de indivíduos que utilizaram o recurso do tipo i , o qual corresponde um dos estágios de desenvolvimento.

Para verificar se ocorrem alterações inter e intraespecíficas (nos diferentes estágios) na dieta, bem como evidenciar quais itens alimentares são mais importantes para discriminar as espécies e seus estágios de desenvolvimento, foi realizada uma análise discriminante usando o pacote Statistica versão 7.0.

1.3 Resultados

Catathyridium jenynsii

Durante todo o desenvolvimento inicial de *C. jenynsii* a boca manteve-se em posição terminal (Figura 2a-d). Na maxila superior é possível visualizar algumas papilas sensitivas que no estágio de pós-flexão encontram-se bem desenvolvidas (Figura 2c). O estômago e o intestino são diferenciados desde o estágio de pré-flexão (3,50 mm). Não há mudança na conformação destes órgãos à medida que as larvas se desenvolvem (Figuras 2a-d), nem mesmo no estágio juvenil (Figura 2d).

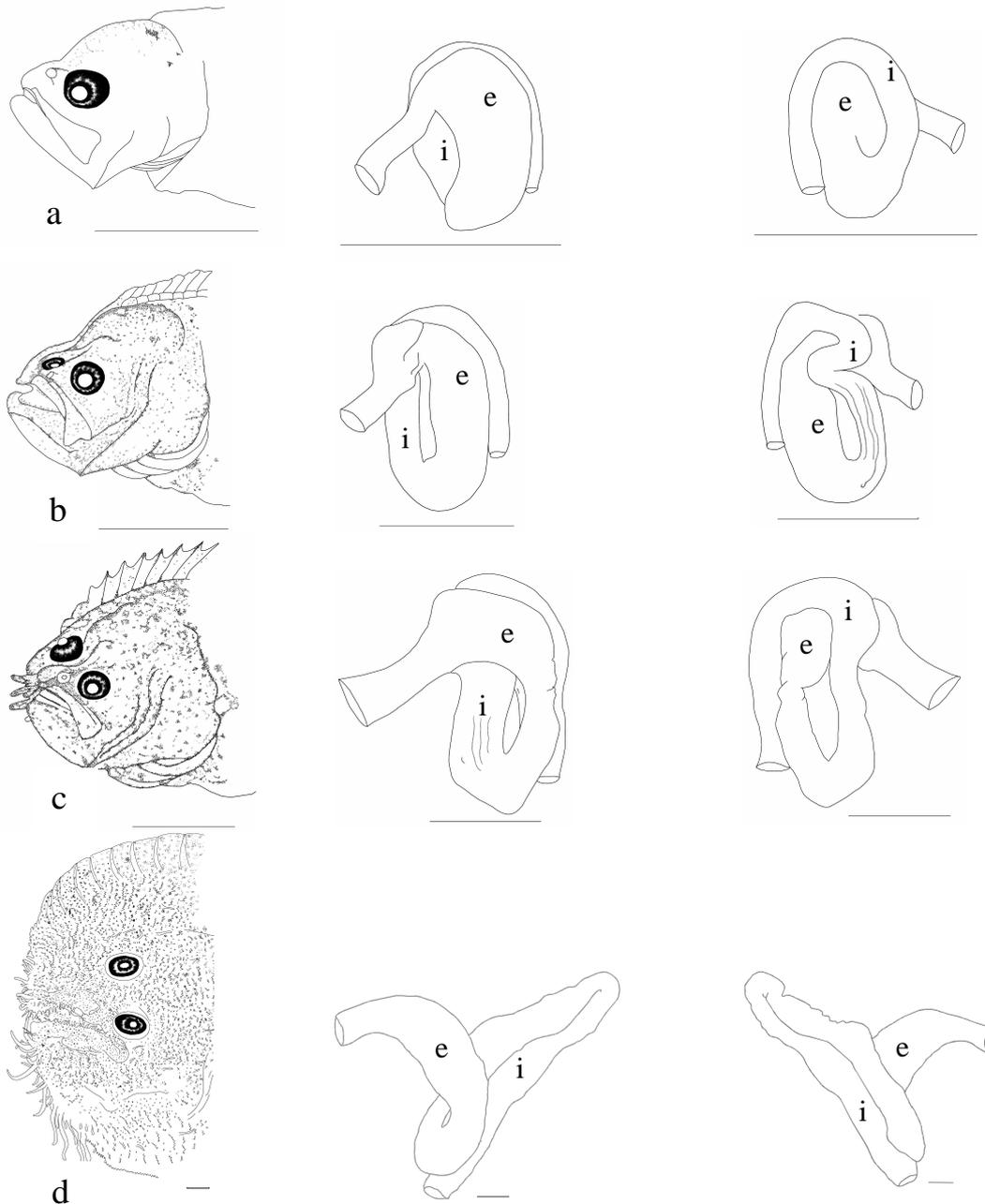


Figura 2. Desenvolvimento ontogênico da boca e do tubo digestório (a-d) (vista das faces laterais, direita e esquerda) de *Catathyridium* capturadas nas lagoas dos Patos e Finado Raimundo, rio Ivinhema, MS, no período de outubro a março de 2005 a 2009. (a=pré-flexão, 3,50 mm CP; b=flexão, 4,90 mm CP; c=pós-flexão, 5,20 mm CP; d=juvenil; 14,00 mm CP; e=estômago; i=intestino; Escala=1 mm).

Do total de 53 indivíduos analisados, 18 não apresentavam alimento no tubo digestório. A dieta inicial de *C. jenynsii* foi composta principalmente por Cladocera, Copepoda e larvas de Chironomidae (Tabela 1). No estágio de pré-flexão *Bosmina hagdmani* e Cladocera foram os principais itens consumidos, enquanto em flexão e pós-flexão Calanoida e *B. hagdmani*, predominaram na dieta. Nos juvenis foram consumidos principalmente Calanoida e larvas de Chironomidae. As larvas em pós-flexão e os juvenis consumiram um número menor de itens, sendo que na dieta dos juvenis os itens apresentavam maior tamanho em relação aos os consumidos pelos indivíduos dos estágios anteriores.

Tabela 1. Frequência de Ocorrência (FO%) e Frequência Numérica (FN%) dos itens encontrados nos tubos digestórios de larvas e juvenis de *Catathyridium* capturadas nas lagoas dos Patos e Finado Raimundo, rio Ivinhema, MS, no período de outubro a março de 2005 a 2009.

| Itens alimentares | Pré-flexão (n =17) | | Flexão (n =21) | | Pós-flexão (n =11) | | Juvenil (n =4) | |
|----------------------------|-----------------------|-------|-------------------|-------|-----------------------|-------|-------------------|-------|
| | FO% | FN% | FO% | FN% | FO% | FN% | FO% | FN% |
| Crustacea | | | | | | | | |
| Cladocera | | | | | | | | |
| <i>Diaphanosoma</i> sp. | 28,57 | 11,11 | 7,14 | 3,22 | | | | |
| <i>Bosmina hagdmani</i> | 57,14 | 33,33 | 42,85 | 25,80 | 44,44 | 84,05 | | |
| <i>Moina minuta</i> | 14,28 | 5,55 | 14,28 | 25,80 | 11,11 | 1,44 | | |
| <i>Daphnia</i> sp. | | | 7,14 | 9,67 | | | | |
| Cladocera não identificado | 42,85 | 33,33 | | | | | | |
| Copepoda | | | | | | | | |
| Calanoida | 14,28 | 16,66 | 64,28 | 35,48 | 55,55 | 14,49 | 100,00 | 53,33 |
| Cyclopoida | | | | | | | 25,00 | 6,66 |
| Insecta | | | | | | | | |
| Chironomidae (larva) | | | | | | | 100,00 | 40,00 |

Agrupando os itens em categorias, observa-se que Cladocera predominou nos três primeiros estágios de desenvolvimento, seguido do grupo Calanoida. Já na dieta dos juvenis é possível verificar o predomínio de Copepoda e também de Insecta (Figura 3).

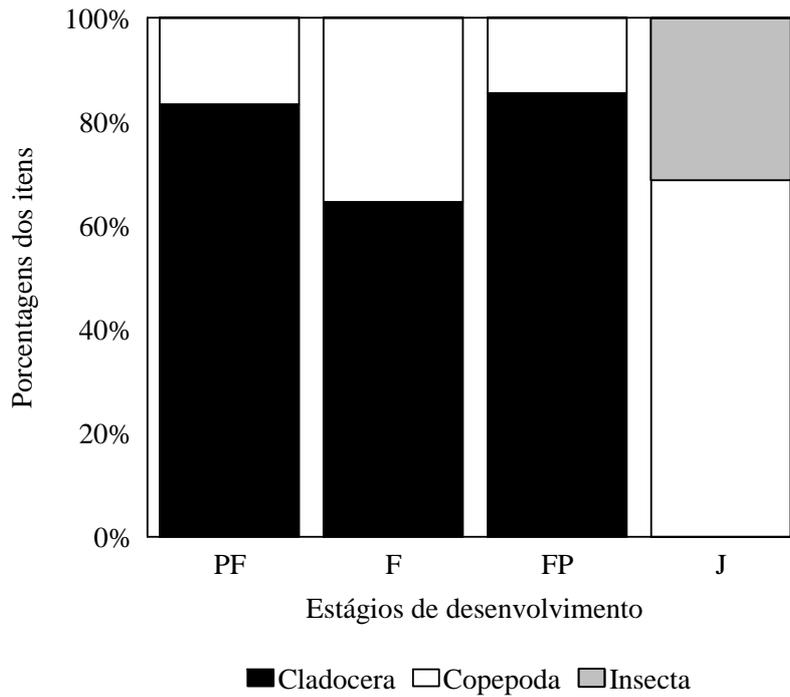


Figura 3. Frequência dos itens consumidos por larvas e juvenis de *Catathyridium jenynsii* capturadas nas lagoas dos Patos e Finado Raimundo, rio Ivinhema, MS, no período de outubro a março de 2005 a 2009. (PF=pré-flexão; FL=flexão; FP=pós-flexão e J=juvenis).

Durante o desenvolvimento inicial de *C. jenynsii* observa-se uma tendência à especialização, pois apenas alguns itens apresentaram altos valores para a frequência de ocorrência e a abundância específica. Nas larvas em pré-flexão e flexão verifica-se um número maior de itens consumidos em relação aos estágios posteriores (Figura 4).

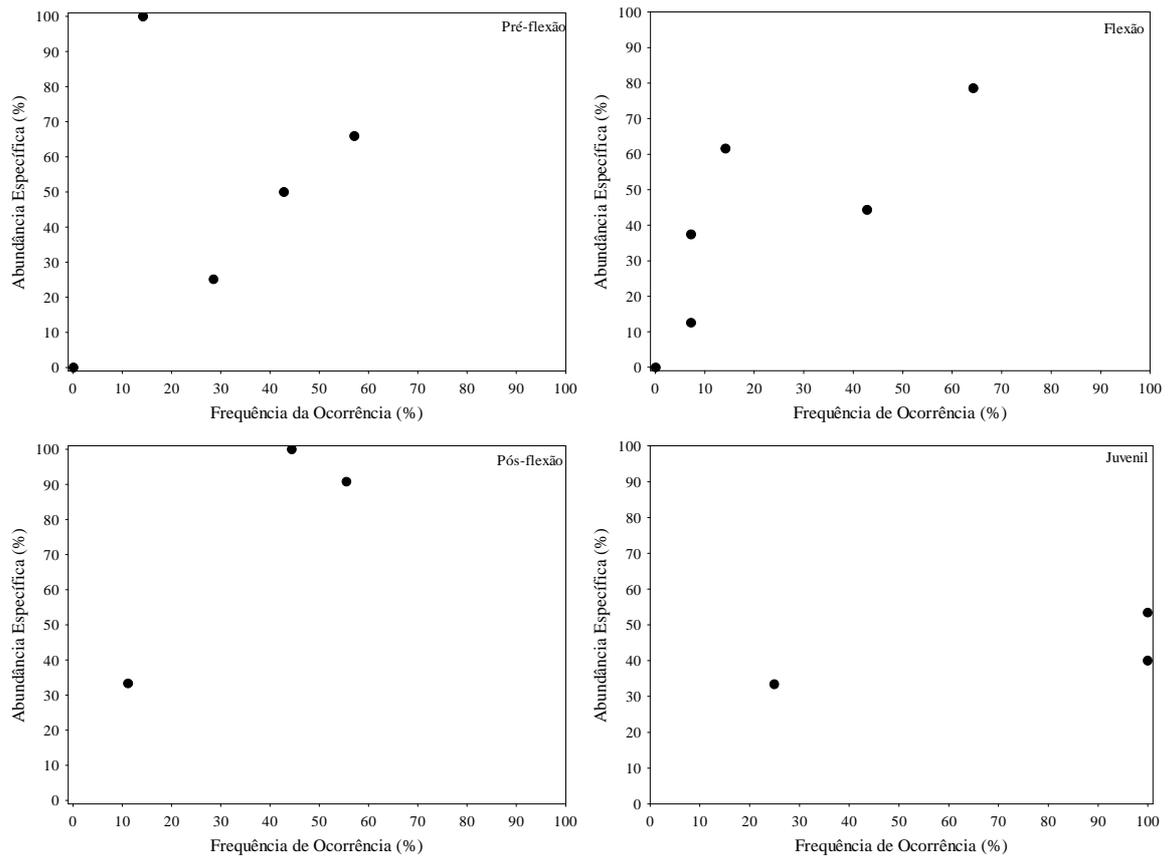


Figura 4. Abundância Específica e Frequência de Ocorrência dos itens consumidos por larvas e juvenis de *Catathyridium* capturadas nas lagoas dos Patos e Finado Raimundo, rio Ivinhema, MS, no período de outubro a março de 2005 a 2009.

Com relação ao nicho trófico, verifica-se que a amplitude mantém-se a mesma para os três estágios larvais analisados, sendo o valor de $B = 3,71$. Para os juvenis houve um decréscimo nesta amplitude ($B=2,20$) (Figura 5).

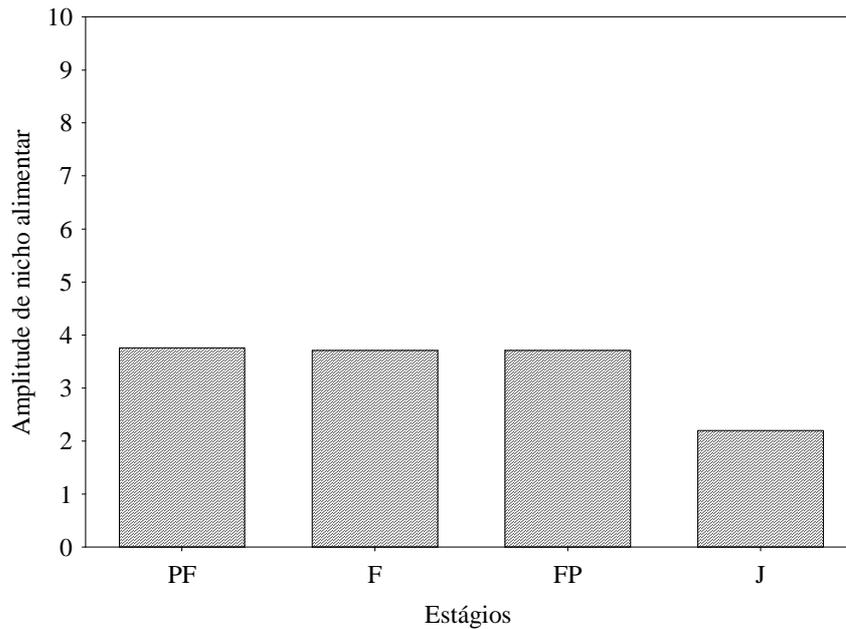


Figura 5. Amplitude de nicho alimentar observado durante o desenvolvimento inicial de *Catathyridium jenynsii* capturadas nas lagoas dos Patos e Finado Raimundo, rio Ivinhema, MS, no período de outubro a março de 2005 a 2009. (PF=pré-flexão, F=flexão, FP=pós-flexão e J=juvenil).

Pyrrhulina australis

Para *P. australis* verifica-se que a boca manteve-se terminal durante todo o desenvolvimento inicial (Figura 6a-d). O tubo digestório nos estágios de pré-flexão e flexão permaneceu retilíneo, enquanto o estômago e o intestino ainda não se encontram diferenciados (Figura 6a-b). A diferenciação pode ser verificada apenas nas larvas em pós-flexão, que também apresentaram o desenvolvimento de cecos pilóricos (Figura 6c). Nos juvenis é possível verificar estômago diferenciado, assim como o intestino, que se encontra dobrado e com cecos pilóricos mais desenvolvidos (Figura 6d).

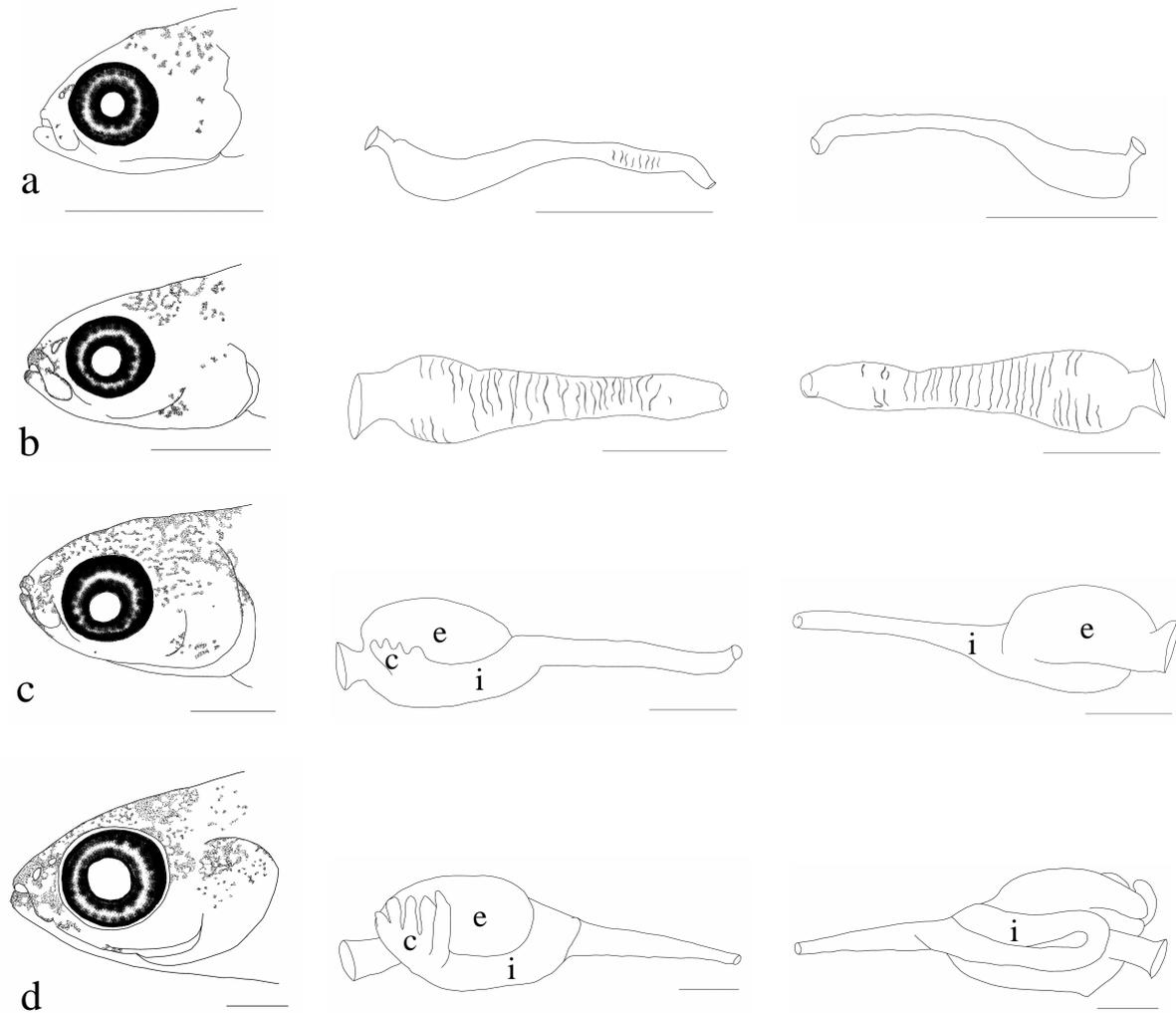


Figura 6. Desenvolvimento ontogênico da boca e do tubo digestório (a-d) (vista das faces laterais, direita e esquerda) de *Pyrrhulina australis* (a=pré-flexão, 4,50 mm CP; b=flexão, 6,60 mm CP; c=pós-flexão, 10,00 mm CP; d=juvenil, 15,00 mm CP). (e=estômago, i=intestino e c=cecos pilóricos. Escala=1 mm).

