

Plasticidade trófica em peixes de água doce

Milza Celi Fedatto Abelha*, Angelo Antonio Agostinho e Erivelto Goulart

Departamento de Biologia/Nupélia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, Universidade Estadual de Maringá, Av. Colombo, 5790, 87020-900, Maringá, Paraná, Brasil. *Author for correspondence. e-mail: milzaa@hotmail.com

RESUMO. Esta revisão apresenta uma síntese a respeito da plasticidade alimentar em teleósteos de água doce em relação às variações espaço-temporais, ontogenéticas, individuais e comportamentais. A ocorrência de dieta flexível é uma característica marcante da ictiofauna fluvial tropical, onde a maioria das espécies pode mudar de um alimento para outro tão logo ocorram oscilações na abundância relativa do recurso alimentar em uso, motivadas por alterações ambientais espaço-temporais. Quase todas as espécies mudam troficamente durante a ontogenia, e em muitas populações, os indivíduos podem apresentar preferências alimentares ou fazer uso de táticas alimentares distintas, conduzindo a um forrageamento intra-específico diferenciado. Essas considerações evidenciam dificuldades que podem ser encontradas no estabelecimento de padrões alimentares específicos fidedignos para as espécies de teleósteos.

Palavras-chave: peixes de água doce, plasticidade alimentar, hábito alimentar, dieta, forrageamento.

ABSTRACT. Trophic plasticity in freshwater fishes. A synthesis on the feeding flexibility in freshwater teleosts concerning seasonal, spatial, ontogenetic, individual and behavioral variation of freshwater teleosts is provided. The occurrence of a flexible diet is a striking aspect of tropical riverine ichthyofauna where most species may switch from a food item to another as soon as the relative abundance of the feeding resource in use oscillates, motivated by seasonal and spatial environmental alterations. There is a trophical change in almost all species during ontogeny, whereas in most populations, individuals may show feeding preferences or make use of distinct feeding tactics that lead towards a differentiated intraspecific foraging. These considerations highlight the difficulty on setting up reliable specific species feeding patterns in tropical teleosts.

Key words: freshwater fishes, feeding plasticity, feeding habit, diet, foraging.

Uma abordagem consistente na avaliação dos processos interativos dentro das comunidades aquáticas é o conhecimento da dieta de peixes (Winemiller, 1989, Hahn *et al.*, 1997a), cujo espectro alimentar pode ser influenciado tanto pelas condições ambientais como pela biologia de cada espécie. A origem do conceito de flexibilidade trófica é vaga, mas o crédito é atribuído a Hartley (1948) pelo reconhecimento da flexibilidade do hábito alimentar de assembléias de peixes em riachos da Inglaterra. A partir daí, termos como adaptabilidade, flexibilidade, versatilidade e plasticidade são encontrados na literatura, com o mesmo significado: a habilidade de uma espécie em tirar proveito de uma fonte alimentar mais vantajosa em um dado tempo (Gerking, 1994).

Estudos de ecologia trófica têm revelado uma considerável versatilidade alimentar para a maioria dos teleósteos. Este é um aspecto particularmente marcante na ictiofauna fluvial tropical,

especialmente em rios sazonais (Goulding, 1980; Hahn *et al.*, 1997a; Lowe-McConnell, 1999; Santos e Ferreira, 1999), onde a maioria dos peixes pode mudar de um alimento para outro, tão logo ocorram alterações na abundância relativa do recurso alimentar em uso (Goulding, 1980; Matthews, 1998; Gerking, 1994; Lolis e Andrian, 1996; Hahn *et al.*, 1997a; Agostinho e Júlio Júnior, 1999; Wootton, 1999), inserindo a perspectiva de que a dieta reflete a disponibilidade de alimento no ambiente (Winemiller, 1989; Wootton, 1999). Neste trabalho é apresentada uma síntese a respeito da flexibilidade trófica das espécies de teleósteos de água doce, inerente às variações espaciais e temporais, ontogenéticas, individuais e comportamentais.

Plasticidade trófica e disponibilidade de recursos

Dill (1983) sugeriu que a motivação para a ampliação dos itens alimentares consumidos poderia

ser a sensação de fome, levando os peixes a incluírem presas menos preferenciais à medida que as preferenciais declinam, como também adaptativa, porque aumentaria a taxa de ganho energético, visto que a escassez das primeiras implicaria em grande dispêndio na sua busca e captura.

