

MUDANÇAS ONTOGÊNICAS NO TRATO DIGESTÓRIO E NA DIETA DE *Trachelyopterus galeatus**

Miriam SANTIN^{1,2}; Taise Miranda LOPES^{1,2}; Marina Moura BAGGIO¹; Angelo Antônio AGOSTINHO^{2,3}; Andréa BIALETZKI^{1,2}

RESUMO

Com o objetivo de analisar a ontogenia alimentar de *Trachelyopterus galeatus* (Linnaeus, 1766) (Pisces, Auchenipteridae), larvas e juvenis foram coletadas entre outubro de 2004 e março de 2006, no rio Ivinheima, MS. Para caracterizar a morfologia do trato digestório (boca e tubo digestório) e a dieta, os indivíduos foram enquadrados em diferentes estágios de desenvolvimento, mensurados e agrupados em classes de tamanho. Os itens consumidos foram identificados e agrupados, determinando-se as frequências numérica e de ocorrência. Para sumarizar os padrões de similaridade na composição da dieta ao longo do desenvolvimento, foi aplicado sob a matriz dos grupos alimentares o Escalonamento Multidimensional Não Métrico (NMDS). A diferença entre as classes de tamanho (fator) foi determinada por Análise de Variância Permutacional (PERMANOVA "main test"). As larvas de *T. galeatus* inicialmente apresentam boca subterminal, passando para terminal em pós-flexão e nos juvenis, sugerindo alteração na posição de forrageamento. A diferenciação entre estômago e intestino foi observada somente no estágio de flexão, coincidindo com a transição entre a alimentação endógena e a exógena. As larvas da classe I se alimentaram principalmente de microcrustáceos e insetos aquáticos, demonstrando que as larvas exploraram recursos na vegetação aquática marginal. Para as demais classes, os insetos aquáticos predominaram na dieta. A NMDS e a PERMANOVA identificaram diferenças na composição alimentar entre as classes de tamanho mais distintas. Assim, a morfologia do trato digestório, aliada à corporal, apresentada pelas larvas iniciais de *T. galeatus*, limitam a captura de itens alimentares e, conseqüentemente, influenciam a composição da dieta.

Palavras chave: cangati; ictioplâncton; alimentação; rio Ivinheima

ONTOGENIC CHANGES IN DIGESTIVE TRACT AND DIET OF *Trachelyopterus galeatus*

ABSTRACT

In order to analyze aspects of the initial diet of *Trachelyopterus galeatus* (Linnaeus, 1766) (Pisces, Auchenipteridae) larvae and juveniles were collected monthly between October 2004 and March 2006 in Ivinheima River, MS. To characterize the morphology of the digestive tract (mouth and digestive tract) and diet, individuals were classified in different stages of development, measured and grouped into size classes. The consumed items were identified and grouped by determining the frequency of occurrence and numerical. To summarize the patterns of similarity in diet composition along the ontogenetic development, was implemented in the matrix of the food groups Nonmetric Multidimensional Scaling (NMDS). The difference between size classes (factor) was determined using a Permutation Analysis of Variance (PERMANOVA main test). Larvae of *T. galeatus* initially present a sub-terminal mouth, reaching terminal in post-flexion and juveniles, suggesting change in foraging position. The differentiation between the stomach and intestine was observed only in flexion stage, coinciding with the transition from endogenous and exogenous feeding. Larvae of class I fed mainly on microcrustaceans and aquatic insects, demonstrating that larvae exploited resources in marginal aquatic vegetation. For the other classes, aquatic insects dominated the diet. The NMDS and PERMANOVA identified differences in dietary composition between the classes more distinct size. Thus, the morphology of the digestive tract, allied to body, presented the initial larvae of *T. galeatus* limit the capture of food items and therefore influences the composition of the diet.

Keywords: cangati; ichthyoplankton; feeding; Ivinheima river

Artigo Científico: Recebido em 18/02/2014 – Aprovado em 09/11/2014

¹ Laboratório de Ictioplâncton, Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia), Universidade Estadual de Maringá (UEM). Av. Colombo, 5790, bloco G-80 – CEP: 87020-900 – Maringá – PR – Brasil. e-mail: bialezki@nupelia.uem.br (autora correspondente)

² Programa de Pós-graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, Departamento de Biologia (DBI), UEM

³ Nupélia, DBI, UEM

* Apoio Financeiro: PIE/PELD/CNPq (Processo nº 520026/98-5) e CNPq (Processo nº 476162/2004-1).

INTRODUÇÃO

O início da alimentação exógena é considerado um período crítico do desenvolvimento inicial dos peixes e está associado à mortalidade massiva de larvas (YÚFERA e DARIAS, 2007). Neste período, as larvas apresentam tamanho do corpo reduzido, pouca habilidade natatória e aparelho digestório em formação, necessitando de uma fonte de alimento adequada que esteja disponível no meio (ZAVALA-CAMIN, 1996).

Durante o desenvolvimento ontogênico dos peixes, mudanças importantes ocorrem no trato digestório, envolvendo aspectos morfológicos, histológicos e fisiológicos (GOVONI *et al.*, 1983), bem como nos hábitos alimentares (NUNN *et al.*, 2007). De acordo com GERKING (1994), a principal fonte alimentar para larvas de peixes de água doce e marinha é o zooplâncton, entretanto, este item é substituído progressivamente, podendo uma larva carnívora tornar-se um adulto herbívoro.

As mudanças ontogênicas na dieta e no trato digestório de algumas espécies foram estudadas na região neotropical por ROSSI (1989, 1992, 2001); LEITE e ARAÚJO-LIMA (2000, 2002); PONTON e MÉRIGOUX (2001); SANTIN *et al.* (2004, 2005); MAKRAKIS *et al.* (2005); BORGES *et al.* (2006); SUIBERTO *et al.* (2009) e LIMA *et al.* (2013). Estes estudos revelam uma complexa interação intra e interespecífica entre predadores e presas e ressaltam a importância de se conhecer a ecologia trófica destes organismos e os processos que afetam a sobrevivência das larvas e, conseqüentemente, o seu recrutamento.