As larvas e juvenis de *P. australis* apresentaram dieta composta por Cladocera, Copepoda, Rotifera, Insetos (larvas, pupa e adultos), Conchostraca, Nematoda e Aracnida (Tabela 2). Nas larvas em pré-flexão todos os tubos digestórios analisados encontravam-se vazios. Naquelas em estágio de flexão, Conchostraca e *Lecane bulla* foram os principais itens ingeridos, enquanto naquelas em pós-flexão houve a predominância de *L. bulla*, Nematoda, Conchostraca e Calanoida. Os juvenis consumiram principalmente *L. bulla*, larvas de Chironomidae e pupa de Diptera. Para as larvas em pós-flexão e juvenis houve aumento do número de itens consumidos.

Tabela 2. Frequência de Ocorrência (FO%) e Frequência Numérica (FN%) dos itens encontrados nos tubos digestórios de larvas e juvenis de *Pyrrhulina australis* capturadas nas lagoas dos Patos e Finado Raimundo, rio Ivinhema, MS, no período de outubro a março de 2005 a 2009.

| Itens Alimentares | Estágios | | | | | | | |
|-------------------------|-----------------------|-----|------------------|-------|-----------------------|-------|--------------------|-------|
| | Pré-flexão (n =26) | | Flexão (n =3) | | Pós-flexão (n =28) | | Juvenil (n =20) | |
| | FO% | FN% | FO% | FN% | FO% | FN% | FO% | FN% |
| Rotifera | | | | | | | | |
| <i>Lecane bulla</i> | | | 50,00 | 22,91 | 64,00 | 20,58 | 66,66 | 20,00 |
| <i>Lecane</i> sp. | | | | | 16,00 | 7,35 | | |
| <i>Plationus</i> sp. | | | | | 8,00 | 1,47 | | |
| Crustacea | | | | | | | | |
| Cladocera | | | | | | | | |
| Sididae | | | | | | | 5,55 | 1,00 |
| <i>Bosmina hagmanni</i> | | | | | | | 5,55 | 1,00 |
| Moinidae | | | | | | | 5,55 | 1,00 |
| <i>Moina</i> sp. | | | | | | | 5,55 | 3,00 |
| Daphnidae | | | | | 4,00 | 0,73 | | |
| <i>Daphnia</i> sp. | | | | | | | 5,55 | 1,00 |
| <i>Iliocryptus</i> sp. | | | | | | 3,67 | | |
| <i>Alonella</i> sp. | | | 50,00 | 2,08 | 4,00 | 0,73 | | |
| <i>Chydorus</i> sp. | | | | | 28,00 | 5,88 | 22,22 | 4,00 |
| Conchostraca | | | 50,00 | 70,83 | 44,00 | 11,02 | 16,66 | 3,00 |
| Copepoda | | | | | | | | |
| Calanoida | | | 50,00 | 4,16 | 36,00 | 11,02 | 22,22 | 4,00 |
| Cyclopoida | | | | | 12,00 | 2,20 | | |
| Copepodito | | | | | 12,00 | 3,67 | 5,55 | 1,00 |
| Copepoda (não ident.) | | | | | 4,00 | 0,73 | 5,55 | 1,00 |
| Insecta | | | | | | | | |
| Inseto (adulto) | | | | | 8,00 | 1,47 | 27,77 | 9,00 |
| Chironomidae (larva) | | | | | 44,00 | 9,55 | 61,10 | 22,00 |
| Diptera | | | | | 16,00 | 2,93 | 66,53 | 22,00 |
| Chaoboridae (larva) | | | | | | | 5,55 | 1,00 |
| Odonata (larva) | | | | | | | 5,55 | 1,00 |
| Trichoptera (larva) | | | | | 8,00 | 1,47 | 5,55 | 1,00 |
| Ceratopogonidae | | | | | 8,00 | 2,20 | 5,55 | 1,00 |
| Nematoda | | | | | 20,00 | 13,23 | 11,11 | 2,00 |
| Arachnida | | | | | | | 5,55 | 1,00 |

Nas larvas de *P. australis* em flexão houve o predomínio de outros itens (Conchostraca), representando aproximadamente 70% dos itens consumidos (Figura 7). Em pós-flexão o item mais importante foi Cladocera seguido de Rotifera e Insecta. Nos juvenis as frequências de Cladocera e Insecta foram praticamente as mesmas, aproximadamente 20% (Figura 7).

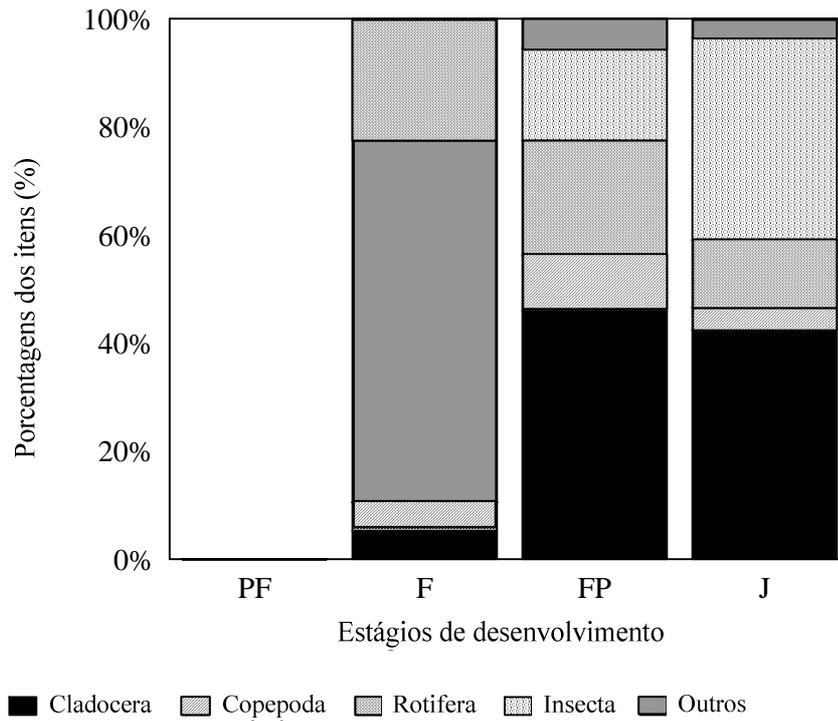


Figura 7. Freqüência dos itens consumidos por larvas e juvenis de *Pyrrhulina australis* capturadas nas lagoas dos Patos e Finado Raimundo, rio Ivinhema, MS, no período de outubro a março de 2005 a 2009. capturados nas lagoas do Finado Raimundo e Patos no período de outubro a março de 2005 a 2009. (PF=pré-flexão; FL=flexão; FP=pós-flexão e J=juvenis).

Para as larvas e juvenis de *P. australis* não foi possível observar uma estratégia alimentar, já que os indivíduos apresentam diferenças intraespecíficas quanto ao uso dos recursos alimentares (Figura 8).

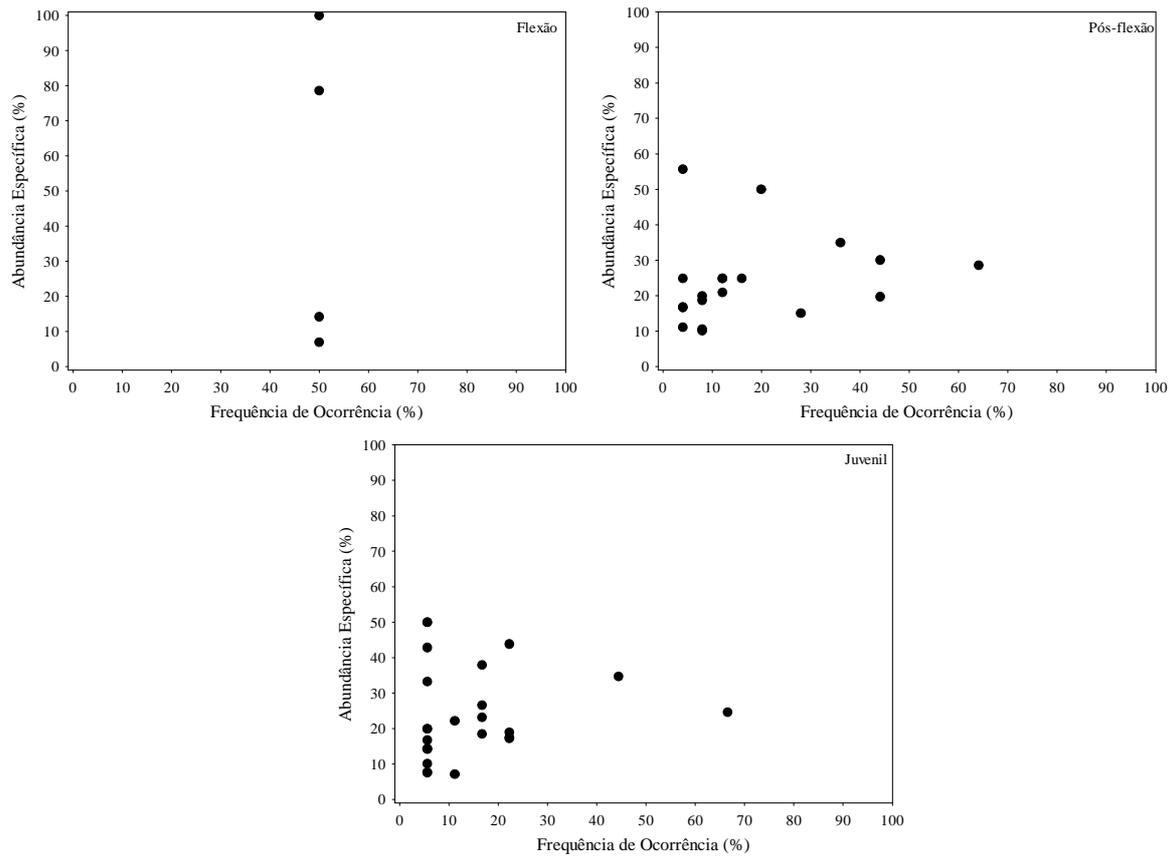


Figura 8. Abundância Específica e Frequência de Ocorrência dos itens consumidos por larvas e juvenis de *Pyrrhulina australis australis* capturadas nas lagoas dos Patos e Finado Raimundo, rio Ivinhema, MS, no período de outubro a março de 2005 a 2009.

A análise da amplitude de nicho realizada para larvas e juvenis de *P. australis* revelou um aumento durante o desenvolvimento inicial. Os valores de B passaram de 1,8 em larvas em flexão para 10 nos juvenis (Figura 9).

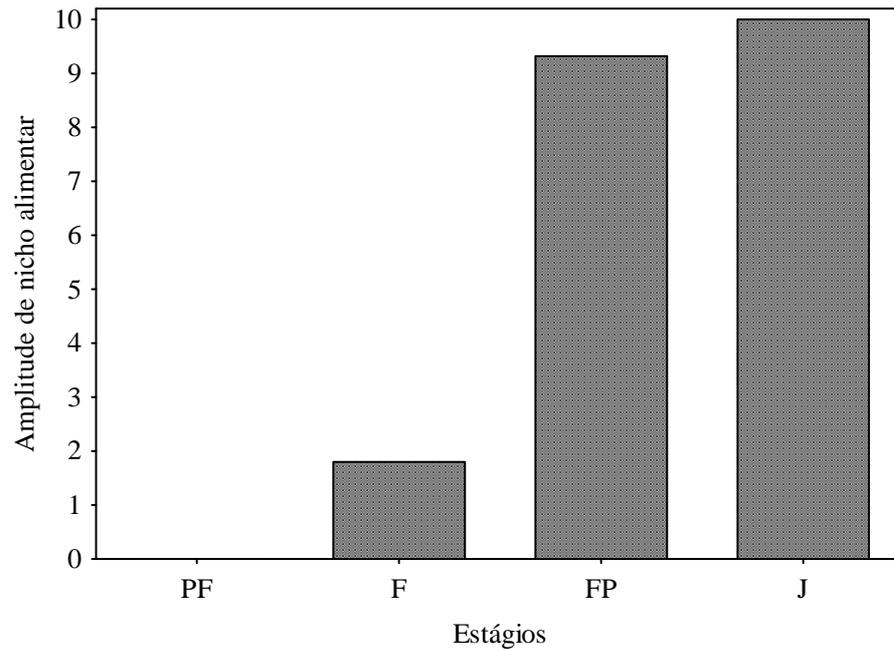


Figura 9. Amplitude de nicho alimentar observado durante o desenvolvimento inicial de *Pyrrhulina australis* capturadas nas lagoas dos Patos e Finado Raimundo, rio Ivinhema, MS, no período de outubro a março de 2005 a 2009. (PF=pré-flexão, F=flexão, FP=pós-flexão e J=juvenil).

Hoplosternum littorale

As larvas em pré-flexão de *H. littorale* apresentaram boca subterminal (Figura 10a), enquanto nos demais estágios a boca manteve-se terminal (Figura 10b-d). A diferenciação do estômago e do intestino é observada desde o estágio de pré-flexão (Figura 10a). Inicialmente (pré-flexão e flexão) o intestino é curto e não apresenta dobras (Figura 10a-b). Em pós-flexão o intestino é longo e apresenta 1 ou 2 dobras, sendo que nos juvenis este número varia de 4 a 5 (Figura 10c-d).

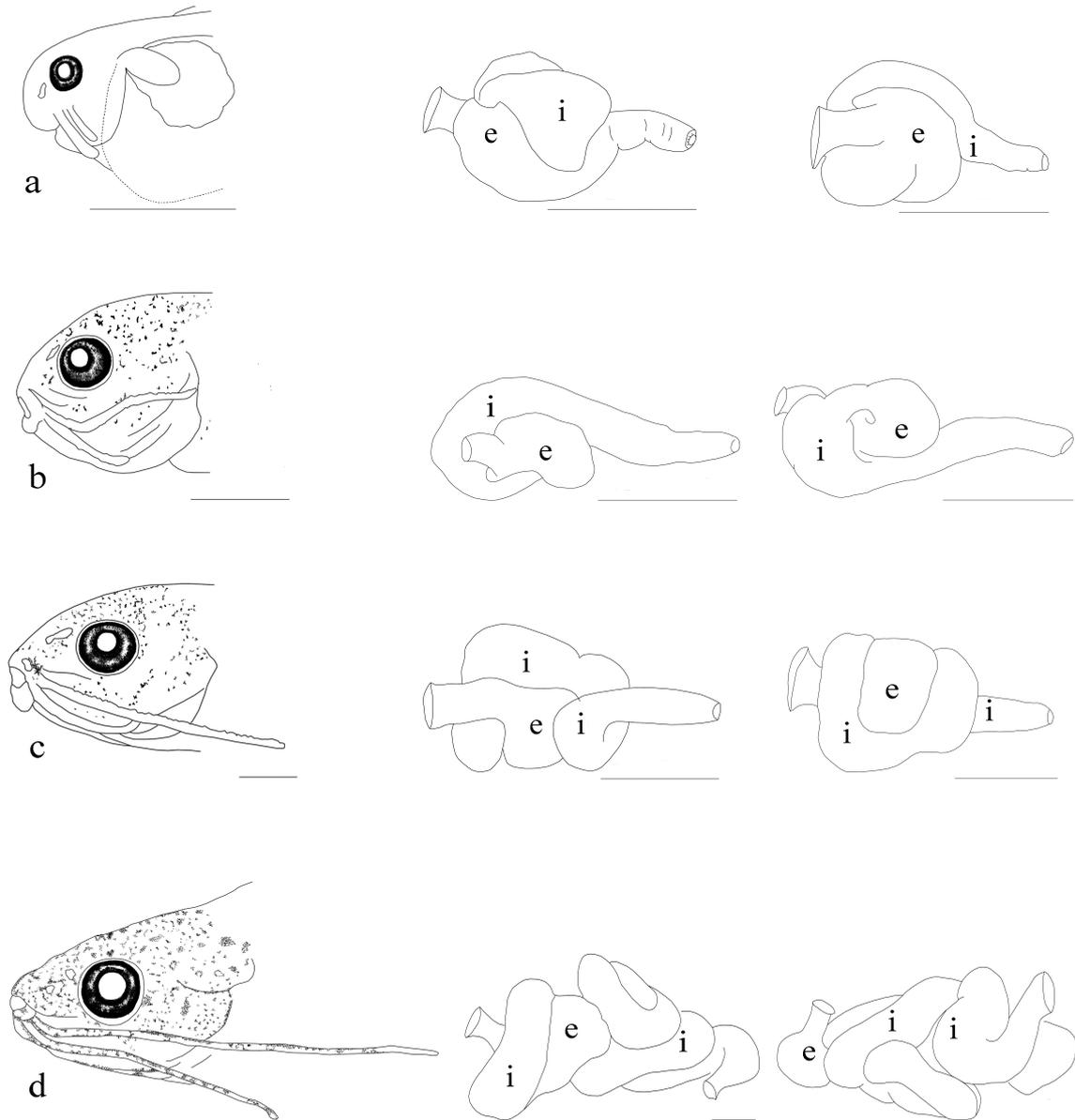


Figura 10. Desenvolvimento ontogênico da boca e do tubo digestório (a-d) (vista das faces laterais, direita e esquerda) de *Hoplosternum littorale* capturadas nas lagoas dos Patos e Finado Raimundo, rio Ivinhema, MS, no período de outubro a março de 2005 a 2009. (a=pré-flexão, 4,25 mm CP; b=flexão, 6,00 mm; c=pós-flexão, 9,10 mm CP; d=juvenil, 15,50 mm CP). e=estômago e i=intestino. (Escala=1 mm).