A viabilidade de um amplo espectro alimentar é atribuída ao desenho básico da estrutura bucal dos peixes, que permite que a maioria dos teleósteos se alimente por sucção: a água contendo alimento é sugada para dentro da boca por um rápido aumento do volume da cavidade bucal, que cria pressão negativa assim que a boca é aberta (Gerking, 1994; Wootton, 1999).

É interessante evidenciar que a discussão da plasticidade trófica na literatura envolve, freqüentemente, a designação dos peixes como: *generalistas* (sem preferência acentuada por uma fonte alimentar, utilizando um amplo espectro de alimentos); *especialistas* (com dieta restrita a um número relativamente pequeno de itens e usualmente apresentando adaptações morfológicas tróficas) e *oportunistas* (que se alimentam de fonte não usual de sua dieta ou e fazem uso de uma fonte alimentar abundante e incomum) (Gerking, 1994).

Um grande número de espécies apresenta ampla adaptabilidade trófica, sendo, portanto, generalistas, significando que são potencialmente capazes de utilizar todos os recursos alimentares que sejam adequados a sua tática alimentar, aparato alimentar e capacidade digestiva (Gerking, 1994; Wootton, 1999). A ecologia alimentar da “curvina” *Plagioscion squamosissimus*, é ilustrativa para o entendimento dessas ponderações. Esta espécie foi introduzida e tornou-se abundante no reservatório de Itaipu e planície de inundação do rio Paraná, a montante. Hahn et al. (1997b) avaliaram sua dieta, que foi composta por 37 espécies de peixes-presa (>80%) e insetos (<18%), caracterizando-a como piscívora. Houve variação espacial nos itens preferenciais da dieta, sendo associada à disponibilidade de presas no ambiente. A espécie pode ser classificada como generalista, em função da amplitude da dieta, e como oportunista pelo consumo de insetos, especialmente durante o período de cheias da planície. O intestino curto, característico de peixes carnívoros (Wootton, 1999), a impossibilita de utilizar, por exemplo, detrito ou vegetais, que são abundantes nesses ambientes.

Há um predomínio de generalistas em rios e especialistas em lagos (Lowe-McConnell, 1999), considerando-se que a especialização não tem característica adaptativa em comunidades que exploram habitats efêmeros como os de planícies

alagáveis (Araújo-Lima et al., 1995). O generalismo trófico foi evidente em uma assembléia de peixes do rio Tibagi estudada por Bennemann et al. (2000), que encontraram entre as 31 espécies identificadas, apenas 3 especialistas: as “piavas” *Schizodon nasutus* e *Schizodon intermedius*, herbívoras e *Steindachnerina insculpta*, detritívora.

A ocorrência de especialistas ou generalistas em determinado hábitat é influenciada pela dinâmica dos recursos alimentares. Odum (1969) e Roughgarden (1974) relataram que os especialistas são melhores sucedidos que generalistas quando há amplo suprimento de recursos e estes são renováveis. Entretanto, especialistas tornam-se vulneráveis quando os recursos não são mantidos, e, nesta situação, a estratégia generalista torna-se mais vantajosa. O zooplancτόfago filtrador “mapará” *Hypophthalmus edentatus*, é um exemplo de especialista que aumentou de forma relevante sua abundância, favorecido pelo incremento da biomassa zooplancτόnica, em decorrência do represamento do rio Paraná, tornando-se a espécie mais abundante nos primeiros anos de formação do reservatório de Itaipu, o que revela seu caráter oportunista (Agostinho et al., 1994).

A despeito de as especializações tróficas serem exceção como estratégia alimentar, alguns casos são dignos de menção pela abundância populacional das espécies envolvidas, pelas adaptações morfológicas ou mesmo pela forma inusitada do hábito em si. É digno de nota o fato de que a maioria das dietas especializadas apresenta alguma flexibilidade em sua composição.

Os caracídeos do Amazonas, como o “tambaqui” *Colossoma*, os “pacus” *Mylossoma* e *Myleus*, apresentam como adaptação morfológica fortes dentes molariformes e incisivos, os quais os capacitam a quebrar frutos e sementes de seringueiras e palmeiras, abundantes durante o período de inundação das florestas. Outros itens foram ocasionalmente encontrados na dieta, como folhas, flores, peixe, zooplâncton, artrópodos e fezes de macaco (Goulding, 1980).