Entre os Siluriformes encontrados na bacia do alto rio Paraná, o cangati, *Trachelyopterus galeatus* (Linnaeus, 1766) (Pisces, Auchenipteridae) merece destaque, devido a sua elevada abundância, principalmente em lagoas (AGOSTINHO *et al.*, 2004). Estudos sobre a alimentação de adultos desta espécie em diferentes bacias hidrográficas (ANDRIAN e BARBIERI, 1996; CLARO-JR *et al.*, 2004; PERETTI e ANDRIAN, 2004, 2008; XIMENES *et al.*, 2011) classificam-na como onívora, com tendência à insetivoria. Seu desenvolvimento morfológico inicial foi estudado por SANCHES *et al.* (1999), porém o conhecimento acerca dos aspectos que envolvem a ecologia trófica das larvas e juvenis da espécie ainda é

desconhecido. Assim, o objetivo deste estudo foi descrever o desenvolvimento morfológico do trato digestório, com ênfase na boca e no tubo digestório, além de verificar se a dieta sofre modificação ao longo da ontogenia.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

As coletas foram realizadas no rio Ivinheima, um dos principais afluentes da margem direita do rio Paraná, inserido no Parque Estadual das Várzeas do rio Ivinheima. Neste ambiente foram estabelecidos quatro pontos de coleta, sendo dois na calha principal do rio (pontos IVI I, 22°39'59''S e 53°33'33''O, e IVI II, 22°47'59''S e 53°32'21''O), um na lagoa do Finado Raimundo (LFR 22°47'57''S e 53°29'21''O), e outro na lagoa dos Patos (LPA 22°49'33''S e 53°33'9''O). Ambas as lagoas apresentam comunicação permanente com o rio principal (Figura 1).

Coleta e análise dos dados

Amostragens mensais foram conduzidas entre outubro de 2004 e março de 2006, sendo utilizadas redes de plâncton do tipo cônico cilíndrica com malha de 0,5 mm, comprimento de 1,5 m e equipadas com fluxômetro mecânico. No rio Ivinheima (ambiente lótico), as redes foram fixadas a um cabo estendido perpendicularmente à superfície da água, sendo três redes de superfície (margens esquerda, direita e centro do rio) e uma de fundo, todas expostas por 15 minutos. Nas lagoas do Finado Raimundo e dos Patos (ambientes lênticos), as redes foram arrastadas na superfície e fundo, por 10 e 15 minutos, respectivamente. Todas as coletas foram realizadas ao longo de ciclos nictemerais, com intervalo de quatro horas (8:00 h, 12:00 h, 16:00 h, 20:00 h, 0:00 h e 4:00 h) entre as amostragens. O material coletado foi fixado no momento da coleta com formol 4%, tamponado com carbonato de cálcio.

Em laboratório, as larvas e juvenis foram separadas do restante do plâncton e, em seguida, identificadas de acordo com SANCHES *et al.* (1999) e NAKATANI *et al.* (2001). Posteriormente, os indivíduos foram separados, segundo o grau de desenvolvimento, em períodos: larval (estágios

de pré-flexão, flexão e pós-flexão) e juvenil de acordo com a terminologia proposta por AHLSTROM *et al.* (1976), modificada por NAKATANI *et al.* (2001), sendo em seguida mensurados com relação ao comprimento padrão (CP), o qual foi apresentado

em milímetros. O material analisado encontra-se depositado na coleção Ictiológica do Núcleo de Pesquisas de Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (NUPELIA) da Universidade Estadual de Maringá (lotes: NUP13719, NUP13725 e NUP13726).

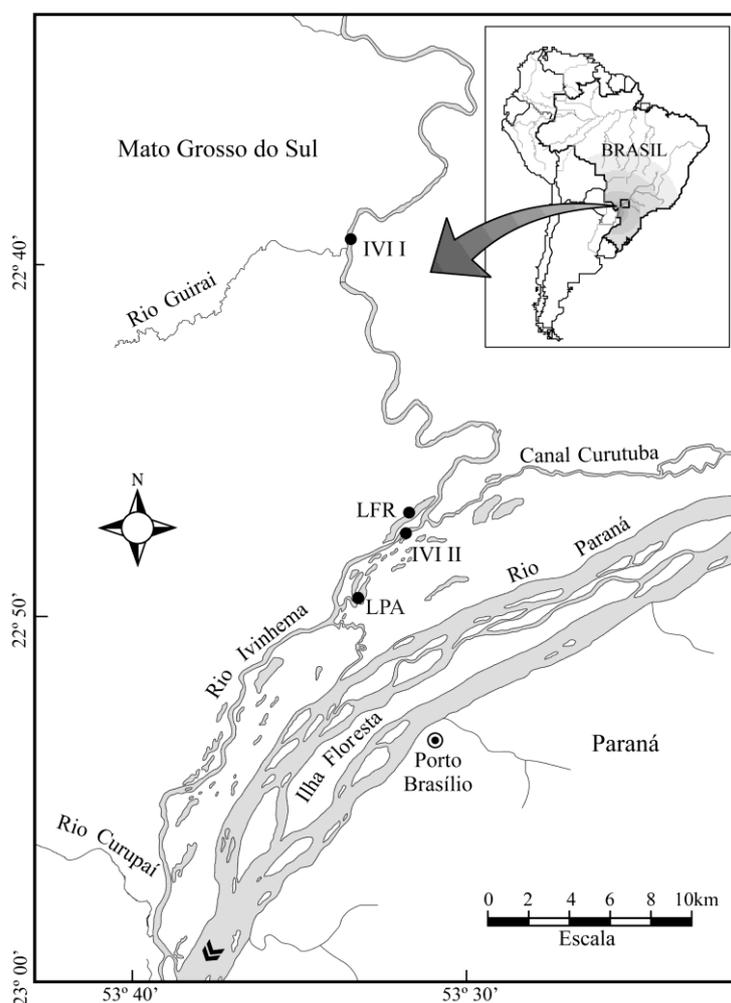


Figura 1. Localização das estações de amostragem (círculos pretos) no rio Ivinhema, Mato Grosso do Sul, Brasil. IVI I e IVI II = rio Ivinhema; LFR = lagoa do Finado Raimundo; LPA = Lagoa dos Patos.