A dieta inicial de *H. littorale* foi composta por Cladocera, Copepoda, Rotifera, Crustacea, Conchostraca, larvas de insetos e de peixes (Tabela 3). Em pré-flexão os itens mais importantes na dieta foram *Platyonus* sp., *Lecane* sp., *Chydorus* sp. e Cladocera. Em flexão, houve o predomínio de *Moina minuta*, *Platyonus* sp. e *Lecane* sp., já as larvas em pós-flexão consumiram principalmente *M. minuta* e Cladocera. Nos juvenis, os itens dominantes foram *Daphnia gessneri*, Cladocera, e *Lecane* sp.

Tabela 3. Frequência de Ocorrência (FO%) e Frequência Numérica (FN%) dos itens encontrados nos tubos digestórios de larvas e juvenis de *Hoplosternum littorale* capturadas nas lagoas dos Patos e Finado Raimundo, rio Ivinhema, MS, no período de outubro a março de 2005 a 2009.

| Itens Alimentares | Estágios | | | | | | | |
|----------------------------------|-----------------------|-------|-------------------|-------|-----------------------|-------|-------------------|-------|
| | Pré-flexão (n =24) | | Flexão (n =67) | | Pós-flexão (n =71) | | Juvenil (n =8) | |
| | FO% | FN% | FO% | FN% | FO% | FN% | FO% | FN% |
| Rotifera | 15,38 | 3,84 | 9,09 | 1,56 | 5,71 | 0,77 | | |
| <i>Brachionus</i> sp. | | | 2,27 | 0,52 | | | | |
| <i>Lecane leontina</i> | 15,38 | 3,846 | 18,18 | 5,74 | 11,42 | 3,89 | | |
| <i>Lecane</i> sp. | 30,76 | 13,46 | 29,54 | 10,44 | 17,14 | 2,72 | 60,00 | 10,41 |
| <i>Plationus</i> sp. | 38,46 | 28,84 | 52,27 | 27,15 | 11,42 | 11,28 | | |
| <i>Testudinella</i> sp. | 7,69 | 1,92 | 6,81 | 0,78 | 5,71 | 0,77 | | |
| Monogonta | 7,69 | 1,92 | 4,54 | 1,30 | | | | |
| Crustacea | | | 2,27 | 0,26 | | | | |
| Cladocera | | | | | | | | |
| Moinidae | | | 2,27 | 2,34 | | | | |
| <i>Moina minuta</i> | 15,38 | 3,84 | 61,36 | 28,19 | 31,42 | 30,73 | 20,00 | 2,08 |
| <i>M. micrura</i> | | | | | | | 20,00 | 2,08 |
| <i>M. reticulata</i> | | | 2,27 | 0,26 | | | | |
| Chydoridae | | | | | 5,71 | 1,94 | 40,00 | 4,16 |
| <i>Chydorus eurynotus</i> | 7,69 | 3,84 | 15,90 | 2,61 | 2,85 | 0,38 | 20,00 | 2,08 |
| <i>C. nitidulus</i> | | | | | | | 40,00 | 4,16 |
| <i>C. dadayi</i> | | | 2,27 | 0,52 | 2,85 | 0,38 | | |
| <i>Chydorus</i> sp. | 38,46 | 11,53 | 15,90 | 1,82 | 14,28 | 2,33 | 20,00 | 2,08 |
| <i>Disparalona dadayi</i> | | | 6,81 | 0,78 | 5,71 | 0,77 | 20,00 | 4,167 |
| <i>Alonella</i> sp. | 7,69 | 1,92 | 2,27 | 0,26 | 5,71 | 0,77 | | |
| <i>Ephemeroporus tridentatus</i> | | | | | | | 20,00 | 2,08 |
| <i>Ephemeroporus</i> sp. | | | | | 2,85 | 0,38 | | |
| <i>Alona</i> sp. | | | | | 2,85 | 0,77 | 40,00 | 4,16 |
| <i>Bosmina hagmanni</i> | 7,69 | 1,92 | | | 2,85 | 0,77 | | |
| <i>Bosmina</i> sp. | | | | | 2,85 | 0,38 | | |
| <i>Bosminopsis deitersi</i> | 15,38 | 9,61 | 4,54 | 2,08 | 11,42 | 12,06 | | |
| <i>Bosminopsis</i> sp. | | | 4,54 | 0,52 | 2,85 | 0,38 | | |
| <i>Ceriodaphnia</i> sp. | | | 4,54 | 0,52 | | | | |
| <i>Daphnia gessneri</i> | | | | | | | 20,00 | 29,16 |
| <i>Simocephalus</i> sp. | | | | | 2,85 | 1,55 | 20,00 | 2,08 |
| <i>Macrotrix</i> sp. | | | 4,54 | 0,78 | 5,71 | 0,77 | 20,00 | 2,08 |
| <i>Diaphanosoma birgei</i> | | | | | | | 20,00 | 2,08 |
| <i>Diaphanosoma</i> sp. | | | | | 2,85 | 0,77 | | |
| Cladocera não ident. | 30,76 | 11,53 | 34,09 | 9,66 | 37,14 | 19,06 | 60,00 | 18,75 |
| Copepoda | | | | | | | | |
| Cyclopoida | | | | | 2,85 | 0,38 | | |
| Calanoida | 7,69 | 1,92 | | | 8,57 | 1,55 | 40,00 | 4,16 |
| Copepoda não ident. | | | | | 2,85 | 0,38 | | |
| Conchostraca | | | 6,81 | 0,78 | 8,57 | 1,55 | 40,00 | 4,16 |
| Insecta | | | | | | | | |
| Inseto (larva) | | | 2,27 | 0,26 | | | | |
| Larvas de peixes | | | | | 2,85 | 0,38 | | |

As larvas de *H. littorale* apresentaram inicialmente um consumo maior de Rotifera, cerca de 50% dos itens consumidos no estágio de pré-flexão, seguido de Cladocera, com aproximadamente 40% (Figura 11). A partir do estágio de flexão houve uma inversão, ocorrendo maior consumo de Cladocera em relação a Rotifera, alcançando 80% dos itens alimentares nos juvenis (Figura 11).

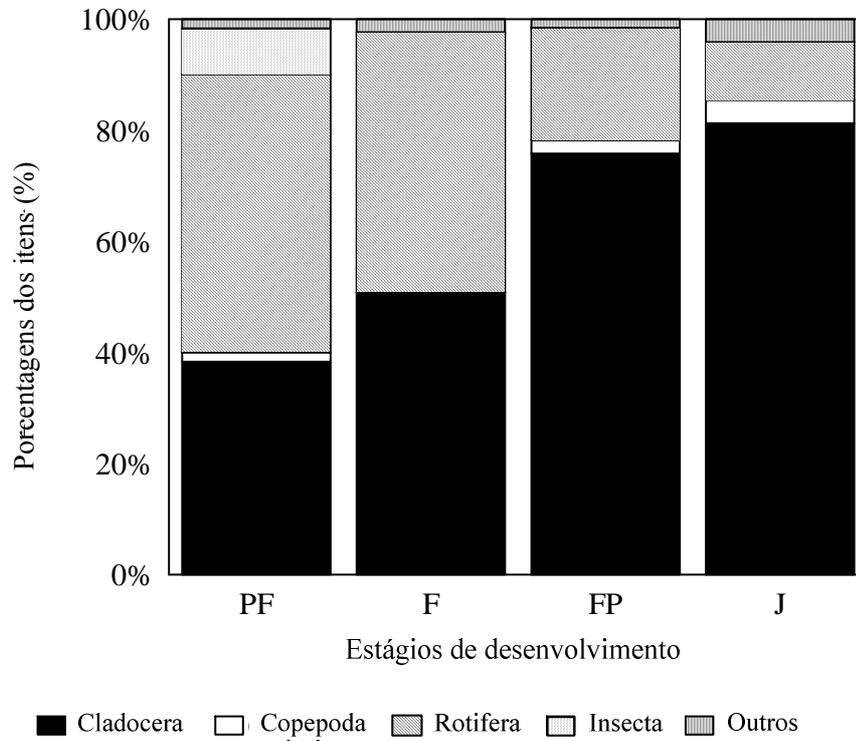


Figura 11 – Frequência dos itens consumidos por larvas e juvenis de *Hoplosternum* capturadas nas lagoas dos Patos e Finado Raimundo, rio Ivinhema, MS, no período de outubro a março de 2005 a 2009. (PF=pré-flexão, F=flexão, FP=pós-flexão e J=juvenil).

Para *H. littorale* observou-se diferenças intraespecíficas na dieta nos três primeiros estágios de desenvolvimento, pois vários itens tiveram valores de frequência de ocorrência e abundância específica abaixo de 30%. No entanto, nos juvenis muitos itens alimentares distribuíram-se com maior frequência de ocorrência entre os indivíduos, sugerindo tendência a estratégia generalista (Figura 12).

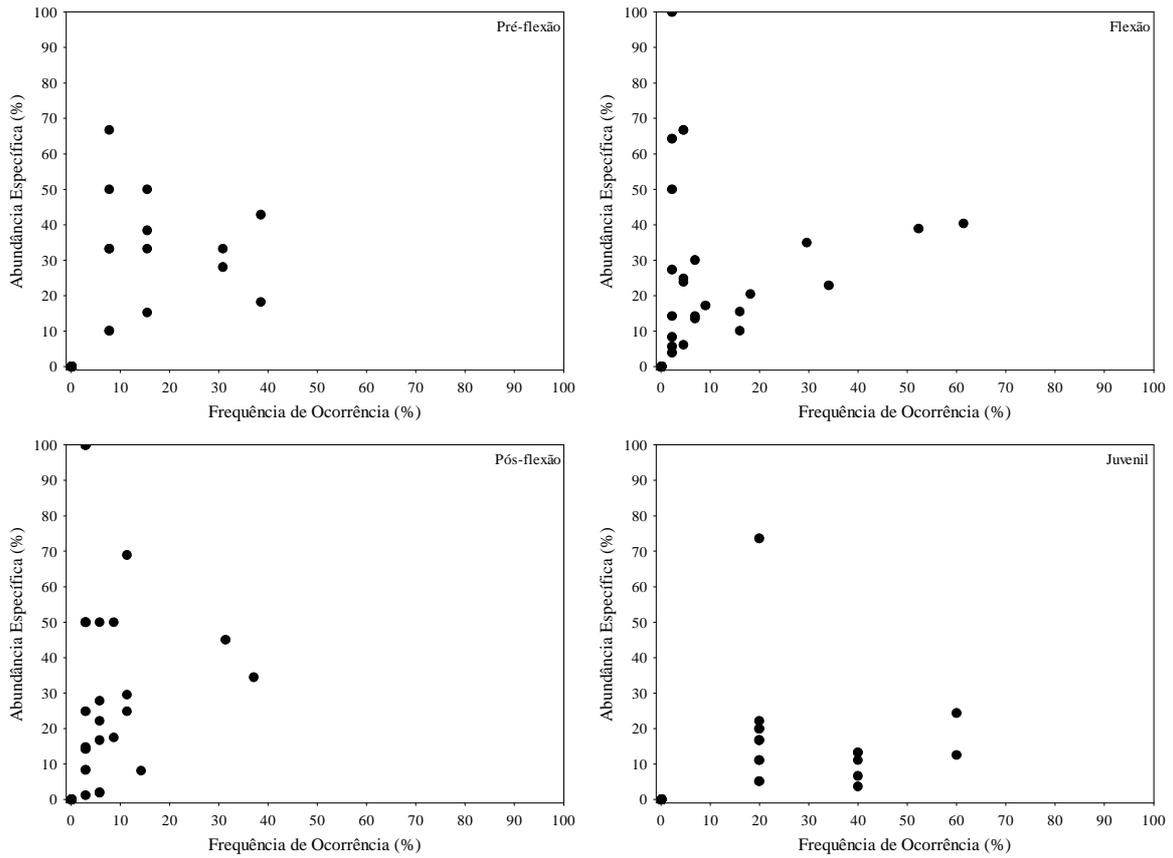


Figura 12. Abundância Específica e Frequência de Ocorrência dos itens consumidos por larvas e juvenis de *Hoplosternum littorale* capturadas nas lagoas dos Patos e Finado Raimundo, rio Ivinhema, MS, no período de outubro a março de 2005 a 2009.

A amplitude de nicho apresentou uma variação ao longo do desenvolvimento ontogênico, ou seja, os maiores valores foram observados para as larvas em pré-flexão ($B=6,89$) e nos juvenis ($B=10$), enquanto os menores para as larvas em flexão ($B=5,56$) e pós-flexão ($B=6,13$) (Figura 13).

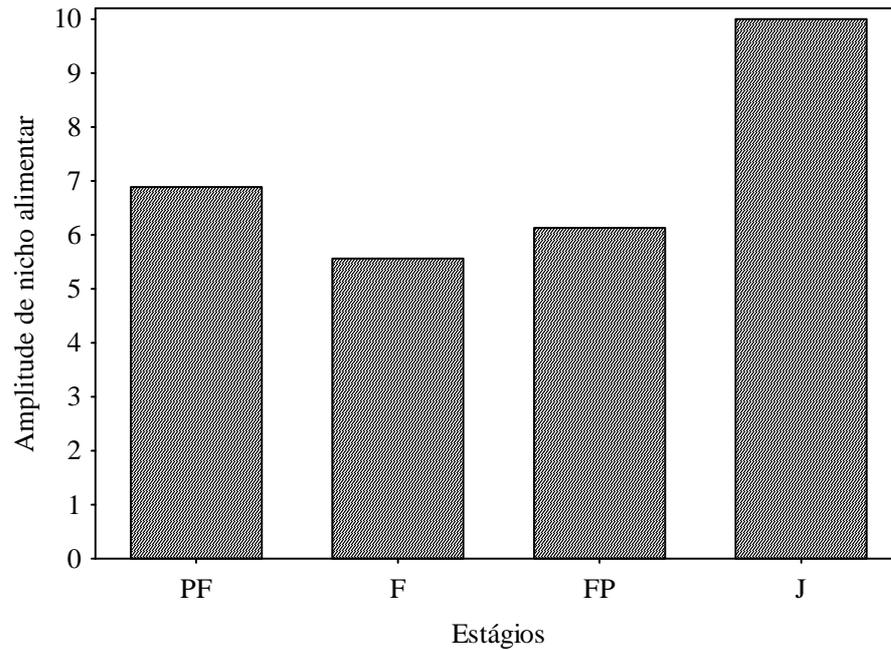


Figura 13. Amplitude de nicho alimentar observado durante o desenvolvimento inicial de *Hoplosternum littorale* capturadas nas lagoas dos Patos e Finado Raimundo, rio Ivinhema, MS, no período de outubro a março de 2005 a 2009. (PF=pré-flexão, F=flexão, FP=pós-flexão e J=juvenil).

A análise discriminante mostrou que as espécies se segregam com base na dieta ($F = 10,61$ e $p < 0,05$). *Catathyridium jenynsii* apresentou sobreposição da dieta em relação às demais espécies, enquanto *H. littorale* e *P. australis* apresentaram grupos mais definidos (Figura 14), sendo Copepoda e Rotifera as categorias responsáveis por esta separação.

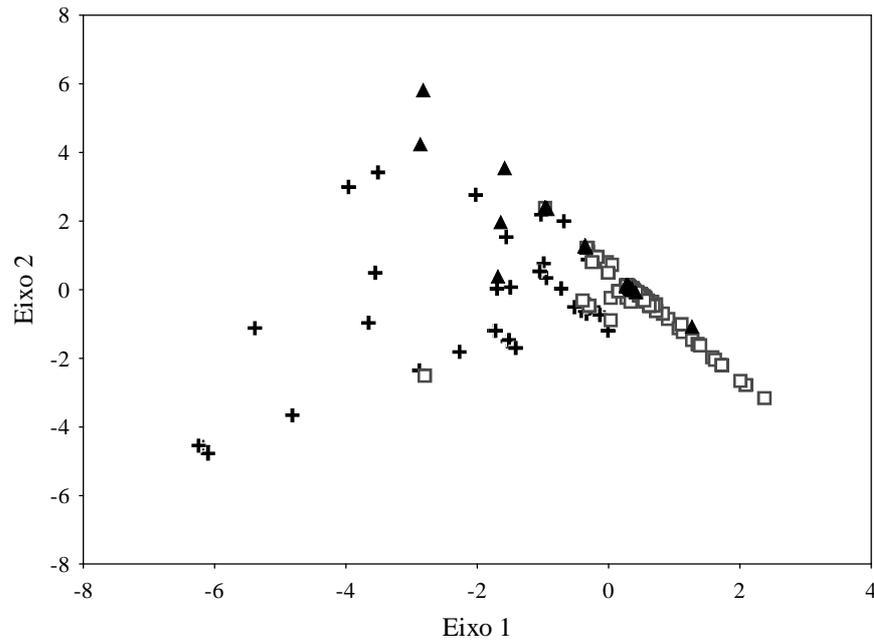


Figura 14 - Diagrama gerado pela Análise Discriminante mostrando a segregação entre as espécies de peixes em função da dieta: *Catathyridium jenynsii* (▲), *Pyrrhulina australis* (+) e *Hoplosternum littorale* (□) capturadas nas lagoas dos Patos e Finado Raimundo, rio Ivinhema, MS, no período de outubro a março de 2005 a 2009.

Todas as espécies tiveram seus estágios de desenvolvimento separados pela dieta. Para *C. jenynsii* ($F = 9,58$ e $p < 0,05$) os juvenis foram os mais distintos (Figura 15) e os itens responsáveis pela separação foram Copepoda e Insecta. *Pyrrhulina australis* ($F = 7,35$ e $p < 0,05$) apresentou diferenças principalmente entre o estágio de pós-flexão e o juvenil (Figura 16) e os itens responsáveis por separá-los foram Cladocera, Copepoda, Insecta e Crustacea, enquanto para *H. littorale* ($F = 2,11$ e $p < 0,05$), flexão e pós-flexão foram os que mais que se separaram (Figura 17), destacando os itens Copepoda e Rotifera.