A detritivoria é bem conhecida entre os proquilodontídeos, curimatídeos e loricarídeos da América do Sul. O aproveitamento de um alimento abundante, mas de difícil digestão e baixo valor nutritivo, é possível pela presença de intestino estreito, longo e enrolado (Agostinho et al., 1997; Delariva e Agostinho, 2001).

A lepidofagia consiste em arrancar e ingerir escamas. Sazima (1983) relatou este hábito de peixes de água doce em: ciclídeos, caracídeos, esquilbeídeos e tricomictéridos. O “dentado” *Roebooides paranensis*

foi estudado por Hahn *et al.* (2000) em lagoas da planície do alto rio Paraná onde dentes exteriorizados evidenciam a adaptação a este modo de vida (Figura 1). A espécie foi considerada lepidófaga facultativa por consumir, além de escamas, insetos e microcrustáceos.

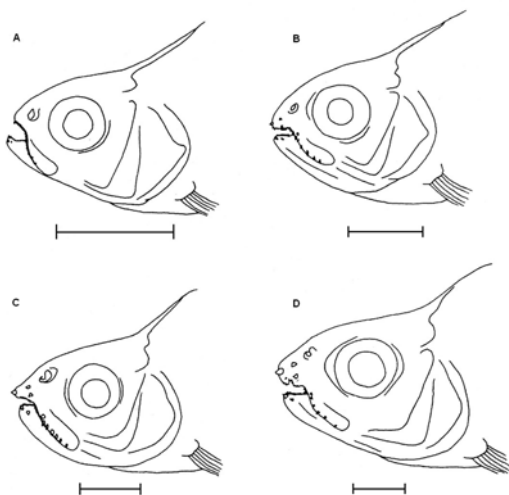


Figura 1. Morfologia dentária de *Roeboides paranensis* de diferentes tamanhos (LS): A=31,6 mm; B=45,0 mm; C=57,0 mm; D=73,8 mm. Escala da barra: 50,0 mm (Hahn *et al.*, 2000)

A hematofagia, apesar de rara entre os peixes (Gerking, 1994), ocorre em algumas espécies de tricomictéridos parasitas, como o “candiru” *Branchioides bertoni*, pertencente à bacia do Paraguai, e foi estudada por Machado e Sazima (1983). Esta espécie se alimenta de sangue das brânquias de espécies maiores como o “pintado” *Pseudoplatystoma*, podendo também ingerir muco, através da raspagem do corpo do hospedeiro.

O hábito de cortar e arrancar pedaços das presas ocorre em vários grupos de peixes como em ciclídeos africanos (Gerking 1994) e serrasalmídeos sul americanos, representados pelas “piranhas” como *Serrasalmus* (Agostinho *et al.*, 1997), que atacam preferencialmente as nadadeiras de suas presas (Goulding, 1980). Neste grupo de peixes é também freqüente o consumo de peixes inteiros, frutos, vegetais, insetos e outros invertebrados (Goulding, 1980; Leão *et al.*, 1991).

Variação ontogenética

Dietas distintas dentro de uma mesma espécie são freqüentemente encontradas conforme os estágios de desenvolvimento dos indivíduos, decorrentes das diferenças na demanda energética e nas limitações morfológicas, implicando em dietas diferenciadas durante o desenvolvimento.

O forrageamento durante o desenvolvimento larval e juvenil é seletivo, sendo a ingestão de partículas vivas limitada pela abertura bucal (Keenleyside, 1979; Houde, 1997; Wootton, 1999) e capacidade locomotora (Wootton, 1999). Casos de alometria relacionados ao desenvolvimento do trato digestório têm sido relatados na literatura, citando-se, como exemplo, o caso da “perca” *Perca flavescens*, com crescimento mais rápido no tamanho da boca do que no crescimento do corpo (Keenleyside, 1979).

À medida que as larvas crescem, o espectro de tamanho e tipo de presas consumidas se amplia (Houde, 1997). Hahn *et al.* (1997b) encontraram uma correlação positiva entre o tamanho de presa e de predador para a “curvina” *Plagioscion squamosissimus*, em diferentes estágios de desenvolvimento.

O aprimoramento na habilidade de forrageamento, implícito na progressiva ampliação da dieta, é um aspecto crucial para a sobrevivência, porque resulta em aumento na taxa de crescimento e redução na vulnerabilidade à predação, que foi considerada por Cowan *et al.* (1997) a maior causa provável de mortalidade larval.