As mudanças no trato digestório resultantes do desenvolvimento ontogênico da espécie foram descritas com base na posição da boca e na morfologia do tubo digestório, sendo ilustradas em câmara clara.

Para caracterizar a dieta, os indivíduos foram agrupados em classes de tamanho estabelecidas de acordo com o intervalo entre os comprimentos padrão mínimo (5,83 mm) e máximo (20,28 mm) obtidos. Assim, foram analisados 21 indivíduos da classe I (5,83 a 8,84 mm; estágios de pré-flexão

e flexão inicial), 17 da classe II (8,85 a 11,86 mm; estágio de flexão), 17 da classe III (11,87 a 14,88 mm; estágio de flexão final e pós-flexão) e 19 da classe IV (14,89 a 20,28 mm; estágio de pós-flexão final e juvenis), totalizando 74 indivíduos.

Após a retirada do tubo digestório dos indivíduos, estes foram abertos e os itens encontrados foram quantificados e identificados até o menor nível taxonômico possível, sob microscópio estereoscópio e microscópio óptico, utilizando bibliografia especializada (OGDEN

e HEADLEY, 1980; NEEDHAM e NEEDHAM, 1982; PARRA e BICUDO, 1996; ELMOOR-LOUREIRO, 1997).

Para analisar a dieta, inicialmente os itens alimentares foram agrupados em insetos aquáticos, insetos terrestres, microcrustáceos, outros invertebrados, larvas de peixe e vegetal superior. Para os itens e grupos alimentares foram calculadas a Frequência Numérica (FN% = porcentagem de cada item/grupo alimentar, obtendo-se a porcentagem em relação ao número total de itens por classe) (HYSLOP, 1980) e a Frequência de Ocorrência (FO% = porcentagem de determinado item/grupo em relação ao número total de estômagos com alimento por classe) (HYNES, 1950). Para a análise das Frequências Numérica e de Ocorrência dos itens e dos grupos alimentares foram utilizados apenas 61 indivíduos com algum conteúdo no tubo digestório, sendo, então, o número de indivíduos assim distribuídos: classe I = 14, classe II = 16, classe III = 13 e classe IV = 18.

Para sumarizar os padrões de similaridade na composição da dieta ao longo do desenvolvimento da espécie (diferentes classes de tamanho), sob a matriz dos grupos alimentares foi aplicado o Escalonamento Multidimensional Não Métrico (NMDS). Nessa análise, a abundância relativa dos grupos alimentares foi transformada em raiz quadrada e aplicado o coeficiente de similaridade de Bray Curtis. A diferença entre as classes de tamanho (fator) foi determinada usando uma Análise de Variância Permutacional (PERMANOVA "main test") aplicada sobre a matriz de similaridade de Bray Curtis (ANDERSON *et al.*, 2008). Quando significativa, foi aplicado um teste a *posteriori* ("pair-wise"), para identificar quais os níveis que diferiram. Para testar a significância estatística ($p < 0,05$), foram utilizadas permutações de Monte Carlo (N = 4999). Essas análises foram realizadas no programa PRIMER 6 *add* Permanova™ (CLARKE e GORLEY, 2006; ANDERSON *et al.*, 2008).

RESULTADOS

Caracterização ontogênica do trato digestório

A análise morfológica do trato digestório de *T. galeatus* evidenciou algumas mudanças

relacionadas ao desenvolvimento ontogênico (Figura 2.a-f). Nos indivíduos em flexão (Figura 2.a-b), a posição da boca é subterminal, tornando-se terminal a partir do estágio de pós-flexão (11,25 mm) (Figura 2.c). A diferenciação morfológica do tubo digestório em estômago e intestino pode ser observada já em larvas no estágio de flexão, com 7,0 mm de CP (Figura 2.a-b). O estômago apresenta-se dilatado e o intestino permanece curto durante todo o desenvolvimento, não apresentando cecos pilóricos. Nos indivíduos em pós-flexão, 8,9 mm a 11,25 mm de CP, ocorre a formação da primeira dobra intestinal (Figura 2.c-d), enquanto nos juvenis, 15,67 mm a 24,18 mm de CP, há formação da segunda dobra intestinal (Figura 2.e-f).

Dieta

O espectro trófico inicial da espécie compreendeu aproximadamente 40 itens alimentares, os quais foram agrupados em insetos aquáticos, insetos terrestres, microcrustáceos, outros invertebrados, larvas de peixe e vegetal superior (Tabela 1). As análises das Frequências Numérica e de Ocorrência foram realizadas em relação às classes de tamanho.

A análise de Frequência Numérica revelou que os indivíduos pertencentes à classe I consumiram abundantemente microcrustáceos (45,16%), principalmente *Alona eximia*, seguido por insetos aquáticos (41,94%), representados, sobretudo, por larva de Chironomidae (29,03%) e pupa de Diptera (11,29%). Os insetos aquáticos também foram muito consumidos pelos indivíduos das classes II, III e IV (83,84%, 55,75% e 64,81%, respectivamente), destacando-se as larvas de Chironomidae e pupas de Diptera. Um elevado consumo de microcrustáceos (38,94% e 23,34%, respectivamente) também foi observado nos indivíduos das classes III e IV, sendo que, para aqueles da classe III, os itens mais consumidos foram *Daphnia gessneri* (19,03%) e *Ceriodaphnia cornuta* (11,95%), enquanto para os da classe IV, a espécie *Moinodaphnia macleayi* (8,71%) foi o item mais ingerido.

Em relação à análise da Frequência de Ocorrência, o grupo insetos aquáticos (principalmente pupa de Diptera e larva de Chironomidae) apresentou valores acima de 70% em todas as classes de tamanho, enquanto para os

microcrustáceos, os maiores valores foram observados nas classes III (61,74%) e IV (83,33%). Além disso, nos indivíduos das classes de

tamanho III e IV, todos os grupos alimentares foram registrados nos conteúdos analisados (Tabela 1).