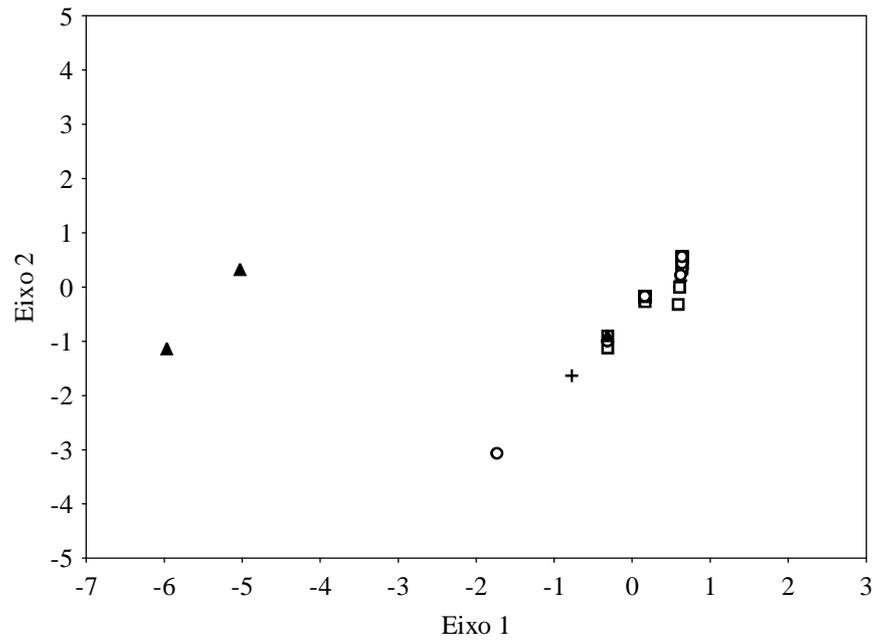


Figura 15 - Diagrama gerado pela Análise Discriminante mostrando a segregação entre os estágios de desenvolvimento de *Catathyridium jenynsii* em função da dieta. Pré-flexão (+), Flexão (□), Pós-flexão (○) e Juvenil (▲).

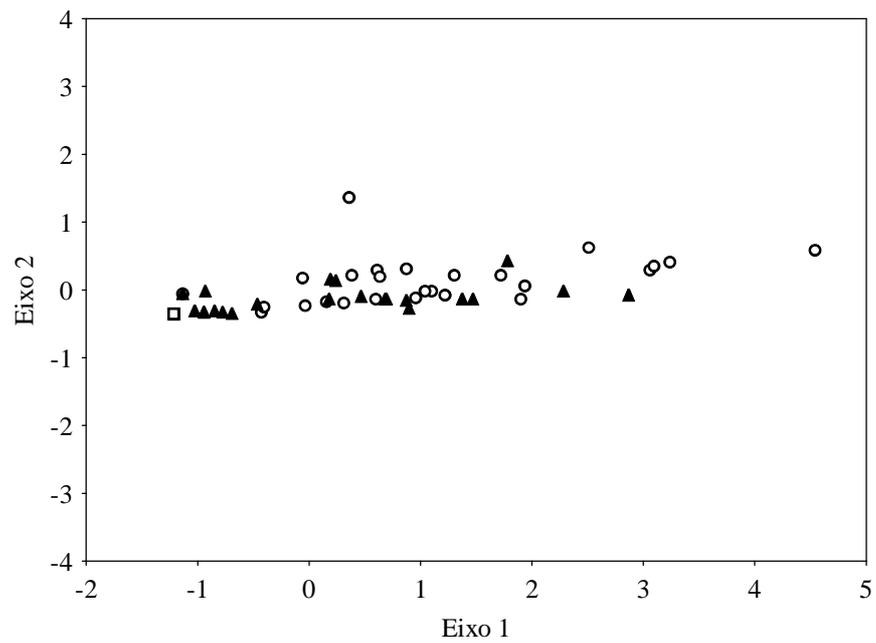


Figura 16 - Diagrama gerado pela Análise Discriminante mostrando a segregação entre os estágios de desenvolvimento de *Pyrrhulina australis* em função da dieta. Flexão (□), Pós-flexão (○) e Juvenil (▲).

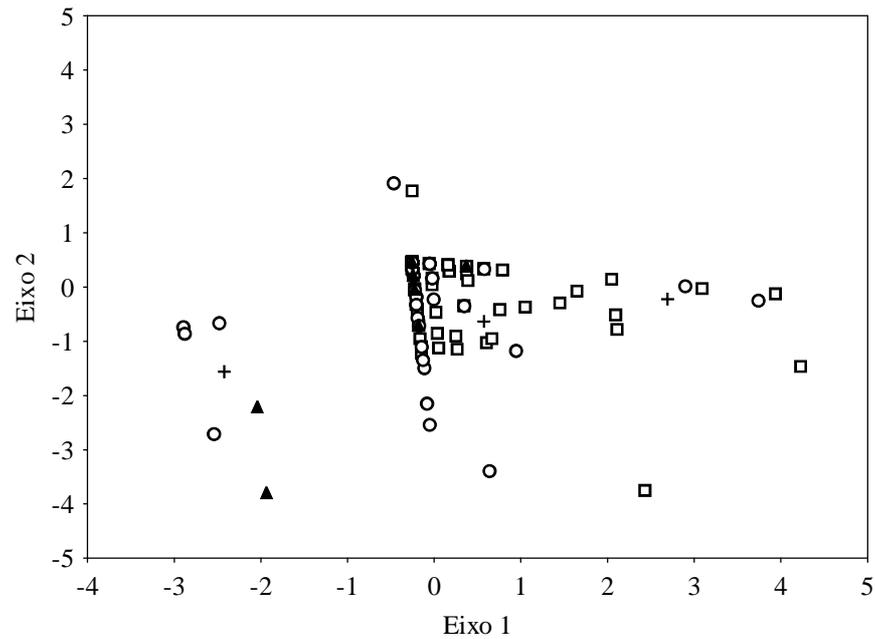


Figura 17 - Diagrama gerado pela Análise Discriminante mostrando a segregação entre os estágios de desenvolvimento de *Hoplosternum littorale* em função da dieta. Pré-flexão (+), Flexão (□), Pós-flexão (○) e Juvenil (▲).

1.4 Discussão

As larvas de peixes passam por processos muito complexos de morfogênese e diferenciação durante o seu crescimento, sendo que o desenvolvimento de órgãos e as mudanças morfoanatômicas ocorrem de forma gradual (Russo, Costa & Cataudella, 2007). Ward-Campbell & Beamish (2005) discutem que em peixes, os caracteres morfológicos mais importantes na alimentação são aqueles diretamente associados com a captura e ingestão de presas. Neste caso, a dimensão da boca, por exemplo, determina o tamanho da presa capturada, bem como a sua posição está relacionada ao tipo de ambiente explorado. Para as espécies analisadas, o fato de praticamente ao longo de todo o desenvolvimento a boca manter-se em posição terminal, exceção apenas das larvas em pré-flexão de *H.*, facilita a captura do alimento na região pelágica, o que pode ser comprovado pelos itens encontrados na dieta. *Catathyridium jenynsii* foi a única espécie que apresentou uma mudança de hábito no final do período larval e início do juvenil, passando de pelágica para bentívora.

O tubo digestório também sofre modificações durante o desenvolvimento larval e tem importância na eficiência de assimilação dos nutrientes necessários ao crescimento (Porter & Theilacker, 1999). Nas espécies estudadas o intestino apresentou variação de tamanho entre espécies e estágios de desenvolvimento, apresentando em alguns casos, dobras e cecos. De acordo com Blaxter (1988) o surgimento destas dobras aumenta o comprimento do intestino, influenciando diretamente no tempo de passagem do alimento. Em nosso estudo as larvas

podem ser caracterizadas como pelágicas e carnívoras, sugerindo que essas características estão intimamente relacionadas.

De maneira geral, houve limitações com relação à posição da boca e a morfologia do tubo digestório durante o desenvolvimento inicial das espécies estudadas, o que pode ter influenciado na dieta, alterando a quantidade e os tipos de itens capturados, bem como o hábito alimentar, quando se considera o local de forrageamento. Outros fatores também podem influenciar a dieta e o hábito alimentar tais como modificação da conformação do corpo, nível de desenvolvimento e mudanças comportamentais. Limitações encontradas quanto a posição da boca e do tubo digestório também foram encontradas por Santin, Bialeztki & Nakatani (2004) em larvas de *Apareiodon affinis*, Santin & Bialeztki (em preparação) em larvas de *Plagioscion ternetzi* e *Pachyurus bonariensis* e por Baggio *et al.* (submetido) em larvas de *Parauchenipterus galeatus*. Segundo Piet (1998) a orientação da boca para captura e localização de alimentos na coluna de água está fortemente relacionada a dieta da espécie e ao hábito alimentar, enquanto que, o tamanho do intestino está relacionado a natureza do alimento. De acordo com Nunn, Harvey & Cowx (2007) a morfologia e o comportamento seriam os fatores limitantes quanto ao aspecto da dieta inicial.

Cada espécie apresentou uma dieta diferenciada, sendo *C. jenynsii* zooplancívora no período larval e insetívora nos juvenis. Já *P. australis* mostrou uma dieta diversificada, oscilando entre insetos e zooplâncton no período larval e insetívora no período juvenil, enquanto *H. littorale* apresentou dieta zooplancívora durante todo o desenvolvimento inicial. De acordo com Abelha Goulart & Agostinho (2001) dietas distintas dentro de uma mesma espécie são frequentemente encontradas conforme os estágios de desenvolvimento dos indivíduos, decorrentes de diferenças na demanda energética e nas limitações morfológicas. No entanto, a alimentação das larvas e dos juvenis foi composta por itens comuns à dieta dos adultos destas espécies, demonstrando que já nas primeiras fases de desenvolvimento é possível observar tendências ao hábito alimentar dos adultos, o mesmo foi verificado em *Apareiodon affinis* que é herbívora nas fases larvais (Santin, Bialeztki & Nakatani, 2004) e nos adultos (Sazima, 1980; Casatti, Mendes & Ferreira, 2003), *P. bonariensis* onde as larvas (Santin & Bialeztki, em preparação), e adultos (Fugi *et al.*, 2007) são carnívoras e, em *Auchenipterus osteomystax* que consome insetos durante o período larval e na fase adulta (Borges, 2007). Sendo assim, os resultados apontam que o hábito alimentar pode ser adquirido ainda nas primeiras fases de desenvolvimento dos peixes, pois as larvas e juvenis das espécies analisadas foram carnívoras, assim como seus adultos.

O plâncton é de vital importância para os ecossistemas marinhos, pois representa a base da teia alimentar pelágica nos oceanos e mudanças em sua composição e estrutura podem ocasionar profundas modificações em todos os níveis tróficos (Yoneda, 1999). O zooplâncton é um dos principais alimentos de peixes planctófagos, sendo que náuplios e copepoditos representam uma fonte de alimento fundamental para as larvas e juvenis do ictioplâncton marinho (Cushing, 1990). De acordo com Gerking (1994), em contraste com as espécies marinhas, as larvas de peixes de água doce dependem mais de pequenos cladóceros do que copépodes, com rotíferos sendo bem comum na primeira alimentação.

O zooplâncton foi o principal alimento para as larvas de peixes das espécies estudadas, sendo que, a categoria mais consumida foi Cladocera. No entanto, observa-se que apesar de sua maior utilização copépodes, rotíferos e insetos também tiveram sua importância, variando inter e intraespecificamente.

Makrakis *et al.* (2005), estudando a alimentação de larvas de *Plagioscion squamosissimus* verificaram que a dieta foi composta basicamente por copépodos, assim como a de larvas de *Mylossoma aureum* e *M. duriventre* que consumiram principalmente copépodos e quironomídeos (Leite & Araujo-Lima, 2000). Desta forma, apesar dos Copepoda serem o principal recurso alimentar no ambiente marinho (Gerking, 1994), no ambiente dulcícola este recurso tem uma importante contribuição na dieta dos peixes em suas fases iniciais de desenvolvimento. Outro recurso bastante explorado são as larvas de insetos. Merigoux & Ponton (1998) citam que estas presas compõem intensamente a dieta de larvas de peixes tropicais. Borges (2007) corrobora este estudo com os resultados encontrados para as larvas de *Auchenipterus osteomystax*, que foi caracterizada como insetívora durante todo o desenvolvimento. Desta forma, a dieta depende da espécie, do hábito alimentar do adulto e do estágio de desenvolvimento o qual a mesma se encontra.

Para os juvenis, pode-se observar que a dieta depende do desenvolvimento do indivíduo. De acordo com Merigoux & Ponton (1998) para muitas espécies de peixes, a importância dos pequenos crustáceos na dieta diminui com o aumento da idade e o tamanho. No entanto, o contrário pode ser observado para as larvas e juvenis de *H. littorale*. Assim, as espécies de peixes consideradas neste estudo apresentaram diferenças intra e interespecíficas na composição da dieta, considerando as diferentes fases de desenvolvimento. Resultado semelhante foi encontrado por Makrakis *et al.* (2005) para larvas de *Iheringichthys labrosus*, *Hypophthalmus edentatus* e *Plagioscion squamosissimus*.

As três espécies estudadas apresentaram semelhanças na dieta durante o desenvolvimento inicial, sendo o zooplâncton o item preferencial, ocorrendo aumento do

tamanho e dos tipos de itens. Segundo Houde (1997) à medida que as larvas crescem, o espectro de tamanho e tipo de presas consumidas se amplia, tal qual como observado para as espécies deste estudo, ou seja, durante o desenvolvimento larval a dieta alterou-se até mesmo intraespecificamente e somente nos juvenis a mesma começou a ser definida. Segundo Wootton (1998) nas espécies carnívoras ocorrem mudanças sucessivas do zooplâncton, na fase larval, para larvas e pupas de insetos, quando juvenis e podem terminar, finalmente, como piscívoras. O mesmo pode ser observado para as espécies estudadas, em que *C. jenynsii* inicialmente é zooplancívoro e quando adulto é piscívoro, enquanto *P. australis* e *H. littorale* iniciam a alimentação consumindo zooplâncton e chegam à fase adulta alimentando-se de insetos e outros invertebrados, respectivamente.

Considerando as três espécies, somente *C. jenynsii* apresentou tendência à estratégia especialista. Para as demais, foi evidenciado diferenças intraespecíficas na dieta, sem definição de uma estratégia alimentar. Para as espécies carnívoras, técnicas mais elaboradas são requeridas para captura do alimento, porque suas presas em potencial possuem ampla série de adaptações morfológicas e comportamentais na evitação de captura e mecanismos de fuga (Abelha, Goulart & Agostinho, 2001). Sendo assim, é provável que a falta de uma estratégia alimentar possa estar relacionado, as limitações morfológicas, como tamanho da boca, capacidade visual e de natação, influenciando diretamente a captura de alimento e, conseqüentemente, fazendo com que os indivíduos explorem recursos alimentares que estão disponíveis no meio. Segundo Nunn, Harvey & Cowx (2007) a disponibilidade de alimentos determina o potencial da dieta das larvas de peixes. Neste sentido, o forrageamento não é apenas dependente do que elas são capazes de ingerir, mas também da atual composição do plâncton (Krebs & Turingan, 2003). Desta forma, à medida que as larvas vão crescendo, as limitações diminuem e conseqüentemente passam a explorar mais o ambiente, capturando outros alimentos e dependendo da espécie se especializando em determinadas presas.

Durante o desenvolvimento larval de *C. jenynsii* a amplitude de nicho manteve-se a mesma, ou seja, houve consumo dos mesmos tipos de presas, por outro lado nos juvenis a menor amplitude de nicho sugere que a espécie tende a se especializar neste período. Para as demais espécies o incremento do número de itens na dieta no decorrer do desenvolvimento e a capacidade das mesmas em explorar o ambiente justificam a amplitude de nicho. Assim, as larvas de peixes de água doce geralmente não apresentam uma estratégia alimentar bem definida, pois apresentam uma incompleta segregação de nicho alimentar, bem como a presença de limitações morfológicas que as impedem de explorar o ambiente ou mesmo capturar determinadas presas.

As espécies formam grupos diferenciados quanto a dieta, porém houve alguma sobreposição interespecífica, principalmente em relação aos indivíduos que se encontram nos estágios de pré-flexão e flexão. Segundo Nunn, Harvey & Cowx (2007) os indivíduos mais jovens apresentam interespecíficamente uma dieta sobreposta, pois dependem, inicialmente, da disponibilidade do alimento. Com o desenvolvimento as larvas acabam por superar as limitações morfológicas, ocorrendo um aumento da complexidade no mecanismo funcional de captura da presa, aprimoramento do sistema sensorial e maior diferenciação do intestino, tornando-as capazes de diversificar a dieta (Krebs & Turingan, 2003; Probst & Eckmann, 2009). Por outro lado, as larvas que se encontram em pós-flexão e os juvenis são as que mais se separam em relação à alimentação. As larvas maiores são mais resistentes a fome, tem maior habilidade natatória e melhor capacidade visual, e assim forrageiam melhor, além disso, também são menos vulneráveis a predação e a mortalidade (Makrakis *et al.*, 2008).

1.5 Conclusão

A posição da boca e a morfologia do tubo digestório influenciam a dieta e o hábito alimentar durante o desenvolvimento inicial das espécies de peixes, sendo este adquirido ainda no período larval, dependendo da espécie e do grau de desenvolvimento específico. A dieta das larvas de peixes de água doce tem o zooplâncton como o principal alimento, sendo cladóceros o mais consumido, embora, outros tipos de presas podem ser utilizados pelas espécies dependendo do estágio de desenvolvimento na qual a mesma se encontra. Os peixes adultos de diferentes espécies e guildas tróficas consomem praticamente os mesmos itens alimentares, geralmente de origem animal, durante o desenvolvimento inicial. As larvas geralmente não apresentam uma estratégia alimentar definida. Quanto à dieta as espécies se diferenciam intra e interespecíficamente, o que está relacionado a diferenças morfológicas entre as espécies e entre os estágios de desenvolvimento de cada espécie.

Referências

- Abelha M.C.F., Goulart E. & Agostinho A.A. (2001) Plasticidade trófica em peixes de água doce. *Acta Scientiarum*, **23**, 425-434.
- Ahlstrom E. H. & Ball O. P. (1954) Description of eggs and larvae of jack mackerel (*Trachurus symmetricus*) and distribution and abundance of larvae in 1950 and 1951. *Fishery Bulletin* **56**, 209-245.