A plasticidade do forrageamento relacionada ao desenvolvimento ontogenético evidencia-se no predomínio de consumo de plâncton pela maioria dos peixes em algum estágio do desenvolvimento, especialmente os iniciais (Cowan *et al.*, 1997). Há um predomínio de zooplâncton como item preferencial, especialmente copépodos, em espécies marinhas (Houde, 1997) e cladóceros em dulcícolas, (Gerking, 1994). Desta forma, espécies que são herbívoras quando adultas incluem, quando jovens, alimento animal. Já aquelas carnívoras mudam sucessivamente do zooplâncton, na fase larval, para larvas e pupas de insetos, quando juvenis e terminam, finalmente, como piscívoras (Wootton, 1999). Este aspecto foi confirmado, por exemplo, por Winemiller (1989) para 9 espécies piscívoras dominantes em um riacho, da bacia do rio Apure-Orinoco, Venezuela; também por Esteves (1996) para *Astyanax fasciatus* e *A. bimaculatus*, na lagoa Infernã, rio Mogi-Guaçu, São Paulo e por Rowe e Chisnall (1996) para *Galaxias gracilis*, em um lago da Nova Zelândia.

Em larvas de tamanho muito pequeno, pode ocorrer o consumo significativo de fitoplâncton, de forma temporária, precedendo a ingestão de zooplâncton (Gerking, 1994). Este consumo pode, entretanto, ser permanente, como no ciprinídeo *Barbus sharpeyi*, abundante no Iraque, cuja dieta é composta predominantemente por diatomáceas e algas filamentosas, em todas as fases de vida (Nasir *et al.*, 1989).

Por outro lado, espécies com larvas grandes como a “carpa” *Cyprinus carpio* são capazes de ingerir ictioplâncton, ocorrendo inclusive canibalismo nas fases iniciais de desenvolvimento, fato provavelmente associado à boca relativamente grande de suas larvas (Folkvord, 1997).

Mesmo especialistas, com adaptações morfológicas marcantes relacionadas ao hábito alimentar na fase adulta, apresentam alteração na dieta durante seu desenvolvimento, o que foi observado por Hahn et al. (2000) para *Roeboides paranensis*: os indivíduos menores ingeriram microcrustáceos e os maiores preferencialmente, escamas (Figura 2).

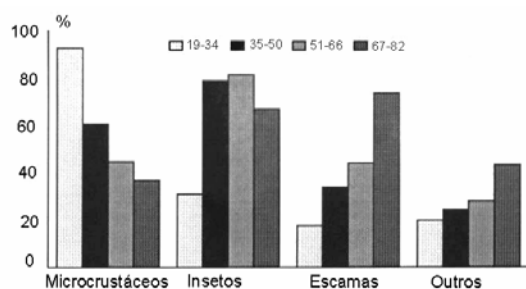


Figura 2. Frequência de ocorrência dos principais itens alimentares de *Roeboides paranensis* em quatro classes de tamanho (LS em mm) (Modificado de Hahn et al., 2000)

Não obstante, para algumas espécies, pode haver constância na dieta de juvenis e adultos, como observado por Ferreti et al. (1996) para duas “piavas” herbívoras, *Schizodon borelli* e *S. altoparanae*, na planície de inundação do alto rio Paraná, nas quais se constatou pequena variação nas porcentagens de contribuição dos componentes alimentares principais. A semelhança na dieta entre estas duas diferentes fases de desenvolvimento foi atribuída à habilidade na tomada do alimento, demonstrada pelo aparecimento de adaptações morfológicas já na fase jovem, como também ao fato de jovens e adultos terem sido capturados no mesmo local e época do ano, portanto sujeitos ao mesmo suprimento alimentar.

Variações individuais

Outro fator influenciador da dieta decorre das diferenças individuais, evidenciadas por Darwin (1987) como a matéria-prima da evolução. Ainda que ele se referisse às variações morfológicas, sua argumentação é igualmente aplicável a variações comportamentais e fisiológicas, visto que estes três aspectos estão freqüentemente ligados e devem ter profundas influências um no outro, como destacado por Magurran (1993). Esta autora chamou a atenção

para a ausência de uma regra rígida no padrão comportamental de peixes, havendo, por exemplo, consideráveis diferenças individuais nos métodos de procura de alimentos, de evitação de predadores e de acasalamento.