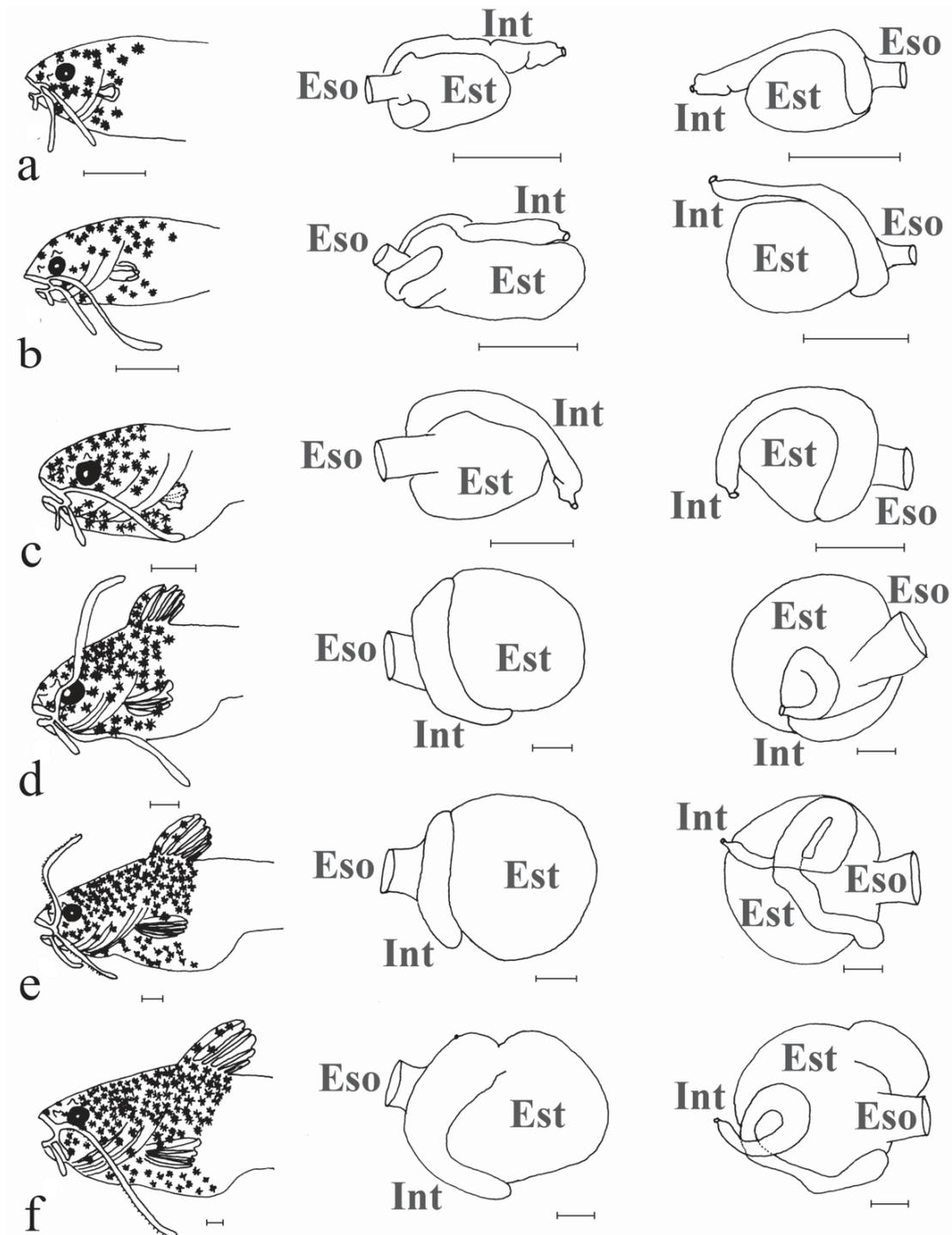


Figura 2. Desenvolvimento ontogênico da boca (vista lateral esquerda) e do tubo digestório (vista das faces laterais, direita e esquerda) de *Trachelyopterus galeatus*: (a) início de flexão (7 mm CP); (b) final de flexão (8,7 mm CP); (c) início de pós-flexão (8,9 mm CP); (d) final de pós-flexão (11,25 mm CP); (e) juvenil (15,67 mm CP) e (f) juvenil (24,18 mm CP). Eso = Esófago, Est = Estômago, In = Intestino. Escala = 1 mm.

Tabela 1. Frequência de Ocorrência (FO%) e Frequência Numérica (FN%) dos grupos alimentares encontrados nos tubos digestórios de larvas e juvenis de *Trachelyopterus galeatus*. (n = número de exemplares analisados; Valores em negrito representam a somatória de cada grupo alimentar na respectiva classe de tamanho).