- Ahlstrom E.H. & Moser H.G. (1976) Eggs and larvae of fishes and their role in systematic investigations and in fisheries. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, **40**, 379-398.
- Amundsen P.A., Gabler H.M. & Staldvik F.J. (1996) A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data – modification of the Costello (1990) method. *Journal of Fish Biology*, **48**, 607-614.
- Baggio M.M., Santin M., Bialetzki A., Passos R.M., Lopes T.M. & Agostinho A.A. Morfologia do trato digestório e dieta de larvas de *Parauchenipterus Galeatus* (Linnaeus, 1766) (Siluriformes, Auchenipteridae). (*Submetido*)
- Blaxter J.H.S. (1988) Pattern and variety in development. In: *Fish Physiology* (Eds W. S. Hoar, & D. J. Randall) pp. 1-58. Academic Press, Vol. 11. A: The physiology of developing fish. Eggs and Larvae, London.
- Borges R.Z., Assakawa L.F., Cunha A.B., Bialetzki A. & Nakatani K. (2006) Morfologia do trato digestório e dieta de larvas de *Bryconamericus aff. iheringii* (Boulenger, 1887) (Osteichthyes, Characidae). *Acta Scientiarum*, **28**, 51-57.
- Borges R.Z. (2007) *Variação temporal e alimentação de larvas de Auchenipterus osteomystax (Miranda-Ribeiro, 1918) (Osteichthyes, Auchenipteridae) do rio Ivinheima, planície de inundação do rio Paraná, Brasil*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Maringá.
- Bulla C.K., Gomes L.C. & Agostinho A.A. (2005) Ictiofauna. Fauna associada a bancos flutuantes de macrófitas. In: A Planície alagável do rio Paraná (A.A Agostinho, S.M. Thomaz L. Rodrigues & L.C. Gomes, coord.). UEM, Maringá, pp. 126-131. (Relatório técnico) http://www.peld.uem.br/Relat2005/pdf/12_Ictiofauna1_2005.pdf (último acesso em: 12/06/2007)
- Casatti L., Mendes H.F. & Ferreira K.M. (2003) Aquatic macrophytes as feeding site for small fishes in the Rosana Reservoir, Paranapanema River, Southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, **63**, 213-222.
- Casatti L. (2004) Ichthyofauna of two streams (silted and reference) in the upper Paraná River basin, southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, **64**, 757-765.
- Costello M. J. (1990) Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. *Journal of Fish Biology*, **36**, 261-263.
- Cushing D.H. (1990) Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. *Advances in Marine Biology*, **26**, 249-293.
- Elmoor-Loureiro L.M.A. (1997) *Manual de identificação de cladóceros límnicos do Brasil*. Universa, Brasília.
- Fugi R., Hahn N.S., Novakowski G.C. & Balassa G.C. (2007) Ecologia alimentar de corvina, *Pachyurus bonariensis* Steindachner 1879 (Osteichthyes, Sciaenidae) em duas baías do Pantanal, estado do Mato Grosso, Brasil. *Iheringia- Série Zoologia*, **97**, 343-347.
- Gerking S.D. (1994) *Feeding ecology of fish*. Academic Press, London.
- Hahn N.S., Fugi R. & Andrian I.F. (2004) Trophic ecology of the fish assemblage. In: *The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation* (Eds S.M. Thomaz, A.A. Agostinho & N.S Hahn, pp. 247-269. Backhuys Publishers, Leiden.

- Houde E.D. (1997) Patterns and consequences of selective processes in teleost early life histories. In: *Early life history and recruitment in fish populations* (Eds R.C. Chambers & E. A. Trippel). pp. 173-193. Chapman & Hall, London.
- Hynes H.B.N. (1950) The food of freshwater sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pigosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes. *Journal of Animal Ecology*, **19**, 36-56.
- Hyslop E.J. (1980) Stomach contents analysis, a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, **17**, 411-429.
- Krebs J.M. & Turingan R.G. (2003) Intraspecific variation in gape-prey size relationships and feeding during early ontogeny in red drum, *Sciaenops ocellatus*. *Environmental Biology of Fishes*, **66**, 75-84.
- Leite R.G. & Araujo-Lima C.A.R.M. (2000) A dieta das larvas de *Mylossoma aureum* e *M. duriventre* na Amazônia Central. *Acta Amazônica*, **30**, 129-147.
- Leite R.G. & Araujo-Lima C.A.R.M. (2002) Feeding of the *Brycon cephalus*, *Triportheus elongatus* and *Semaprochilodus insignis* (Osteichthyes, Characiformes) larvae in Solimões/Amazonas River and floodplain areas. *Acta Amazonica*, **32**, 499-515.
- Levins R. (1968) *Evolution in changing environments*. Princeton University Press, New Jersey.
- Makrakis M.C., Nakatani K., Bialetzki A. & Sanches P.V. (2005) Ontogenetic shifts in digestive tract morphology and diet of fish larvae of the Itaipu Reservoir, Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, **72**, 99-107.
- Makrakis M.C., Nakatani K., Bialetzki A., Gomes L. C., Baumgartner G. & Sanches P.V. (2008) Relationship between gape size and feeding selectivity of fish larvae from a Neotropical Reservoir. *Journal of Fish Biology*, **72**, 1690-1707.
- Merigoux S. & Ponton D. (1998) Body shape, diet and ontogenetic diet shifts in young fish of the Sinnamary River, French Guiana, South America. *Journal of Fish Biology*, **52**, 556-569.
- Nakatani K., Agostinho A.A., Baumgartner G., Bialetzki A., Sanches P.V., Makrakis M. C. & Pavanelli C. S. (2001) *Ovos e larvas de peixes de água doce: desenvolvimento e manual de identificação*. EDUEM, Maringá.
- Nakatani K., Bialetzki A., Santin M., Di Benedetto M. & Kipper D. (2003a) Alimentação de larvas de peixes em reservatórios do rio Iguaçu, Paraná, Brasil. In: Workshop produtividade em reservatórios e bioindicadores Pronex-CT-Hidro, 1., Maringá, 12-14 nov./2003. *Anais...* Maringá: UEM/Nupélia.
- Nakatani K., Bialetzki A., Borges R.Z., Assakawa L.F. & Ziober S.R. (2003b) Dieta de larvas de peixes em reservatórios do rio Paranapanema, Paraná/São Paulo, Brasil. In: Workshop produtividade em reservatórios e bioindicadores Pronex-CT-Hidro, 1., Maringá, 12-14 nov./2003. *Anais...* Maringá: UEM/Nupélia.
- Needham J.G. & Needham P.R. (1982) *Guía para el estudio de los seres vivos de las aguas dulces*. Reverté S. A, Barcelona.
- Nunn A.D., Harvey J.P. & Cowx I.G. (2007) The food and feeding relationships of larval and 0+ year juvenile fishes in lowland rivers and connected waterbodies. I. Ontogenetic shifts and interspecific diet similarity. *Journal of Fish Biology*, **70**, 726-742.
- Piet G.J. (1998) Ecomorphology of a size-structured tropical freshwater fish community. *Environmental Biology of Fishes*, **51**, 67-86.

- Ponton D. & Mérioux S. (2001) Description and ecology of some early stages of fishes in the River Sinnamary (French Guiana, South America). *Folia Zoologica*. **50**(monograph. 1), 76-79.
- Porter S.M. & Treilacker G.H. (1999) The development of the digestive tract and eye in larval walleye pollock, *Theragra chalcogramma*. *Fishery Bulletin*. **97**, 722-729.
- Probst W.N. & Eckmann R. (2009) Diet overlap between young-of-the-year perch, *Perca fluviatilis* L., and burbot, *Lota lota* (L.), during early life-history stages. *Ecology of Freshwater Fish*. **18**, 527-537.
- Quist M.C., Guy C.S., Bernot R.J. & Stephen J.L. (2004) Factors related to growth and survival of larval walleyes: implications for recruitment in a southern Great Plains reservoir. *Fisheries Research*. **67**, 215-225.
- Rossi L.M. (1989) Alimentación de larvas de *Salminus maxillosus* (Val., 1840) (Pisces, Characidae). *Iheringia-Série Zoológica*. **69**, 49-59.
- Rossi L.M. (1992) Evolución morfométrica del aparato digestivo de postlarvas y prejuveniles de *Prochilodus lineatus* (Val., 1847) (Pisces, Curimatidae) y su relación con la dieta. *Revista Hydrobiologia Tropical*. **25**, 159-167.
- Rossi L.M. (2001) Ontogenetic diet shifts in a neotropical catfish, *Sorubim lima* (Schneider) from the River Paraná System. *Fisheries Management and Ecology*. **8**, 141-152.
- Russo T., Costa C. & Cataudella S. (2007) Correspondence between shape and feeding habit changes throughout ontogeny of gilthead sea bream *Sparus aurata* L., 1758. *Journal of Fish Biology*. **71**, 629-656.
- Santin M., Bialetzki A. & Nakatani K. (2004) Mudanças ontogênicas no trato digestório e dieta de *Apareiodon affinis* (Steindachner, 1879) (Osteichthyes, Parodontidae). *Acta Scientiarum*. **26**, 291-298.
- Santin M., Di Benedetto M., Bialetzki A., Nakatani K. & Suiberto M.R. (2005) Aspectos da dieta de larvas de *Astyanax janae* (Eigenmann, 1908) (Osteichthyes, Characidae) no reservatório de Guaricana, rio Arraial, Estado do Paraná. *Boletim do Instituto de Pesca*. **31**, 73-80.
- Santin M. & Bialetzki, A. Partição de recursos durante a ontogenia inicial de duas espécies de scianídeos do Pantanal matogrossense. (em preparação)
- Sazima I. (1980) Behavior of two Brazilian species of Parodontidae fishes, *Apareiodon piracicabae* and *Apareiodon ibitiensis*. *Copeia*. 166-169.
- Statsoft, INC. Stastitca (Data Analysis Software System) Version 7.1 (www.statsoft.com)
- Suiberto M.R., Galuch A.V., Bialetzki A. & Nakatani K. (2009) Ontogenetic shifts in the digestive tube and diet of *Bryconamericus stramineus* Eigenmann, 1908 (Osteichthyes, Characidae). *Acta Limnologica Brasiliensia*. **21**, 465-472.
- Thorp J.H. & Covich A.P. (1991) *Ecology and classification of North America freshwater invertebrates*. Academic Press, New York.
- Zavala-Camin L.A. (1996) *Introdução aos estudos sobre alimentação natural de peixes*. EDUEM, Maringá.
- Yoneda N. T. (1999) Plâncton. Centro de Estudos do Mar, Universidade Federal do Paraná.

Ward-Campbell B.M.S. & Beamish F.W.H. (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.

Wootton R. J. (1998) *Ecology of teleost fishes*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

**2 SELETIVIDADE ALIMENTAR DE LARVAS E JUVENIS DE PEIXES
NEOTROPICAIS DE DIFERENTES CATEGORIAS TRÓFICAS**

RESUMO

Este trabalho teve como objetivo estudar se a seletividade alimentar das larvas e juvenis é influenciada tanto pela abundância do alimento no ambiente quanto pelas restrições do tamanho da boca considerando as espécies de peixes *Catathyridium jenynsii*, *Pyrrhulina australis* e *Hoplosternum littorale*. O material foi obtido em duas lagoas da planície alagável do alto rio Paraná (lagoa dos Patos e Finado Raimundo), Estado do Mato Grosso do Sul, entre os meses de outubro a março dos anos de 2005 a 2009. Concomitantemente às amostragens de ictioplâncton foram colhidas amostras de zooplâncton. Após as coletas com redes de plâncton, as amostras foram triadas e as larvas e juvenis identificados e medidos quanto ao comprimento da cabeça e da maxila superior, e agrupados em estágios de desenvolvimento. O zooplâncton também foi identificado e quantificado. Para testar as relações corporais entre o tamanho da boca e o comprimento da cabeça entre as espécies utilizou-se a Análise de Covariância (ANCOVA) e para cada espécie, aplicou-se o teste de Regressão Linear. As diferenças na dieta e a variação desta em relação ao tamanho da boca intra e interespecífica foram avaliadas através do Procedimento de Permutação Multi-resposta. A existência de itens que funcionam como indicadores da dieta entre as espécies foi avaliada através da Análise de Espécies Indicadoras e para a escolha da presa na comunidade zooplânctônica foram obtidos os valores de seletividade. O tamanho da boca apresentou uma relação significativa com o comprimento da cabeça, aumentando nas três espécies de maneira diferenciada. Para as larvas e juvenis de *C. jenynsii* o aumento do tamanho dos itens consumidos está relacionado ao incremento da boca, enquanto para *P. australis* e *H. littorale* houve variação dos tamanhos dos itens ingeridos. A composição da dieta variou inter e intraespecificamente, e foi diferente em função do tamanho da boca somente em *C. jenynsii* e *H. littorale*. Os itens indicadores encontrados em *C. jenynsii* foram Cladocera e Calanoida e para *H. littorale* foram *Alona* sp., Chydoridae, *Chydorus nitidulus*, *Daphnia gessneri*, *Diaphanosoma birgei* e Calanoida, enquanto para *P. australis* não foi encontrada nenhuma espécie. Os itens mais abundantes no meio foram Rotifera, seguido de Cladocera e Copepoda. As larvas de *C. jenynsii* selecionaram principalmente presas da ordem Cladocera e os juvenis, Copepoda. O mesmo pode ser observado para larvas de *P. australis*. Para *H. littorale* não houve seleção nos estágios de pré-flexão e nos juvenis, somente em flexão e pós-flexão, principalmente de *Moina minuta* e *Platyonus* sp. Assim pode-se concluir que a seleção do alimento é influenciada pelo tamanho da boca, enquanto que a abundância do alimento influencia, individualmente, as espécies e estágios de desenvolvimento. As espécies se diferenciam em relação a dieta e o tamanho da boca, sendo este último importante na determinação do tamanho da presa. Alguns itens funcionam como indicadores da dieta das espécies, onde diferenças morfológicas da boca determinam a variação dos tipos. A seletividade acontece de maneira diferente para cada espécie e estágio de desenvolvimento, pois podem selecionar o alimento ou aproveitar a abundância no meio. Para isto depende da capacidade de natação e acuidade visual, o que influencia na captura e ingestão do alimento.

Palavras-chave: Larvas de peixes. Tamanho da boca. Seleção de presa. Lagoas. Zooplâncton.

2.1 Introdução

Os peixes de água doce da região tropical exibem grande diversidade em suas características morfológicas, fisiológicas, ecológicas e nos padrões do ciclo de vida. Contudo, se considerarmos somente o desenvolvimento inicial, observa-se uma série de etapas vulneráveis, das quais a mais importante é o período de transição entre a alimentação endógena e a exógena (Kamler 1992). Nesse período, a sobrevivência das larvas depende da quantidade de suprimento alimentar endógeno e da disponibilidade de alimento adequado no meio. Segundo Gerking (1994) a maioria das larvas de peixes se alimenta de zooplâncton, sendo que no ambiente de água doce a principal fonte de alimento utilizada são os cladóceros. No entanto, Santin & Bialetzki (em preparação) discute que apesar destes serem importantes na dieta das larvas, outros itens, como rotíferos, copépodes e insetos também têm importância dependendo da espécie e da fase de desenvolvimento na qual ela se encontra.

Diferenças observadas entre os predadores nos padrões de tamanho das presas podem ser atribuídas à variabilidade das características morfológicas e comportamentais, sendo a morfologia da boca considerada determinante na variação do tipo de presa e tamanho dos itens consumidos pelos peixes (Scharf *et al.* 2000), estando intimamente relacionada a seleção do alimento (Bremigan & Stein 1994).

No decorrer do desenvolvimento, as larvas podem selecionar o alimento por tamanho, mobilidade, distribuição espacial ou de acordo com a densidade (Kamler 1992). Para Nunn *et al.* (2007) o fator chave para a seleção da presa é a sua disponibilidade no meio, a qual determina a dieta das larvas, enquanto que as restrições de morfologia e comportamento e o nível de desenvolvimento são os fatores que limitam o espectro da dieta. Já para Makrakis *et al.* (2008), fatores como a morfologia do trato digestório, a acuidade visual, a maneira como esta forrageia e a motilidade são características fundamentais que determinam a dieta de cada espécie. Além disso, as larvas de peixes apresentam, em sua maioria, uma sobreposição interespecífica na dieta, com diversidade alimentar e características espécie-específicas importantes que podem sofrer alterações durante o desenvolvimento.

A interação entre os fatores que influenciam a captura e a seleção de alimento pelos peixes, como a morfologia da presa e a sua abundância, assim como o tamanho do predador é bem menos conhecida em peixes jovens do que em adultos (Mayer & Wahl 1997). Aparentemente há uma falta de conhecimento sobre os padrões gerais de seletividade alimentar para jovens e, principalmente, para as larvas. Desta forma, entender a interação entre os tamanhos das larvas e juvenis e de suas presas, bem como dos táxons das presas e sua

abundância no meio podem auxiliar nos estudos sobre crescimento e sobrevivência dos estágios iniciais de peixes. Assim a hipótese para este trabalho é que a seletividade alimentar das larvas é influenciada tanto pela abundância do alimento no ambiente, quanto por restrições morfológicas, neste caso o tamanho da boca. Procurando entender algumas das relações existentes entre predador e presa trabalhou-se as seguintes questões: Qual a relação entre o tamanho da boca e o comprimento da cabeça das larvas e juvenis das espécies de peixes estudadas? Existe relação entre o tamanho da boca e dos itens utilizados na dieta das larvas e dos juvenis? As espécies se diferenciam quanto a dieta e o tamanho da boca? Quais os itens alimentares podem funcionar como indicadores da dieta das espécies? As larvas e juvenis selecionam o alimento ou o capturam de acordo com a sua abundância no meio?

2.2 Métodos

2.2.1 Área de estudo

As coletas foram realizadas na região do rio Ivinhema, um dos principais afluentes da margem direita do rio Paraná, cuja bacia possui 38.200 km² (Figura 1). Neste ambiente foram distribuídas duas estações de amostragens, sendo uma na lagoa dos Patos - LPA (22°49'22"S; 53°33'10"), situada na margem esquerda e outra na lagoa do Finado Raimundo - LFR (22°47'40"S; 53°32'14"), situada na margem direita do rio, sendo ambas permanentemente conectadas ao rio.

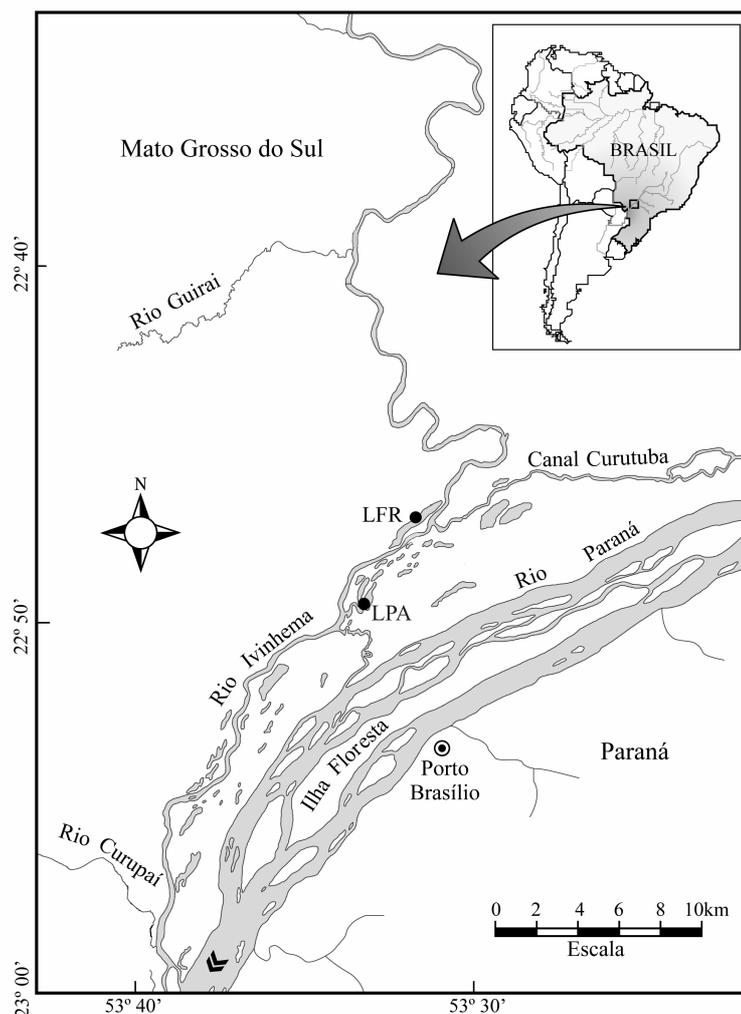


Figura 1 – Localização da área de amostragem.