Dill (1983) sugeriu que a experiência do indivíduo na manipulação do alimento pode ser um fator influenciador de diferenças intrapopulacionais decorrentes do fenômeno de tendência de treino (“training bias”), que é a propensão do peixe a preferir o tipo de alimento que tenha sido consumido mais recentemente. Este aspecto foi observado por Werner et al. (1981) para uma população de *Lepomis macrochirus*, onde os indivíduos consumiram seletivamente *Daphnia* ou larvas de quironomídeos, ambas abundantes no ambiente e localizados fisicamente muito próximos.

No processo de exploração de recursos alimentares, tal variabilidade individual freqüentemente leva ao polimorfismo trófico, e conseqüentemente, ao surgimento de morfotipos, que são formas de uma mesma espécie que diferem em hábitat, dieta e morfologia, coexistindo simpatricamente (Wimberger, 1994). A ocorrência de morfotipos de peixes é mais comum em lagos (Wimberger, 1994), especialmente naqueles pobres em espécies, e quase sempre inclui formas bênticas e pelágicas (Robinson e Wilson, 1994).

As diferenças intrapopulacionais na morfologia trófica estão associadas ao sucesso de forrageamento em diferentes tipos de presas, o que pode levar a quase completa separação do tipo de alimento explorado, tornando a dieta dependente do morfotipo. Nadadeiras peitorais longas, por exemplo, estão relacionadas a manobras lentas e precisas (Wootton, 1999), técnicas requeridas por exemplo, para a captura de organismos bênticos no fundo. Nadadeiras peitorais curtas estão associadas a deslocamentos rápidos, necessários à busca eficiente de alimento na coluna d’água (Ehlinger, 1990).

Estes aspectos ficaram evidenciados em trabalhos como o de Lavin e McPhail (1986), que identificaram três morfotipos a partir de diferenças significativas no tamanho da mandíbula e rastros branquiais de indivíduos de *Gasterosteus aculeatus*, sendo associadas ao tipo de presa predominante disponível em lagos de diferentes dimensões em Vancouver, Canadá. Ehlinger (1990) relatou a ocorrência de dois morfotipos de *Lepomis macrochirus* lacustre, distintos na forma e tamanho das nadadeiras, em Michigan, Estados Unidos. De forma semelhante, Bourke et al. (1997) encontraram variações na coloração do corpo e na dimensão das

nadadeiras de espécimes de “salmão de riacho” *Salvelinus fontinalis*, em dois lagos canadenses.

Como as diferenças individuais surgem? O polimorfismo trófico especificamente, pode resultar de influência genética, ambiental ou de ambas (Lavin e McPhail, 1986; Wimberger, 1991, 1992, 1994).

Apesar de o funcionamento destes mecanismos ainda não ser claramente conhecido, Wimberger (1991, 1992) considerou a dinâmica do tecido ósseo dos vertebrados, em constante remodelamento em resposta a estímulos mecânicos, fator preponderante na ocorrência de polimorfismo trófico. O processamento de diferentes tipos de alimentos resulta em mudanças de tensão e pressão sobre o osso, levando ao remodelamento e conseqüente alteração da forma. Wimberger (1992) investigou o efeito de diferentes dietas, larvas de quironomídeo e náuplios de *Artemia salina*, na forma corporal de jovens de “papa-terra” *Geophagus brasiliensis* e *G. steindachneri*, em laboratório. O padrão de mudanças foi similar para ambas as espécies: os peixes que se alimentaram de náuplios de *A. salina* desenvolveram cabeças mais alongadas e rasas, corpo relativamente menor e nadadeiras mais estreitas que aqueles que consumiram larvas de quironomídeo. Esse trabalho confirmou resultados encontrados por Meyer (1987), em *Cichlasoma panamense*, onde peixes criados com dietas distintas em laboratório desenvolveram diferenças em sua mandíbula.

Variações espaciais e temporais

Alterações na dieta de peixes podem ainda ser regidas por modificações espaciais e sazonais do hábitat, se levado em conta que locais e períodos distintos dispõem de diferentes condições abióticas e de ofertas de alimento. A sazonalidade é modelada em regiões temperadas principalmente pela temperatura e fotoperíodo (Payne, 1986), enquanto a maioria das águas tropicais mostra variações sazonais causadas principalmente por oscilações hidrométricas, que levam a alagamentos regulares de extensas áreas de terra, expandindo sazonalmente o ambiente aquático (Lowe-McConnell, 1999).