Grupos alimentares	Classe I (n = 14)		Classe II (n = 16)		Classe III (n = 13)		Classe IV (n = 18)	
	FO%	FN%	FO%	FN%	FO%	FN%	FO%	FN%
Insetos Aquáticos	78,57	41,94	81,25	83,84	92,31	55,75	94,44	64,81
Larva de Diptera			12,50	5,05	38,46	4,42	16,67	5,92
Pupa de Diptera	35,71	11,29	62,50	61,62	84,62	40,71	83,33	41,46
Larva de Chironomidae	64,29	29,03	37,50	13,13	69,23	9,29	72,22	16,03
Pupa de Chironomidae			12,50	2,02				
Larva de Trichoptera			6,25	1,01				
Larva de Coleoptera	7,14	1,61			7,69	0,44		
Ephemeroptera			6,25	1,01	15,38	0,88	22,22	1,39
Insetos Terrestres	28,57	9,68	37,50	12,12	23,08	2,65	33,33	3,14
Diptera	28,57	9,68	37,50	12,12	7,69	0,44	11,11	1,39
Isoptera					7,69	1,77	5,56	0,35
Homoptera							11,11	0,70
Hymenoptera					7,69	0,44	5,56	0,35
Hemiptera							5,56	0,35
Microcrustáceos	35,71	45,16	12,50	3,03	61,74	38,94	83,33	23,34
Conchostraca							11,11	0,70
Copepoda							11,11	2,79
Calanoida	7,14	1,61			15,38	0,88	5,56	0,35
Cyclopoida							5,56	0,35
Cladocera					7,69	0,44	11,11	1,74
Sididae					7,69	0,88	22,22	2,09
<i>Alona eximia</i>	7,14	33,87						
<i>Bosmina hagmanni</i>	7,14	3,23						
<i>Bosmina tubicen</i>					7,69	0,44		
<i>Ceriodaphnia cornuta</i>	7,14	1,61			7,69	11,95		
<i>Chydorus eurynotus</i>	7,14	1,61						
<i>Daphnia gessneri</i>			12,50	3,03	15,38	19,03	11,11	4,18
<i>Diaphanosoma brevivireme</i>							5,56	0,35
<i>Ephemeroporus hybridus</i>	7,14	1,61						
<i>Macrothrix superaculeata</i>					7,69	0,44		
<i>Moina minuta</i>					15,38	2,65	5,56	1,05
<i>Moina reticulata</i>							5,56	0,35
<i>Moinodaphnia macleayi</i>					15,38	1,77	61,11	8,71
<i>Simocephalus latirostris</i>	7,14	1,61					5,56	0,35
<i>Simocephalus serrulatus</i>					7,69	0,44		0,00
<i>Simocephalus</i> sp.							5,56	0,35
Outros Invertebrados	7,14	3,23	6,25	1,01	15,38	1,33	22,22	2,44
Rotífera	7,14	3,23						
Acarina					7,69	0,88	5,56	1,39
Araneae					7,69	0,44	5,56	0,35
Decapoda			6,25	1,01			11,11	0,70
Larva de peixes					7,69	0,44	33,33	5,23
Vegetal superior					15,38	0,88	16,67	1,05

A configuração bidimensional da NMDS (4999 interações; $Stress = 0,14$), aplicada a matriz de abundância dos grupos alimentares, sumarizou os possíveis padrões de similaridade na composição da dieta inicial de *T. galeatus*. Esta análise evidenciou que, com relação a esse fator, não houve separação evidente dos escores para

todas as classes de tamanho, apresentando sobreposição entre algumas classes. Apenas os escores dos indivíduos das classes II e IV apresentaram uma separação evidente no eixo 1, sendo que os escores da classe II se posicionaram do lado esquerdo do gráfico e os da classe IV, do lado direito (Figura 3).

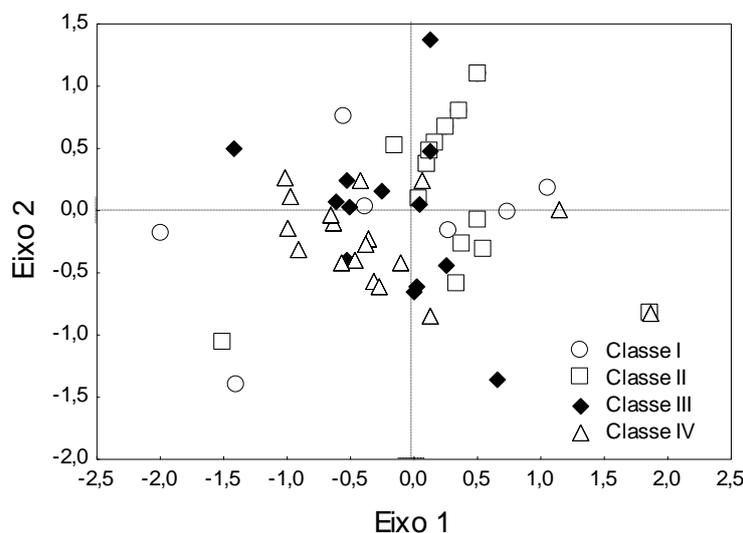


Figura 3. Ordenação dos eixos gerados pelo escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) aplicada à matriz de abundância relativa separada pelo fator classe de tamanho de larvas e juvenis de *Trachelyopterus galeatus*.

A PERMANOVA identificou, através da análise principal ("main test"), um resultado significativo para o fator classe de tamanho (Pseudo $F = 2,92$; $p < 0,01$). O teste *a posteriori* ("pair-wise test") revelou que a composição alimentar dos indivíduos da classe I se diferenciou daqueles pertencentes às classes III ($t = 1,77$; $p = 0,02$) e IV ($t = 2,49$; $p < 0,01$), enquanto aqueles da classe IV também se diferenciaram dos da classe II ($t = 2,02$; $p < 0,01$). Além disso, revelou que a composição alimentar observada nos indivíduos das classes de tamanhos próximas (classes I e II, II e III, III e VI) não foi significativamente diferente.

DISCUSSÃO

O sucesso no desenvolvimento do trato digestório é crucial para a sobrevivência e crescimento das larvas de peixes. De acordo com KJORSVIK *et al.* (2004), um sistema digestório eficiente capacita os indivíduos para a captura, a ingestão, a digestão e também a absorção do

alimento. Larvas altriciais, como as de *T. galeatus*, apresentam à eclosão boca e ânus fechados, tubo digestório reto e histologicamente indiferenciado ao longo de seu comprimento, no entanto, durante o desenvolvimento, várias alterações morfológicas, histológicas e funcionais se alinham com as principais mudanças morfológicas apresentadas pelas espécies (GOVONI *et al.*, 1983). Para as larvas de *T. galeatus* a diferenciação entre estômago e intestino foi observada somente no estágio de flexão. Segundo SANCHES *et al.* (1999), neste estágio as larvas de *Parauchenipterus galeatus* (= *T. galeatus*) fazem a transição entre a alimentação endógena e a exógena, ou seja, a larva está apta a iniciar a predação, porém, necessita encontrar o alimento adequado antes que suas reservas endógenas terminem.