2.2.2 Coleta e análise em laboratório

As coletas foram realizadas entre os meses de outubro a março de 2005 a 2009 utilizando-se redes de plâncton do tipo cônico-cilíndricas, com malha 0,5 mm. Para a captura de juvenis foi utilizado um “peneirão” de 1,5 x 1,0 m, confeccionado em malha 0,5 mm, o qual amostrou a vegetação aquática marginal dos diferentes ambientes.

Concomitantemente às amostragens de ictioplâncton foram colhidas amostras de zooplâncton por meio de uma bomba hidráulica, o qual foi utilizado nesta análise por se tratar de um importante recurso alimentar para larvas e juvenis de peixes (Santin & Bialetzki em preparação). As amostragens ocorreram através da sucção de 200 litros de água, filtrados em uma rede de 70 µm de malha, com intervalo de doze horas (12:00 e 00:00 h). As amostras de ictioplâncton e zooplâncton foram acondicionadas em frascos de polietileno e fixadas em formol 4%, tamponado com carbonato de cálcio.

Em laboratório, as amostras foram triadas e as larvas e juvenis separados do restante do material sob microscópio estereoscópico, utilizando-se placa do tipo Bogorov. Posteriormente, os exemplares foram identificados seguindo a técnica de sequência de desenvolvimento proposta por Ahlstrom & Moser (1976) e segundo Nakatani *et al.* (2001). Após a identificação, as larvas e os juvenis foram classificados em períodos larvais (estágios de pré-flexão, flexão e pós-flexão) e juvenil (Ahlstrom & Ball 1954, modificado por Nakatani *et al.* 2001) e medidas quanto ao comprimento da cabeça (CC).

Para testar a hipótese proposta neste estudo foram selecionadas larvas e juvenis de diferentes espécies. Os critérios considerados para a escolha foram: a existência de no mínimo 50 indivíduos por espécie, a presença de larvas em diferentes estágios de desenvolvimento e de juvenis, e que tivessem adultos pertencentes a diferentes guildas tróficas. Das espécies coletadas somente três atenderam os critérios estabelecidos, *Catathyridium jenynsii* (Günther, 1862) (linguado), *Pyrrhulina australis* Eigenmann & Kennedy, 1903 (charutinho) e *Hoplosternum littorale* (Hancock, 1828) (tamboatá).

Para a análise da dieta, as larvas e juvenis tiveram seus tubos digestórios retirados através de um corte longitudinal no abdome, com uso de estilete ou bisturi, quando necessário, e abertos sobre uma lâmina. Nas larvas em estágios de pré-flexão e flexão foi analisado todo o conteúdo do tubo digestório, enquanto que naquelas em pós-flexão e juvenis foi analisado apenas o estômago e os dois terços anteriores do intestino, devido ao alto grau de digestão dos itens alimentares na sua porção final (Makrakis *et al.* 2008).

Os itens encontrados nos tubos digestórios das larvas e juvenis das espécies analisadas foram identificados sob microscópio (Needham & Needham 1982, Thorp & Covich 1991, Elmoor-Loureiro 1997), agrupados (cladóceros, copépodes e rotíferos), contados e medidos (rotíferos; cladóceros: comprimento total do corpo, incluindo os espinhos e helmets; e copépodes: da cabeça à base do ramo caudal), considerando aqueles itens que se encontravam inteiros.

As amostras de zooplâncton coletadas no ambiente foram quantificadas e identificadas no Laboratório de Zooplâncton do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura da Universidade Estadual de Maringá.

A fim de testar a relação entre o tamanho do item consumido e o tamanho da boca (TAB), os indivíduos selecionados para análise da dieta tiveram o comprimento da maxila superior medido (Shirota 1978) calculando-se a abertura de boca em 90°.

2.2.3 Análise dos dados

Para avaliar a relação entre o tamanho da boca e o comprimento da cabeça (CC) (co-variável) entre as espécies, foi utilizada uma análise de covariância (ANCOVA) (Dowdy & Wearden 1991). Para cada uma das espécies, aplicou-se o teste de regressão linear com o intuito de modelar os dados em função de uma equação. Estas análises foram realizadas utilizando o pacote Statistica 7.0.

Para testar as diferenças na dieta entre as espécies e se, dentro de cada espécie, a dieta varia de acordo com o tamanho da boca foi utilizado o MRPP (Procedimento de Permutação Multi-resposta). Para isto, foi realizada a comparação pareada da dieta inter e intraespecífica, considerando os estágios de desenvolvimento e o tamanho da boca, sendo também calculada a distância de Sorensen (McCune & Grace 2002). Já a análise de Espécies Indicadoras (Ind Val, Dufrene & Legendre 1997) foi utilizada para identificar a existência de itens que funcionam como indicadores da dieta entre as espécies. Este índice representa a combinação da abundância e da frequência dos itens para um grupo em particular. A significância foi testada usando o procedimento de Monte Carlo com 10.000 permutações (Fortin & Gurevitch 1993). Estas análises foram realizadas utilizando o software Pcord 4.0.

Para caracterizar a escolha da presa na comunidade zooplancônica foram obtidos os valores de seletividade (Chesson 1983), sendo esta calculada como:

$$\alpha_i = \frac{r_i/n_i}{\sum_{i=1}^m (r_i/n_i)} , i = 1, \dots, m$$

onde r_i e n_i é a proporção do tipo de presa i na dieta e no ambiente, respectivamente, e m corresponde ao número de presas disponíveis. Esse índice varia de 0 a 1, onde valores de seletividade igual a $1/m$ indicam seleção ao acaso, valores acima de $1/m$ indicam seleção ativa e valores inferiores a $1/m$ indicam ausência de seleção.

2.3 Resultados

O tamanho da boca apresentou uma relação significativa com o comprimento da cabeça, aumentando nas três espécies de maneira diferente (Tabela 1). Nesta análise também foi possível verificar que as relações corporais entre as espécies apresentaram diferenças durante os estágios larvais e nos juvenis. Nos primeiros estágios as larvas de *P. australis* apresentaram os menores tamanhos da boca em relação às outras espécies. Já *H. littorale* apresentou os maiores tamanhos somente em pré-flexão, enquanto *P. australis*, apenas em pós-flexão. Com

exceção do estágio de pré-flexão, *C. jenynsii* apresentou o maior tamanho da boca (Tabela 2; Figura 2).

Tabela 1 - Resultados da Análise de Covariância (ANCOVA) para a relação entre o tamanho da boca (TAB) e comprimento da cabeça (CC), obtidas em larvas e juvenis de *Catathyridium jenynsii*, *Pyrrhulina australis* e *Hoplosternum littorale* capturadas nas lagoas dos Patos e Finado Raimundo, rio Ivinhema, MS, no período de outubro a março de 2005 a 2009. Nível de significância adotada $p < 0,05$.

| Medidas | Intercepto | | Covariável Categórica (Espécies) | | Covariável Contínua (CC) | | R ² do modelo |
|---------|------------|-------|----------------------------------|-------|--------------------------|-------|--------------------------|
| | F | p | F | p | F | p | |
| TAB | 20,83 | 0,000 | 22,29 | 0,000 | 697,38 | 0,000 | 0,77 |

Tabela 2 - Parâmetros da análise de Regressão Linear para a relação entre o tamanho da boca e o comprimento da cabeça, obtidas em larvas e juvenis de *Catathyridium jenynsii* (CJ), *Pyrrhulina australis* (PA) e *Hoplosternum littorale* (HL) capturadas nas lagoas dos Patos e Finado Raimundo, rio Ivinhema, MS, no período de outubro a março de 2005 a 2009. (Nível de significância adotada $p < 0,05$).

| Espécies | a | t | p | b | t | p |
|----------|--------|-------|-------|-------|-------|-------|
| CJ | 0,115 | 4,838 | 0,000 | 0,455 | 27,66 | 0,000 |
| PA | -0,072 | -1,28 | 0,203 | 0,305 | 14,96 | 0,000 |
| HL | 0,268 | 9,46 | 0,000 | 0,223 | 18,39 | 0,000 |

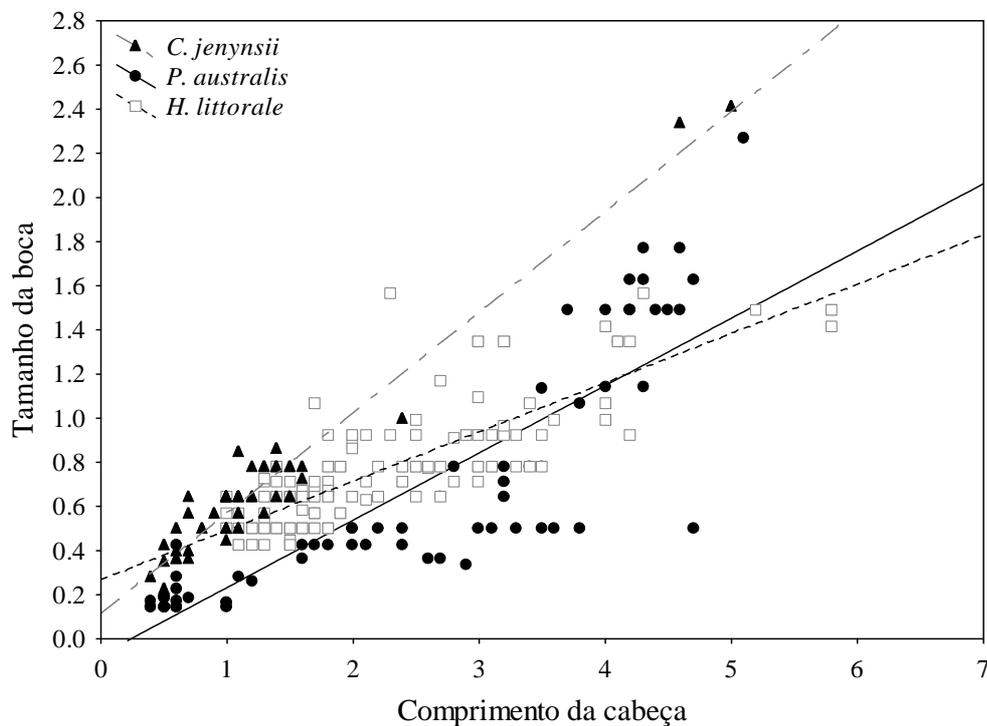


Figura 2 - Relações entre o tamanho da boca e o comprimento da cabeça (mm) obtidas em larvas e juvenis de *Catathyridium jenynsii* (\blacktriangle), *Pyrrhulina australis* (\bullet) e *Hoplosternum littorale* (\square).

Para as larvas e juvenis de *C. jenynsii* o aumento do tamanho dos itens consumidos acompanhou o incremento da boca, enquanto para *P. australis* e *H. littorale* apesar da boca ter

aumentado, houve variação dos tamanhos das presas consumidas (Figura 3). A variação de tamanho dos itens foi de 0,19 a 1,35 mm (média de 0,57 mm) em *C. jenynsii*, 0,10 a 1,35 mm (média de 0,46 mm) para *P. australis* e de 0,10 a 1,55 mm (média de 0,41 mm) para *H. littorale*.

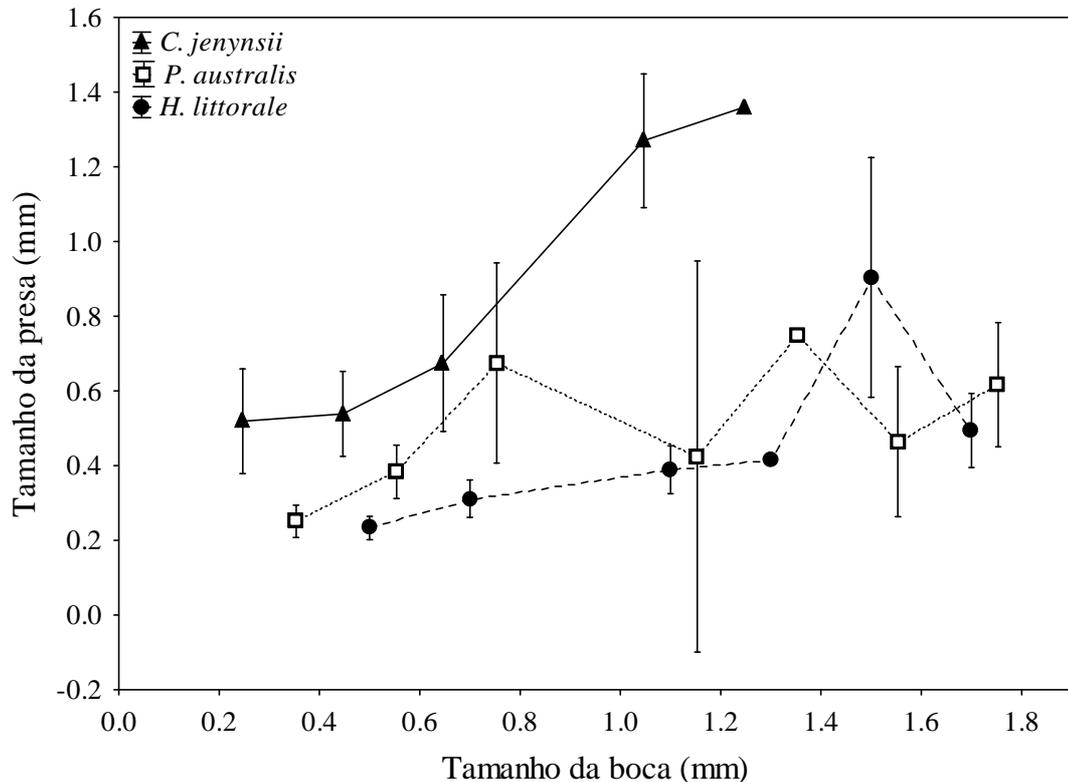


Figura 3 – Relação entre o tamanho da presa e o tamanho da boca observada em larvas e juvenis de *Catathyridium jenynsii*, *Pyrrhulina australis* e *Hoplosternum littorale* capturadas nas lagoas dos Patos e Finado Raimundo, rio Ivinhema, MS, no período de outubro a março de 2005 a 2009. (marcadores=média; barras=erro padrão).

A composição da dieta variou para todas as espécies (MRPP: $n = 180$, $A = 0,074$, $T = -40,9$, $p < 0,001$) e também entre elas: *C. jenynsii* X *P. australis* (MRPP: $n = 83$, $A = 0,087$, $T = -22,9$, $p < 0,001$); *C. jenynsii* X *H. littorale* (MRPP: $n = 131$, $A = 0,066$, $T = -33,4$, $p < 0,001$); e *H. littorale* X *P. australis* (MRPP: $n = 146$, $A = 0,033$, $T = -22,9$, $p < 0,001$). Entretanto, intraespecificamente, a dieta foi diferente em função do tamanho da boca somente em *C. jenynsii* (MRPP: $n = 34$, $A = 0,088$, $T = -2,7$, $p < 0,01$) e *H. littorale* (MRPP: $n = 97$, $A = 0,015$, $T = -3,4$, $p < 0,01$). Para *P. australis* a dieta foi similar (MRPP: $n = 49$, $A = 0,006$, $T = -0,8$, $p > 0,05$).

A análise de espécies indicadoras (ISA) isolou a taxa indicativa das espécies. Os itens indicadores encontrados em *C. jenynsii* foram Cladocera e Calanoida (ISA: $n = 34$, $p < 0,05$).

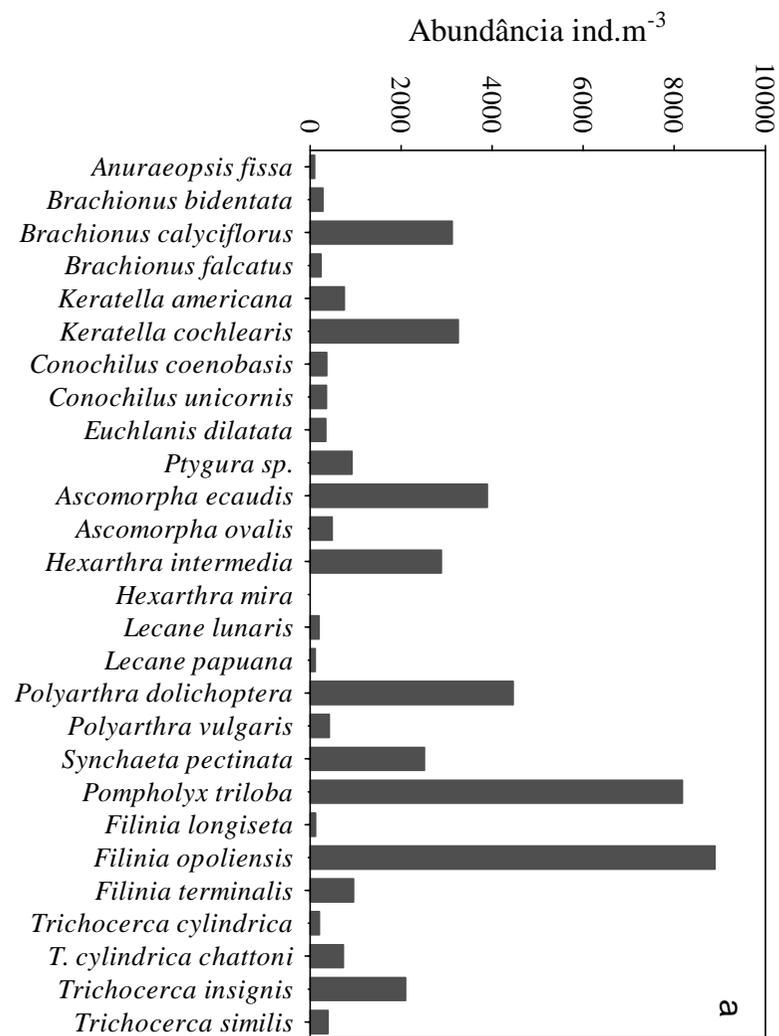
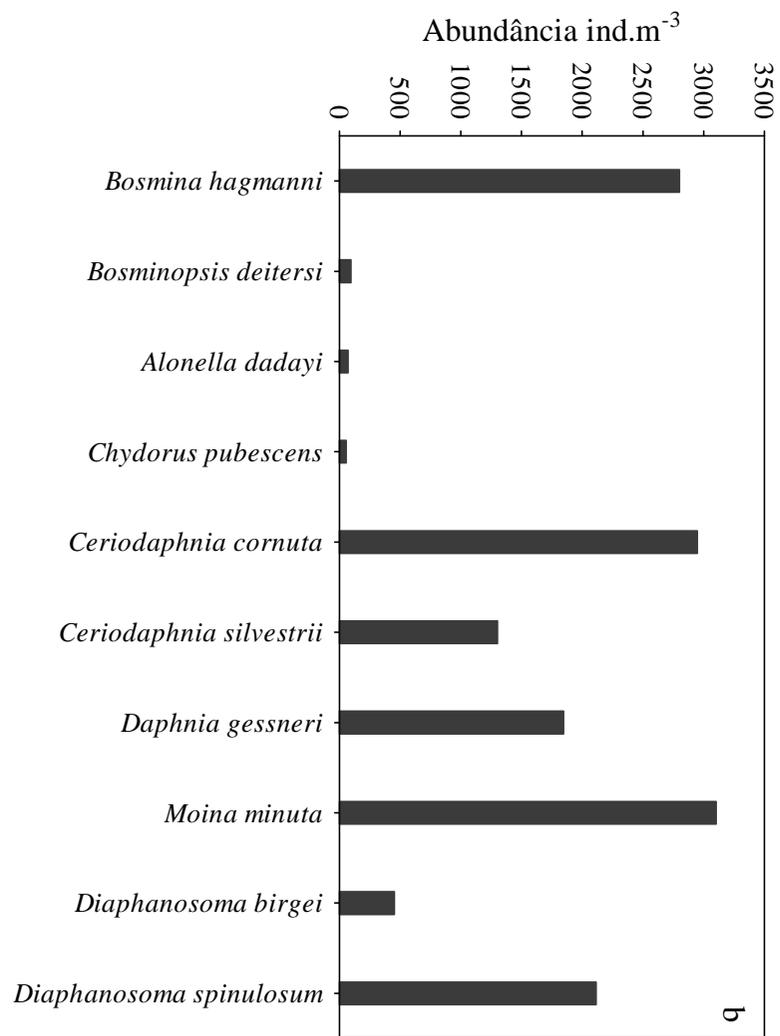
Para *H. littorale* foram *Alona* sp., Chydoridae, *Chydorus nitidulus*, *Daphnia gessneri*, *Diaphanosoma birgei* e Calanoida (ISA: $n = 97$, $p < 0,05$), enquanto para *P. australis* não foi encontrada nenhuma espécie indicadora (ISA: $n = 49$, $p > 0,05$). (Tabela 3).

Tabela 3. Resultados da análise de Indicador de Espécies (Ind Val). Valores indicadores da contribuição da dieta em relação às espécies, *Catathyridium jenynsii* (CJ) e *Hoplosternum littorale* (HL).

| Taxa | CJ | HL | P |
|----------------------------|-----------|-----------|----------|
| Cladocera | 42,9* | 24 | 0,032 |
| <i>Alona</i> sp. | 0 | 35* | 0,010 |
| Chydoridae | 0 | 29,5* | 0,009 |
| <i>Chydorus nitidulus</i> | 0 | 50* | 0,003 |
| <i>Daphnia gessneri</i> | 0 | 20* | 0,049 |
| <i>Diaphanosoma birgei</i> | 0 | 20* | 0,049 |
| Calanoida | 46,2* | 27,1* | 0,032 |

* valores significativos

A análise da composição do zooplâncton no ambiente mostrou uma maior abundância de Rotifera, sendo *Felinia opoliensis*, *Pompholyx triloba*, *Polyarthra dolichoptera* e *Ascomorpha ecaudis* as espécies mais abundantes (Figura 4a). Dentre os itens da ordem Cladocera, *Moina minuta*, *Ceriodaphnia cornuta*, *Bosmina hagmanni*, *Diaphanosoma spinulosum* e *D. gessneri* foram os mais abundantes (Figura 4b), e entre Copepoda, Cyclopoida, copepodito de Cyclopoida, Calanoida e copepodito de Calanoida foram os mais abundantes (Figura 4c).



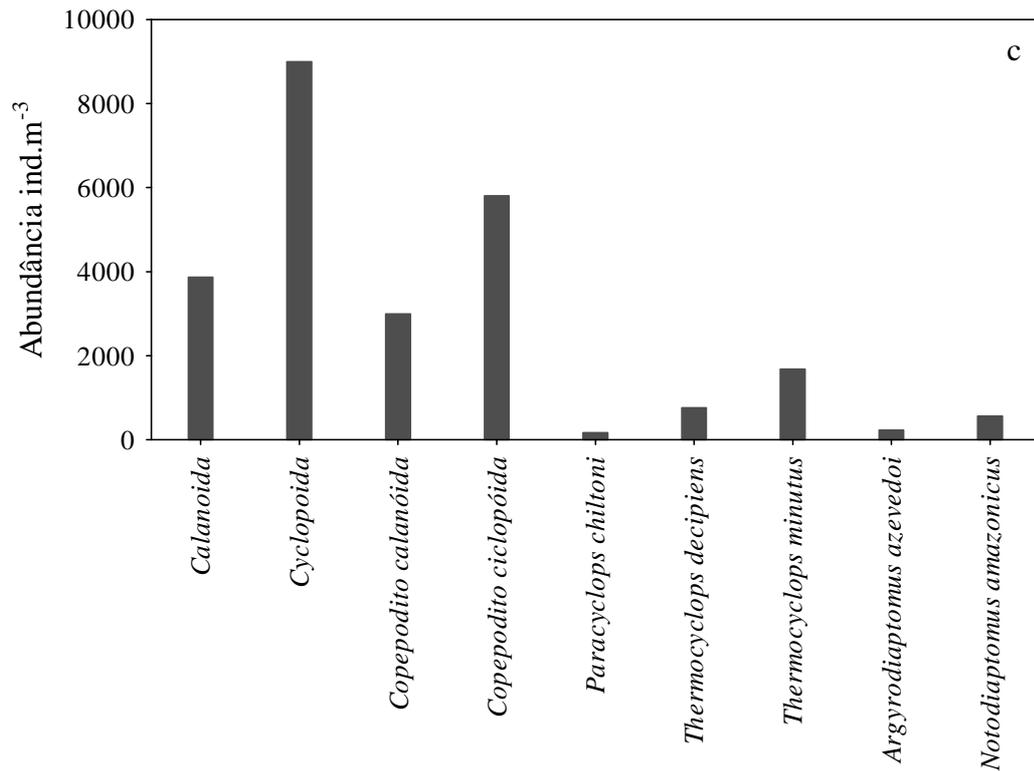


Figura 4 - Abundância de Rotifera (a), Cladocera (b) e Copepoda (c) verificada entre os meses de outubro a março de 2005 a 2009 nas lagoas dos Patos e Finado Raimundo, rio Ivinhema, MS.

As larvas de *C. jenynsii* selecionaram principalmente itens da ordem Cladocera. Em todos os estágios larvais houve alta seleção por *Bosmina hagmanni*, entretanto, *Diaphanosoma* sp. foi selecionado principalmente por larvas em pré-flexão, *Moina minuta*, *Daphnia* sp. e *Calanoida*, pelas em flexão e *Calanoida* e *Cyclopoida*, pelos juvenis (Figura 5).

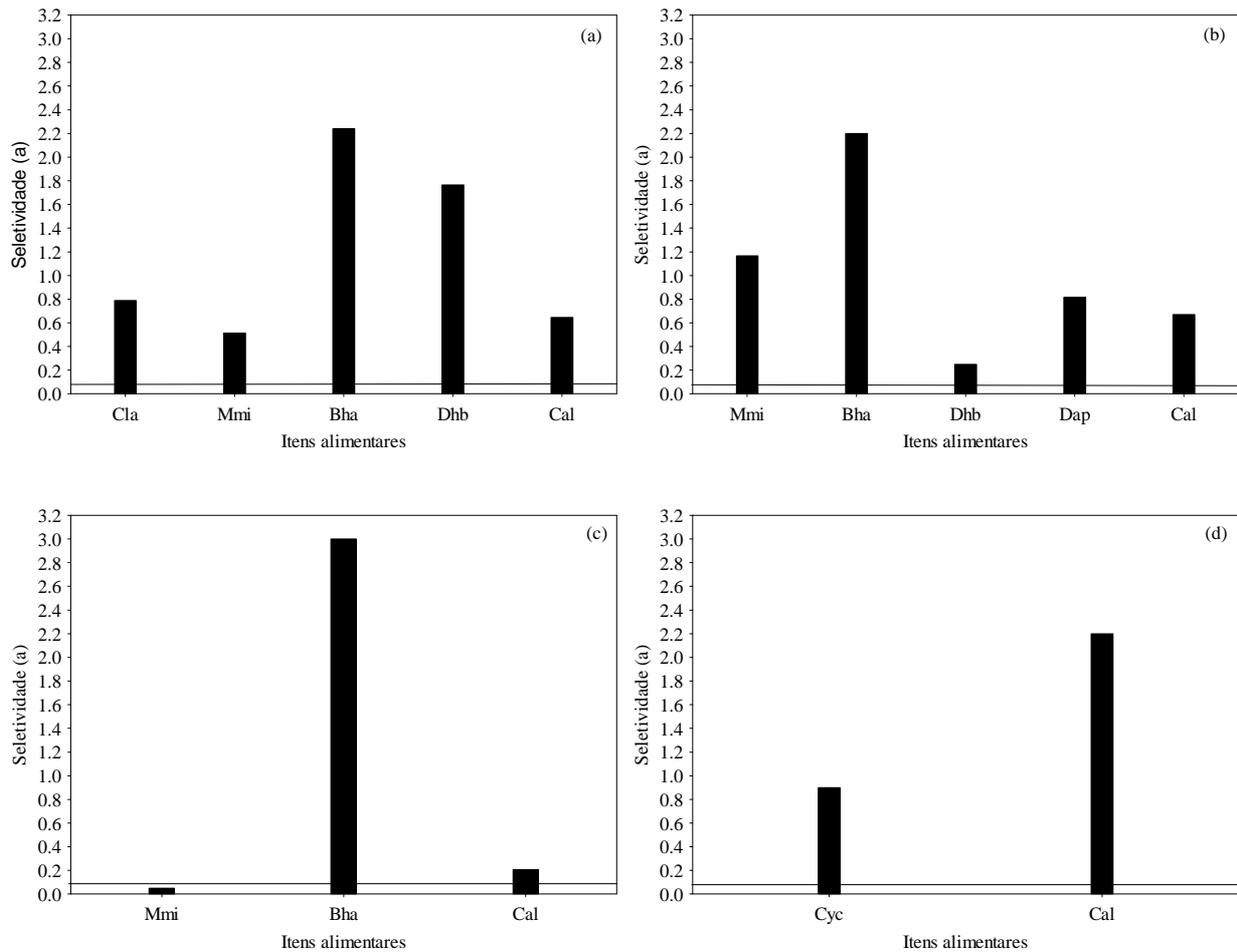


Figura 5 -. Seletividade alimentar de larvas e juvenis de *C. jenynsii* capturadas nas lagoas dos Patos e Finado Raimundo, rio Ivinhema, MS, no período de outubro a março de 2005 a 2009. (a) pré-flexão; (b) flexão; (c) pós-flexão e (d) juvenil. Cla - Cladocera, Mmi - *M. minuta*, Bha - *B. hagmanni*, Dia - *Diaphanosoma* sp., Dap - *Daphnia* sp., Cal - Calanoida e Cyc - Cyclopoida. — linha neutra.

As larvas de *P. australis* selecionaram principalmente itens da ordem Copepoda. No estágio de flexão não houve seleção do alimento. Em pós-flexão houve alta seleção de *Lecane* sp., Copepodito, *Chydorus* sp., Calanoida e *Lecane bulla*. Os juvenis selecionaram Calanoida, *L. bulla* e Copepoda (Figura 6).

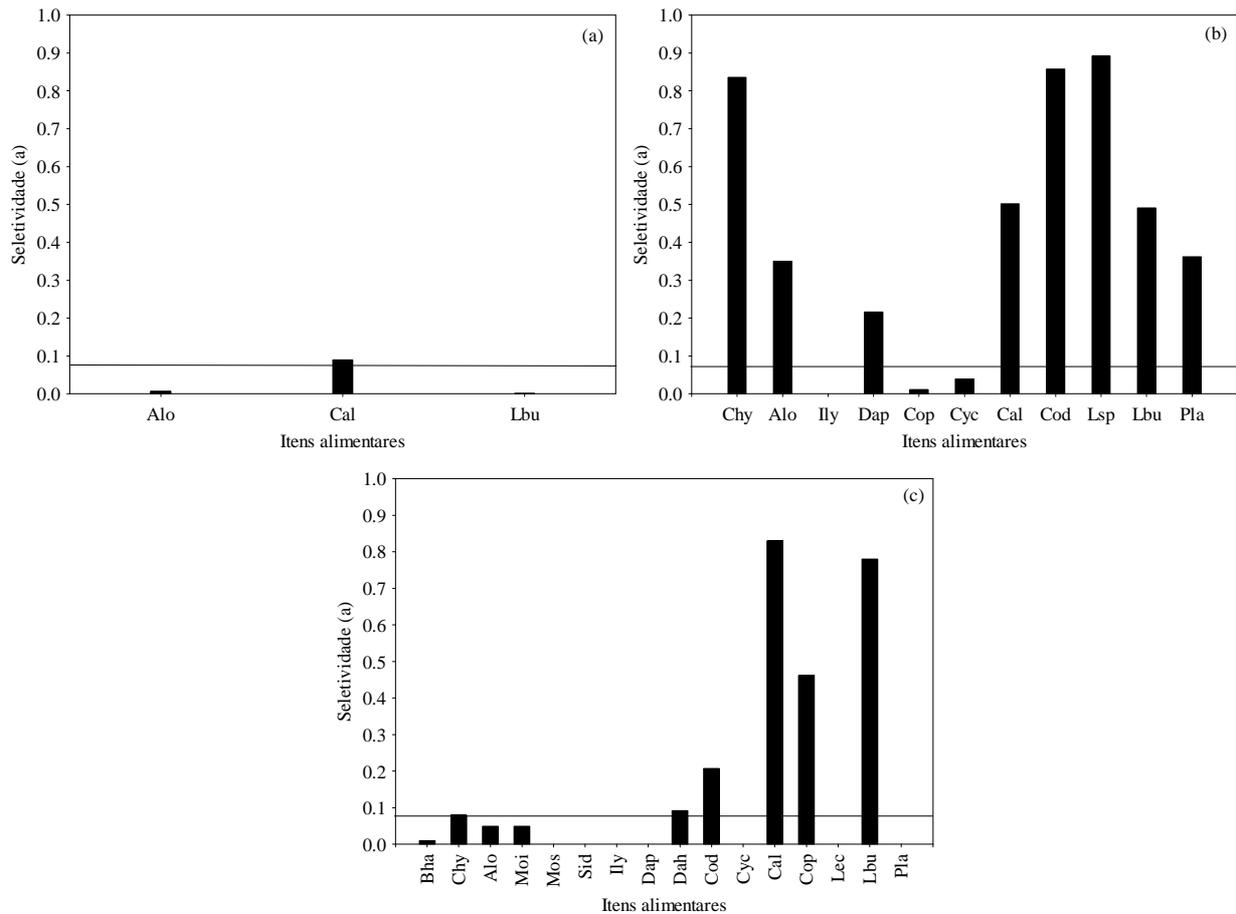


Figura 6 -. Seletividade alimentar de larvas e juvenis de *P. australis* capturadas nas lagoas dos Patos e Finado Raimundo, rio Ivinhema, MS, no período de outubro a março de 2005 a 2009 . (a) flexão; (b) pós-flexão e (c) juvenis. Alo – *Alonella* sp., Bhg – *B. hagdmani*, Chy – *Chydorus* sp., Dah – Daphnidae, Dap – *Daphnia* sp., Ily - *Ilyocryptus* sp., Moi – Moinidae, Mos – *Moina* sp., Sid – Sididae, Cop – Copepoda, Cod – Copepodito, Cal – Calanoida, Cyc – Cyclopoida, Lec – *Lecane* sp., Lbu – *L. bulla*, Pla – *Platyonus* sp. — linha neutra.

Para *H. littorale*, praticamente, não houve seleção nos estágios de pré-flexão e nos juvenis. Contudo, em flexão houve seleção dos itens *Platyonus* sp., *M. minuta* e *Lecane* sp., enquanto em pós-flexão, foram selecionados *M. minuta*, *Bosminopsis deitersi* e *Platyonus* sp. (Figura 7).