Ainda, com relação ao tubo digestório, a formação de dobras intestinais ocorreu somente no final do período larval (primeira dobra) e nos juvenis (segunda dobra). Estas estruturas promovem o aumento do tempo de permanência

do alimento no intestino e, conseqüentemente, melhoram o processo absorptivo, além de incrementarem a capacidade de armazenamento (BLAXTER, 1988; BALDISSEROTTO, 2002). Os cecos pilóricos também podem auxiliar na absorção dos alimentos (RØNNESTAD *et al.*, 2013), porém, não foram observados nas larvas e juvenis de *T. galeatus*.

A modificação na posição da boca ao longo da ontogenia também foi relatada por SANTIN *et al.* (2004) com larvas de *Apareiodon affinis*. De acordo com esses autores, as larvas iniciais dessa espécie apresentaram boca terminal e se alimentaram diretamente na coluna de água, porém, ao longo do desenvolvimento, após o início do forrageamento no substrato, a boca tornou-se inferior. PEDERSEN e FALK-PETERSEN (1992) e SCHIEMER *et al.* (2003) também observaram esta mudança nas larvas de *Gadus morhua* e *Chondrostoma nasus*, respectivamente, associando-a à alteração do local de captura das presas. É presumível, então, que para as larvas de *T. galeatus*, o forrageamento seja inicialmente em algum substrato, facilitado pela posição subterminal da boca, e, ao final do período larval, com a boca em posição terminal, as larvas estejam aptas a explorarem diferentes estratos da coluna de água.

A dieta inicial de *T. galeatus* foi composta principalmente por insetos aquáticos e microcrustáceos, contudo, houve uma variação intraespecífica entre os itens preferenciais, assim como no número de presas consumidas ao longo do seu desenvolvimento. Deste modo, larvas das classes I e II apresentaram estratégia alimentar mais restrita, predando principalmente larvas de Chironomidae e pupas de Diptera. Além disso, o microcrustáceo *A. eximia* foi consumido predominantemente e exclusivamente por indivíduos da classe I. Estes itens são abundantemente encontrados na vegetação aquática marginal do rio Ivinheima (HIGUTI e TAKEDA, 2002; SERAFIM JR. *et al.*, 2003), sugerindo que as larvas iniciais de *T. galeatus* forrageiam no meio das macrófitas, onde encontram grande disponibilidade de abrigo e alimento. Além destes itens, organismos tipicamente planctônicos, como *Bosmina hagmanni*, *Ceriodaphnia cornuta* e *Sinocephalus latirostris* (ALVES *et al.*, 2005; GÜNTZEL *et al.*, 2010),

observados na dieta dos indivíduos da classe I, e *Daphnia gesneri*, nos da classe II, mostram também que algumas larvas se alimentam no plâncton. Por outro lado, os indivíduos das classes III e IV consumiram uma maior gama de presas. Além dos insetos aquáticos (pupas de Diptera e larvas de Chironomidae) e dos microcrustáceos, itens como insetos terrestres, outros invertebrados, larvas de peixes e vegetal superior, passaram a contribuir expressivamente com a dieta da espécie. Estes resultados são semelhantes àqueles encontrados por PERETTI e ANDRIAN (2008) com adultos desta mesma espécie na planície de inundação do alto rio Paraná. Segundo estes autores, a morfologia oral (posição da boca, placas de dentes e presença de barbilhões) permite que a espécie capture o alimento tanto na superfície quanto no fundo, resultando nesta diversificada composição alimentar. Estes resultados também sugerem que, ao final do período larval, *T. galeatus* já pode ser enquadrado na mesma categoria trófica a qual pertencem os adultos, onívora com tendência a insetivoria.

É comum, ao longo do desenvolvimento, larvas e juvenis de peixes incluírem em suas dietas presas maiores, bem como diversificar os itens consumidos (MAKRAKIS *et al.*, 2005; NUNN *et al.*, 2007). Essas alterações frequentemente coincidem com a mudança no uso do habitat ou no comportamento ao longo do desenvolvimento (NUNN *et al.*, 2012), além de estarem fortemente relacionadas às mudanças morfológicas (MAKRAKIS *et al.*, 2005). Deste modo, para as larvas das classes I e II, a inclusão de poucos itens na dieta pode ser atribuída à posição da boca, bem como a algumas restrições morfológicas, como capacidade de natação limitada imposta pelo pouco desenvolvimento das nadadeiras, e menor acuidade visual em decorrência da falta de pigmentação nos olhos (SANCHES *et al.*, 1999). Já para as classes III e IV, composta por indivíduos no final do período larval e início do período juvenil, a morfologia apresentada, como boca em posição terminal e desenvolvimento completo das nadadeiras favorecem a exploração de distintos ambientes, promovendo a diversificação do espectro alimentar e aumentando a eficiência na captura de presas (NUNN *et al.*, 2007; MAKRAKIS *et al.*, 2008). No entanto, essas mudanças morfológicas são progressivas, sendo assim,

indivíduos de classes de tamanho muito próximas, como I e II, II e III e III e IV não apresentaram diferenças consideráveis na composição da sua dieta e, possivelmente, na exploração do ambiente. Porém, estas diferenças aumentam quando se comparam classes muito distantes, ou seja, a incorporação de novos itens alimentares nas últimas classes de tamanho faz com que a dieta intraespecífica seja diferente ao longo da ontogenia.

A diversificação na dieta também está relacionada com a necessidade energética da espécie, isto é, durante o seu crescimento, as larvas tentam ingerir o máximo de nutrientes necessários para o seu desenvolvimento, mas também tentam manter o balanço entre a energia ganha pela ingestão da presa e a energia gasta para capturá-la (PUVANENDRA *et al.*, 2004). LIMA *et al.* (2013), estudando a alimentação inicial de *Catathyridium jenynsii*, encontram uma diminuição no espectro de tipos de presas consumidas. Segundo estes autores, este resultado poderia indicar a maximização do ganho energético através do consumo de presas maiores (copépodos). Inversamente, *T. galeatus* aumentou o número de itens consumidos ao longo do seu desenvolvimento, possivelmente favorecido pelo desenvolvimento morfológico e também pela disponibilidade de alimentos no local de forrageamento. Outro aspecto a ser considerado é a importância dos traços alimentares espécie-específico, que segundo NUNN (2012) geralmente aumenta durante o período juvenil, levando ao incremento da diversidade de itens consumidos, ou seja, ao se tornar onívoro, é esperado que a espécie consuma o alimento que estiver disponível em abundância no ambiente.

CONCLUSÃO

A dieta inicial de *T. galeatus* foi composta principalmente por insetos aquáticos e microcrustáceos, contudo, houve uma variação intraespecífica entre os itens preferenciais, assim como no número de presas consumidas ao longo do seu desenvolvimento. Esta variação indica uma forte relação entre a ontogenia e a composição da dieta. A boca em posição subterminal, verificada nas larvas iniciais, tubo digestório indiferenciado, bem como a falta de mobilidade causada pelo pouco desenvolvimento das nadadeiras, limitou a

captura de itens alimentares, tornando a dieta mais restrita. Por outro lado, as larvas maiores e os juvenis apresentaram boca em posição terminal, tubo digestório diferenciado (em estômago e intestino), além de um avançado ou completo desenvolvimento morfológico das nadadeiras, características cruciais que permitiram o aumento da exploração do ambiente e, conseqüentemente, do espectro alimentar.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem ao programa PIC/UEM pelo apoio ao projeto de iniciação científica; ao NUPELIA, pelo apoio logístico; ao IMASUL, pela licença de captura (Nº14/2003 Processo IMAP nº23/30374/2002); aos amigos e funcionários Alfredo Soares, Sebastião Rodrigues e Valmir A. Teixeira, pelo auxílio nas coletas de campo; ao M.Sc. Renato Z. Borges, pelo auxílio nas análises da dieta, e aos Drs. Rosemara Fugi e Samuel Veríssimo, pela leitura e sugestões no manuscrito.

REFERÊNCIAS

- AGOSTINHO, A.A.; BINI, L.M.; GOMES, L.C.; JÚLIO JÚNIOR, H.F.; PAVANELLI, C.S.; AGOSTINHO, C.S. 2004 Fish assemblages. In: THOMAZ, S.M.; AGOSTINHO, A.A.; HAHN, N.S. *Upper Paraná River and its Floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Leiden: Backhuys Publishers. p.223-246.
- AHLSTROM, E.H.; BUTLER, J.L.; SUMIDA, B.Y. 1976 Pelagic stromateoid fishes (Pisces, Perciformes) of the Eastern Pacific: kinds, distributions, and early life histories and observations of five of these from the northwest Atlantic. *Bulletin of Marine Science*, 26(3): 285-402.
- ALVES, G.M.; VELHO, L.F.M.; LANSAC-TÔHA, F.A.; ROBERTSON, B.; BONECKER, C.C. 2005 Effect of the connectivity on the diversity and abundance of cladoceran assemblages in lagoons of the upper Paraná river floodplain. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 17(3): 317-327.
- ANDERSON, M.J.; GORLEY, R.N.; CLARKE, K.R. 2008 *PERMANOVA for PRIMER: Guide to software and statistical methods*. Plymouth: PRIMER-E. 214p.