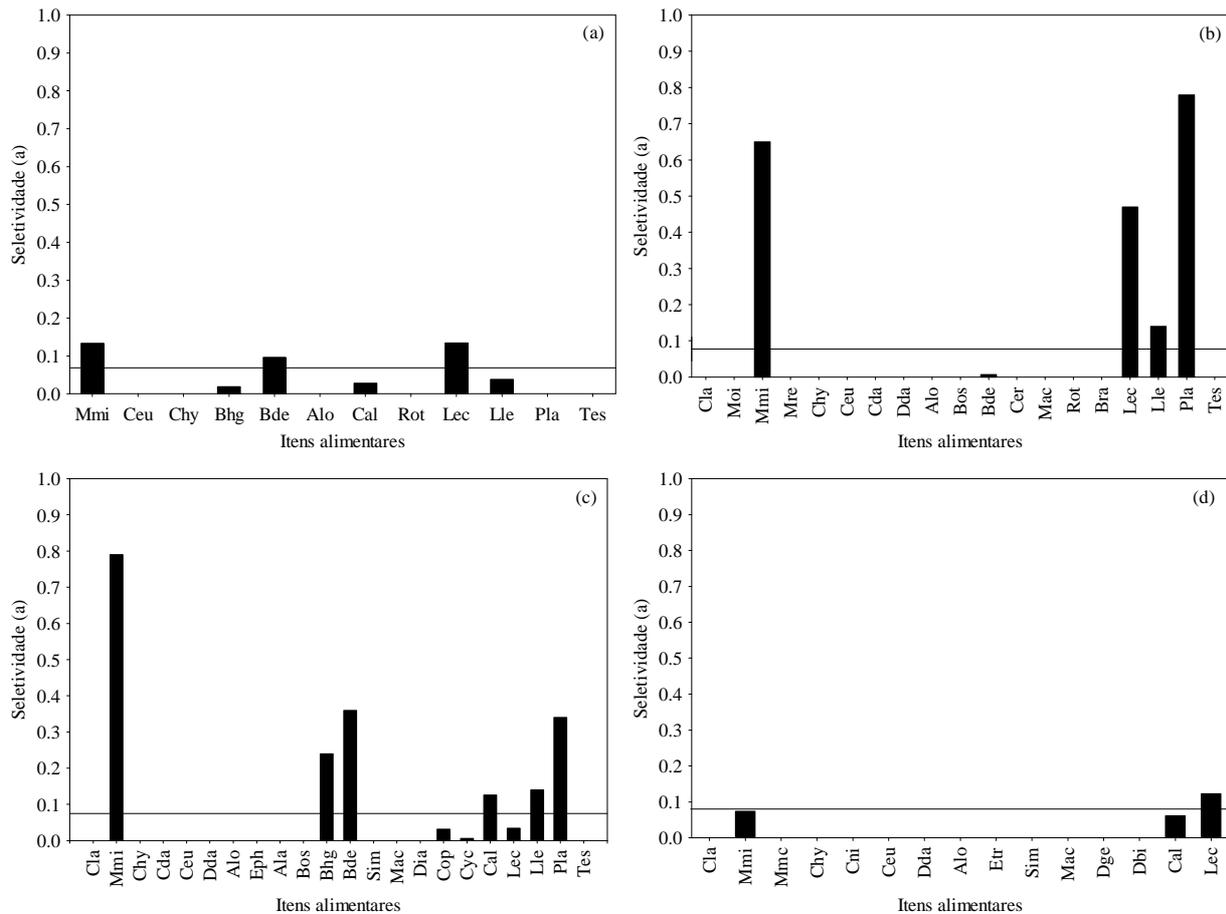


Figura 7. Seletividade alimentar de larvas e juvenis de *H. littorale* capturadas nas lagoas dos Patos e Finado Raimundo, rio Ivinhema, MS, no período de outubro a março de 2005 a 2009. (a) pré-flexão; (b) flexão; (c) pós-flexão e (d) juvenis. Cla – Cladocera, Moi – Moinidae, Mmi – *M. minuta*, Mre – *M. reticulata*, Mmc – *M. micrura*, Chy – *Chydorus* sp., Cda – *Camptocercus dadayi*, Ceu – *C. eurynotus*, Dda - *Disparalona dadayi*, Alo – *Alonella* sp., Eph - *Ephemeroporus* sp., Etr – *E. tridentatus*, Ala – *Alona* sp., Bos – *Bosmina* sp., Bhg - *B. hagmanni*, Bde - *Bosminopsis deitersi*, Dge – *D. gessneri*, Cer – *Ceriodaphnia* sp., Sim - *Simocephalus* sp., Mac - *Macrotrix* sp., Dia – *Diaphanosoma* sp., Dbi – *D. birgei*, Cop – Copepoda, Cyc – Cyclopoida, Cal – Calanoida, Rot – Rotifera, Lec – *Lecane* sp., Lle – *L. leontina*, Pla – *Platyonus* sp., Tes – *Testudinella* sp. — linha neutra.

2.4 Discussão

As larvas de peixes geralmente passam por processos muito complexos de morfogênese e diferenciação durante o crescimento, sendo que uma das mudanças mais importantes que ocorrem com as larvas de peixes é a do trato digestório, onde a boca tem importância fundamental na captura das presas (Ward-Campbell & Beamish 2005). De acordo com Scharf *et al.* (2000) diferenças na morfologia da boca tem sido apontadas como determinantes na variação dos tipos de presas e tamanhos consumidos por peixes predadores.

Nas espécies estudadas, o incremento no tamanho da boca está relacionado com o aumento da cabeça, sendo esta relação diferente entre as espécies e também entre os estágios de desenvolvimento. Concomitantemente ao incremento do tamanho da boca, houve também

aumento do tamanho do zooplâncton ingerido. Resultado semelhante foi encontrado por Osterggaard *et al.* (2005) em um estudo realizado com larvas de quatro espécies de peixes de ambiente marinho e por Makrakis *et al.* (2008) com larvas de três espécies de ambiente dulcícola. De acordo com Schael *et al.* (1991), quando as larvas são planctívoras, o aumento progressivo do tamanho das presas capturadas está fortemente correlacionada com um aumento do tamanho da boca, o que pode ser considerado fator decisivo na capacidade das larvas em capturar e ingerir presas de diferentes tamanhos (Soares & Hayashi 2005). Além disso, a variação no tamanho do zooplâncton ingerido entre as espécies pode indicar diferentes tamanhos ótimos desta presa (Bremigan & Stein 1994) e hábitos alimentares distintos, o que reduz a competição interespecífica (Sanvicente-Añorve 2006).

As larvas e juvenis de *C. jenynsii* foram as que apresentaram um aumento expressivo do tamanho da boca em relação as demais espécies e consumiram os organismos zooplantônicos de maiores tamanhos, enquanto, as de *P. australis* e *H. littorale* consumiram itens praticamente do mesmo tamanho. Segundo Santin & Bialetzki (em preparação) das três espécies analisadas, *C. jenynsii* foi a que apresentou maior distinção da dieta, consumindo primeiramente Cladocera e, posteriormente, presas maiores como Copepoda e larvas de insetos. Desta forma, as diferenças de tamanho da boca entre as espécies de peixes permitem indicar que as mesmas se alimentam de organismos zooplantônicos de diferentes tamanhos. De acordo com Bremigan & Stein (1994) o tamanho da boca deve corresponder ao tamanho das presas capturadas pelas larvas, podendo variar entre os estágios de desenvolvimento, como entre as espécies. Ainda de acordo com esses autores a boca pode funcionar como um preditor da escolha de presa, porém, deve-se ressaltar que outros fatores influenciam na escolha da presa como, acuidade visual e forrageamento larval.

Inicialmente as espécies de peixes podem apresentar dietas semelhantes, pois as condições estruturais e funcionais das larvas de peixes não são aprimoradas, levando-as a compartilhar os mesmos recursos alimentares (Nunn *et al.* 2007). No entanto, entre as espécies analisadas neste estudo, este padrão não foi encontrado, ou seja, estas não consomem os mesmos itens. De acordo com Santin & Bialetzki (em preparação) larvas e juvenis dessas mesmas espécies apresentam dietas diferenciadas podendo o alimento inicial ser Cladocera, Calanoida, Rotifera, Insecta e/ou outros. Segundo Krebs & Turingan (2003) no decorrer do desenvolvimento inicial dos peixes ocorre um aumento da complexidade no mecanismo funcional de captura da presa, aprimoramento do sistema sensorial e maior diferenciação do intestino, que influenciam na formação da dieta das espécies.

A exceção de *P. australis*, observa-se que a dieta foi diferenciada em função do tamanho da boca, sugerindo que esta variável é determinante para a formação da dieta das espécies (Bremigan & Stein 1994). Deve-se considerar também, que cada espécie possui características ontogênicas, morfológicas e comportamentais que contribuem para a composição da dieta e determinação do local de captura da presa.

Itens indicadores da dieta foram identificados somente para *C. jenynsii* e *H. littorale*. No caso de *C. jenynsii* o item Calanoida indica o consumo de alimentos de maior tamanho, enquanto em *H. littorale* ocorre o consumo de presas que variam de tamanho, como Cladocera e Copepoda, respectivamente. Para Scharf *et al.* (2000) as diferenças morfológicas da boca determinam a variação dos tipos e dos tamanhos de presas. Outro fator que influencia a captura da presa é a habilidade de forrageamento, já que a ingestão de Calanoida exige maior habilidade das larvas e juvenis, pois segundo Makrakis *et al.* (2005) são presas grandes e ágeis na locomoção. Assim o tamanho das presas é um dos principais fatores envolvidos na seleção pelas larvas de peixes e está intimamente relacionada com a habilidade de forrageamento e com o tamanho da boca do predador.

As larvas e juvenis de *P. australis* não apresentaram nenhum item indicador da dieta o que pode estar sendo influenciado pela passagem tardia da alimentação endógena para exógena (Taguti *et al.* 2009), pois nesta espécie o vitelo é totalmente absorvido apenas no início do estágio de flexão, o que proporciona um contato tardio com as presas e intensa exploração dos recursos alimentares.

A comparação entre o que foi consumido e o que estava disponível no meio revelou que não há uma relação entre estas variáveis, ou seja, as larvas estariam selecionando o alimento. De acordo com Krebs & Turingan (2003), o forrageamento destes indivíduos não é apenas dependente do que elas são capazes de ingerir, mas também da atual composição do plâncton. Para Mayer & Wahl (1997), as larvas de peixe têm preferência por determinados táxons e tamanhos de microcrustáceos, não necessariamente os maiores, e preferem Cladocera à Copepoda. Algumas características dos microcrustáceos zooplanctônicos também são levadas em consideração quando são selecionados, como o contraste, o corpo, a pigmentação e a locomoção da presa (Esteves 1998).

Das três espécies estudadas, *C. jenynsii* foi a que mais selecionou o alimento, sendo que nos estágios larvais a seleção foi principalmente por Cladocera e nos juvenis, somente de Copepoda. Já para *P. australis* e *H. littorale*, somente larvas de alguns estágios selecionaram o alimento. Diferenças intraespecíficas, principalmente, morfológicas que ocorrem durante o

desenvolvimento inicial podem influenciar diretamente o comportamento alimentar das espécies.

As larvas iniciais de *C. jenynsii* apresentam hábito pelágico o que facilita a maior captura de Cladocera (Santin & Bialetzki em preparação). Contudo, o aumento do tamanho da boca durante o desenvolvimento inicial da espécie possibilita capturar presas de maior tamanho, como por exemplo Copepoda. No entanto, os juvenis apresentam hábito bentônico semelhante à fase adulta, permanecendo associados ao sedimento, movimentando-se pouco a espera da presa, sendo extremamente ágeis na captura da mesma (Graça & Pavanelli 2007), o que proporciona maior sucesso na captura de copépodes, uma vez que são maiores e mais rápidos do que os cladóceros e rotíferos (Makrakis *et al.* 2008).

Para *P. australis*, houve seleção do alimento somente no estágio de pós-flexão, pois nesta fase as larvas encontram-se bem desenvolvidas e estabelecem uma dieta diversificada em espécies e tamanhos. Segundo Peña & Dumas (2005) o aumento no número de presas ingeridas é devido a uma resposta adaptativa ao jejum ou a um desenvolvimento mais avançado dos órgãos envolvidos na alimentação. O mesmo pode ser observado para os juvenis, pois diversificam ainda mais a dieta, embora não mantenham a mesma seleção que o estágio anterior. Para esta espécie o tamanho da boca parece não restringir a alimentação, no entanto, o desenvolvimento tardio do trato digestório pode afetar o início da alimentação. Segundo Santin & Bialetzki (em preparação) larvas em pré-flexão desta espécie ainda apresentam saco vitelino, do qual são nutridas, enquanto os demais estágios diversificam a dieta, oscilando entre insetos e zooplâncton no período larval e insetos nos juvenis, ou seja, utilizam alimentos de tamanhos variados.

As larvas de *H. littorale* selecionaram principalmente *M. minuta* e *Plationus* sp., no entanto, no caso do primeiro item, este foi o mais abundante no meio em relação aos outros itens da ordem Cladocera, sugerindo que as larvas o consumiram mais pelo fato de ser mais abundante. Considerando ainda o estágio larval dessa espécie houve um aumento do número de tipos de presas. Neste caso, o tamanho da boca não restringiu o consumo de itens maiores, como por exemplo, os Copepoda, entretanto, tanto as larvas como os juvenis utilizaram pequenos itens, como Cladocera e Rotifera.

2.5 Conclusão

A hipótese inicialmente proposta neste trabalho pode ser aceita, ou seja, a seleção do alimento é influenciada diretamente pelo tamanho a boca, enquanto a abundância do alimento no meio influencia de maneira diferenciada cada espécie e estágios de desenvolvimento. Alguns itens podem indicar a dieta das espécies e diferenças morfológicas da boca determinam a variação dos tipos e dos tamanhos de presas. A seletividade alimentar em larvas e juvenis de peixes acontece de maneira diferente para cada espécie e estágio de desenvolvimento, considerando a composição zooplanctônica do meio.

Referências

- AHLSTROM, E. H. & BALL, O. P. 1954. Description of eggs and larvae of jack mackerel (*Trachurus symmetricus*) and distribution and abundance of larvae in 1950 and 1951. *Fishery Bulletin* 56:209-245.
- AHLSTROM, E. H. & MOSER, H. G. 1976. Eggs and larvae of fishes and their role in systematic investigations and in fisheries. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* 40:379-398.
- BREMIGAN, M. T. & STEIN, R. 1994. A. gape-dependent larval foraging and zooplankton size: Implications for fish recruitment across systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic* 51:913-922.
- CHESSON, J. 1983. The estimation and analysis of preference and its relationships to foraging models. *Ecology* 64:1297-1304.
- DOWDY, S. & WEARDEN, S. 1991. *Statistics for Research*. New York: John Wiley & Sons.
- DUFRENE, M. & LEGENDRE, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological monographs* 67:345-366.
- ELMOOR-LOUREIRO, L. M. A. 1997. *Manual de identificação de cladóceros límnicos do Brasil*. Brasília: Universa. 156pp.
- ESTEVES, F. A. 1998. *Fundamentos de Limnologia*. Interciência, Rio de Janeiro. 602pp.
- FORTIN, M. & GUREVITCH, J. 1993. Mantel tests: Spatial structure in field experiments. Pp. 342-359 in SCHEINER, S. M. & GUREVITCH, J. (ed.). *Design and Analysis of Ecological Experiments*. Chapman & Hall, New York.445pp.
- GERKING, S. D. 1994. *Feeding ecology of fish*. Academic Press, London. 416pp.
- GRAÇA, W. J. & PAVANELLI, C. S. 2007. *Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes*. EDUEM, Maringá. 241pp.
- KAMLER, E. 1992. *Early life history of fish an energetics approach*. Chapman & Hall, London. 267pp.
- KREBS J. M. & TURINGAN R. G. 2003. Intraspecific variation in gape-prey size relationships and feeding during early ontogeny in red drum, *Sciaenops ocellatus*. *Environmental Biology of Fishes* 66:75-84.

- MAKRAKIS, M. C., NAKATANI, K., BIALETZKI, A., SANCHES, P. V., BAUMGARTNER, G. & GOMES, L. C. 2005. Ontogenetic shifts in digestive tract morphology and diet of fish larvae of the Itaipu Reservoir, Brazil. *Environmental Biology of Fishes* 72:99–107.
- MAKRAKIS, M. C., NAKATANI, K., BIALETZKI, A., GOMES, L. C., BAUMGARTNER, G. & SANCHES, P. V. 2008. Relationship between gape size and feeding selectivity of fish larvae from a Neotropical Reservoir. *Journal of Fish Biology* 72:1690–1707.
- MAYER, M. & WAHL, D. H. 1997. The relationship between prey selectivity and growth and survival in a larval fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54:1504–1512.
- MCCUNE, B. & GRACE, J. B. 2002. *Analysis of ecological communities*. MjM Software Design, Glenden Beach, OR. 300pp.
- NAKATANI, K., AGOSTINHO, A. A., BAUMGARTNER, G., BIALETZKI, A., SANCHES, P. V., MAKRAKIS, M. C. & PAVANELLI, C. S. 2001. *Ovos e larvas de peixes de água doce: desenvolvimento e manual de identificação*. EDUEM, Maringá. 378 pp.
- NEEDHAM, J. G. & NEEDHAM, P. R. 1982. *Guía para el estudio de los seres vivos de las aguas dulces*. Reverté S. A, Barcelona. 131pp.
- NUNN, A. D., HARVEY, J. P. & COWX, I. G. 2007. The food and feeding relationships of larval and 0+ year juvenile fishes in lowland rivers and connected waterbodies. I. Ontogenetic shifts and interspecific diet similarity. *Journal of Fish Biology* 70:726–742.
- OSTERGAARD P., MUNK P. & JANEKARN, V. 2005. Contrasting feeding patterns among species of fish larvae from the tropical Andaman Sea. *Marine Biology* 146:595–606.
- PEÑA, R. & DUMAS, S. 2005. Effect of delayed first feeding on development and feeding ability of *Paralabrax maculatofasciatus* larvae. *Journal of Fish Biology* 67:640–651.
- SANTIN, M. & BIALETZKI. Ontogenia alimentar de peixes de diferentes categorias tróficas. (em preparação).
- SANVICENTE-AÑORVE, L., SOTO, L. A., ESPINOSA-FUENTES, M. L. & FLORES-COTO, C. 2006. Relationship patterns between ichthyoplankton and zooplankton: a conceptual Model. *Hydrobiologia* 559:11–22.
- SCHAEL, D. M., RUDSTAM, L. G. & POST, J. R. 1991. Gape limitation and prey selection in larval yellow perch (*Perch flavescens*), freshwater drum (*Aplodinotus grunniens*) and black crappie (*Pomoxis nigromaculatus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48:1919–1925.
- SCHARF, F. S., JUANES, F. & ROUNTREE, R. A. 2000. Predator size-prey size relationships of marine fish predators: interspecific variation and affects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. *Marine Ecology Progress Series* 208:229–248.
- SHIROTA, A. 1978. Studies on the mouth size of fish larvae. II: Specific characteristics of the upper jaw length. *Bulletin of the Japanese Society of Fisheries* 44:1171–1177.
- SOARES, C. M. & HAYASHI, C. 2005. Interactions of freshwater fish fry with the plankton community. *Boletim do Insituto de Pesca* 31:175–187.
- TAGUTI, T.L., KIPPER, D., BIALETZKI, A., SANCHES, P.V., MAKRAKIS, M.C., BAUMGARTNER, G. & FERNANDES, R. 2009. Early development of *Pyrrhulina australis* Eigenmann & Kennedy, 1903 (Characiformes, Lebiasinidae). *Biota Neotropica* 9:59–65.

- THORP, J. H. & COVICH, A. P. 1991. *Ecology and classification of North America freshwater invertebrates*. Academic Press, New York. 911pp.
- WARD-CAMPBELL, B. M. S. & BEAMISH, F. W. H. 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.

3 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A posição da boca e a morfologia do tubo digestório têm influência na dieta e no hábito alimentar durante o desenvolvimento inicial das espécies de peixes. O zooplâncton é o principal alimento das larvas de peixes de água doce, sendo cladóceros o mais consumido, embora, outros tipos de presas podem ser utilizados pelas espécies dependendo do estágio de desenvolvimento na qual a mesma se encontra. Os peixes adultos de diferentes guildas tróficas apresentam praticamente a mesma dieta, geralmente de origem animal, durante o desenvolvimento inicial, sendo que as larvas geralmente não apresentam uma estratégia alimentar definida. Quanto à dieta, as espécies se diferenciam intra e interespecificamente, o que está relacionado a diferenças morfológicas entre as espécies e entre os estágios de desenvolvimento de cada espécie. A seleção do alimento está relacionada diretamente ao tamanho da boca, sendo que a abundância do alimento no meio influenciada de maneira diferenciada cada espécie e estágios de desenvolvimento. Os itens alimentares podem indicar a dieta das espécies e diferenças morfológicas da boca, a variação dos tipos e dos tamanhos de presas. A seletividade alimentar em larvas e juvenis de peixes ocorre de maneira diferente para cada espécie e estágio de desenvolvimento, considerando a composição zooplânctônica do meio.