- ANDRIAN, I.F. e BARBIERI, G. 1996 Espectro alimentar e variação sazonal e espacial na composição da dieta de *Parauchenipterus galeatus* Linnaeus, 1766, (Siluriformes, Auchenipteridae), na região do reservatório de Itaipu, PR. *Brazilian Journal of Biology*, 56(2): 409-422.
- BALDISSEROTTO, B. 2002 *Fisiologia de peixes aplicada à piscicultura*. Santa Maria: Ed. UFSM. 212p.
- BLAXTER, J.H.S. 1988 Pattern and variety in development. In: HOAR, W.S. e RANDALL, D.J. *Fish Physiology*. London: Academic Press. p.1-58.
- 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 - Biological Sciences*, 28(1): 51-57.
- CLARKE, K.R. e GORLEY, R.N. 2006 *PRIMER v6: User manual/tutorial*. Plymouth: PRIMER-E. 189p.
- CLARO-JR, L.; FERREIRA, E.; ZUANON, J.; ARAUJO-LIMA, C. 2004 O efeito da floresta alagada na alimentação de três espécies de peixes onívoros em lagos de várzea da Amazônia Central, Brasil. *Acta Amazonica*, 34(1): 133-137.
- ELMOOR-LOUREIRO, L.M. 1997 *Manual de identificação de cladóceros límnicos do Brasil*. Brasília: Universa. 156p.
- GERKING, S.D. 1994 *Feeding ecology of fish*. San Diego: Academic Press. 416p.
- GOVONI, J.J.; HOSS, D.E.; CHESTER, A.J. 1983 Comparative feeding of three species of larval fishes in the Northern Gulf of Mexico: *Brevoortia patronus*, *Leiostomus xanthurus* and *Micropogonias undulatus*. *Marine Ecology Progress Series*, 13(2-3): 189-199.
- GÜNTZEL, A.M.; PANARELLI, E.A.; SILVA, W.M.; ROCHE, K.F. 2010 Influence of connectivity on Cladocera diversity in oxbow lakes in the Taquari River floodplain (MS, Brazil). *Acta Limnologica Brasiliensia*, 22(1): 93-101.
- HIGUTI, J. e TAKEDA, A.M. 2002 Spatial and temporal variation in densities of chironomid larvae (Diptera) in two lagoons and two tributaries of the upper Paraná River floodplain, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 62(4B): 807-818.
- 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(1): 36-56.
- HYSLOP, E.J. 1980 Stomach contents analysis - a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17(4): 411-429.
- KJORSVIK, E.; PITTMAN, K.; PAVLOV, D. 2004 From fertilisation to the end of metamorphosis-functional development. In: MOKSNESS, E.; KJORSVIK, E.; OLSEN, Y. *Culture of Cold-Water Marine Fish*. Carlton, Victoria: Blackwell Publishing. p.204-278.
- LEITE, R.G. e ARAUJO-LIMA, C.A.R.M. 2000 A dieta das larvas de *Mylossoma aureum* e *M. duriventre* na Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 30(1): 129-147.
- LEITE, R.G. e 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(3): 499-515.
- LIMA, A.F.; MAKRAKIS, M.C.; GIMENES, M.F.; MAKRAKIS, S.; SILVA, P.S.; ASSUMPÇÃO, L. 2013 Mudanças morfológicas no trato digestório e composição da dieta de larvas e juvenis do linguado *Catathyridium jenynsii* no reservatório de Itaipu, rio Paraná, Brasil. *Iheringia - Série Zoologia*, 103(3): 214-221.
- 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(1): 99-107.
- MAKRAKIS, M.C.; NAKATANI, K.; BIALETZKI, A.; GOMES, L.C.; SANCHES, P.V.; BAUMGARTNER, G. 2008 Relationship between gape size and feeding selectivity of fish larvae from a Neotropical reservoir. *Journal of Fish Biology*, 72(7): 1690-1707.
- 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.* Maringá: EDUEM. 378p.
- NEEDHAM, J.G. e NEEDHAM, P.R. 1982 *Guía para el estudio de los seres vivos de las aguas dulces.* Barcelona: Reverte S. A. 144p.
- 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(3): 726-742.
- NUNN, A.D.; TEWSON, L.H.; COWX, I.G. 2012 The foraging ecology of larval and juvenile fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 22(2): 377-408.
- OGDEN, C.G e HEADLEY, R.H. 1980 *An atlas of freshwater testate amoebae.* Oxford: University Press. 228p.
- PARRA, O. e BICUDO, C.E.M. 1996 *Introducción a la biología y sistemática de las algas de aguas continentales.* Santiago: Gráfica Andes Ltda. 268p.
- PEDERSEN, T. e FALK-PETERSEN, I.B. 1992 Morphological changes during metamorphosis in cod (*Gadus morhua* L.) with particular reference to development of the stomach and pyloric caeca. *Journal of Fish Biology*, 41(3): 449-461.
- PERETTI, D. e ADRIAN, I.F. 2004 Trophic structure of fish assemblages in five permanent lagoons of the high Paraná River floodplain, Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, 71(1): 95-103.
- PERETTI, D. e ADRIAN, I.F. 2008 Feeding and Morphological analysis of the digestive tract of four species of fish (*Astyanax altiparanae*, *Parauchenipterus galeatus*, *Serrasalmus marginatus* and *Hoplias* aff. *malabaricus*) from the upper Paraná River floodplain, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 68(3): 671-679.
- PONTON, D. e MÉRIGOUX, S. 2001 Description and ecology of some early stages of fishes in the River Sinnamary (French Guiana, South America). *Folia Zoologica*, 50(1): 76-79.
- PUVANENDRAN, V.; SALIES, K.; LAUREL, B.; BROWN, J.A. 2004 Size-dependent foraging on larval Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Zoology*, 82(8): 1380-1389.
- RØNNESTAD, I.; YÚFERA, M.; UEBERSCHÄ, B.; RIBEIRO, L.; ØYSTEIN, S.; BOGLIONE, C. 2013 Feeding behaviour and digestive physiology in larval fish: current knowledge, and gaps and bottlenecks in research. *Reviews in Aquaculture*, 5(Suppl. 1): S59-S98.
- ROSSI, L.M. 1989 Alimentación de larvas de *Salminus maxillosus* (Val., 1840) (Pisces, Characidae). *Iheringia - Série Zoológica*, 69: 49-59.
- ROSSI, L.M. 1992 Evaluación morfológica del aparato digestivo de postlarvas y prejuveniles de *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1837) (Pisces, Curimatidae) y su relación con la dieta. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale*, 25(2): 159-167.
- ROSSI, L.M. 2001 Ontogenetic diet shifts in a neotropical catfish, *Sorubim lima* (Bloch & Schneider, 1801) from the River Paraná System. *Fisheries Management and Ecology*, 8(1): 141-152.
- SANCHES, P.V.; NAKATANI, K.; BIALETZKI, A.; BAUMGARTNER, G. 1999 Morphological description of developmental stages of *Parauchenipterus galeatus* (Linnaeus, 1766) (Siluriformes, Auchenipteridae) on the floodplain of the upper Paraná River. *Brazilian Journal of Biology*, 59(3): 429-438.
- SANTIN, M.; BIALETZKI, A.; NAKATANI, K. 2004 Mudanças ontogênicas no trato digestório e dieta de *Apareiodon affinis* (Steindachner, 1879) (Osteichthyes, Parodontidae). *Acta Scientiarum - Biological Sciences*, 26(3): 291-298.
- SANTIN, M.; DI BENEDETTO, M.; BIALETZKI, A.; NAKATANI, K.; SUIBERTO, M.R. 2005 Aspectos da dieta de larvas de *Astyanax janeiroensis* (Eigenmann, 1908) (Osteichthyes, Characidae) no reservatório de Guaricana, rio Arraial, Estado do Paraná. *Boletim do Instituto de Pesca*, 31(1): 73-80.
- SCHIEMER, F.; KECKEIS, H.; KAMLER, E. 2003 The early life history stages of riverine fish: ecophysiological and environmental bottlenecks. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 133(A): 439-449.
- SERAFIM JR., M.; LANSAC-TÔHA, F.A.; PAGGI, J.C.; VELHO, L.F.M.; ROBERTSON, B. 2003 Cladocera fauna composition in a river-lagoon system of the upper Paraná River floodplain, with a new record for Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 63(2): 349-356.

- 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(4): 465-472.
- YÚFERA, M. e DARIAS, M.J. 2007 The onset of exogenous feeding in marine fish larvae. *Aquaculture*, 268(1-4): 53-63.
- XIMENES, L.Q.L. 2011 Variação temporal e espacial na composição de guildas alimentares da ictiofauna em lagoas marginais do Rio Cuiabá, Pantanal Norte. *Biota Neotropica*, 11(1): 205-216.
- ZAVALA-CAMIN, L.A. 1996 *Introdução aos estudos sobre alimentação natural em peixes*. Maringá: EDUEM. 129p.