A importância do regime hidrológico no hábito alimentar de peixes se reflete na sazonalidade da dieta (Goulding, 1980; Gerking, 1994; Ferreti *et al.*, 1996; Hahn *et al.*, 1997a; Wootton, 1999). Durante a enchente, grande quantidade de matéria orgânica, proveniente da vegetação terrestre inundada, é utilizada como fonte alimentícia pelos peixes (Junk, 1980), enquanto na fase de águas baixas a disponibilidade de alimentos torna-se restrita (Goulding, 1980; Lolis e Andrian, 1996). Além disto,

Junk (1980) enfatizou que as mudanças hidrológicas afetam não apenas a quantidade, mas também a qualidade dos alimentos.

Poff e Allan (1995) encontraram forte associação entre variação hidrológica e a organização funcional de 34 assembléias de peixes no Wisconsin e Minnesota, Estados Unidos. As assembléias de ambientes hidrologicamente variáveis apresentaram maior generalismo trófico e de hábitat, e foram mais resistentes que as espécies de ambiente estável, onde prevaleceram espécies especialistas. Consistente com estes resultados, Little *et al* (1998) encontraram um predomínio de peixes generalistas e oportunistas, consumindo um número variável de presas, cuja importância específica variou espacial e temporalmente, de acordo com sua abundância no sistema do baixo rio Slaver, Canadá.

A dinâmica entre a disponibilidade de alimentos e o espectro alimentar de espécies tropicais, freqüentemente sujeitas a pulsos de inundação, foi enfatizada por Goulding (1980, 1997) na região Amazônica, onde há ciclicamente profusos de alimentos de origem alóctone durante a cheia, que são amplamente aproveitados pelos peixes, permitindo o desenvolvimento de reservas de gordura, das quais as espécies sobrevivem durante as águas baixas.

De forma semelhante, na planície de inundação do alto rio Paraná, a ictiofauna aproveita os recursos alimentares mais abundantes nos diferentes habitats e fases do ciclo hidrológico: o “armado” *Pterodoras granulosus*, espécie eurífaga, consome predominantemente vegetais durante as cheias na planície (Hahn *et al.*, 1992); a “curvina” *P. squamosissimus* apresentou variação espacial na dieta associada à disponibilidade de presas no ambiente, tanto para as fases jovens como para adultos, em 13 diferentes locais, envolvendo a planície alagável do Alto Rio Paraná e o reservatório de Itaipu. (Hahn *et al.*, 1997b); o “mandi-amarelo” *Pimelodus maculatus*, onívoro com tendência a piscivoria, modificou o tipo de recurso alimentar utilizado nas diferentes fases do regime hidrológico (Figura 3 I), bem como entre os ambientes estudados (Figura 3 II), revelando queda no consumo de peixes à medida que os ambientes passaram de lênticos para lóticos, provavelmente porque em águas mais rápidas (Canal Cortado), a espécie busca recursos alimentares com menor capacidade de evasão e relativamente abundantes como insetos e moluscos, requerendo menor gasto de energia na obtenção (Lolis e Andrian, 1996). Mesmo para espécies consideradas especialistas, devido à dieta pouco flexível e morfologia do trato digestório adaptado a herbivoria, como a “piava”

Schizodon altoparanae, foram observadas diferenças quanto à porcentagem com que cada item contribuiu na dieta da espécie durante as flutuações do nível d'água (Ferreti et al., 1996).

Estratégias alimentares

Diferentes estratégias (padrão geral da espécie) e/ou táticas (variações do padrão decorrentes de flutuações ambientais) (Vazzoler, 1996) podem ser aplicadas na utilização dos recursos alimentares. A aquisição de determinado item alimentar é precedida por um processo que usualmente envolve procura, detecção, captura, manipulação e ingestão (Schoener, 1971; Keenleyside, 1979; Zavala-Camin, 1996; Wootton, 1999), onde comportamentos alimentares distintos entre espécies e indivíduos interferem diretamente na habilidade de tirar proveito da ampla diversidade de recursos alimentares disponíveis aos peixes no ambiente aquático (Keenleyside, 1979).

A etapa de procura depende do “estado de fome” do animal, que por sua vez é controlado pela interação entre a quantidade de alimento no estômago e o nível de metabólitos na circulação do peixe (Dill, 1983; Wootton, 1999). A procura é orientada pelos órgãos dos sentidos, assim como a detecção e a captura. Cada espécie se utiliza principalmente de órgãos e/ou sentidos mais desenvolvidos: olfato, receptores elétricos, visão, linha lateral e ouvido e o tato (Zavala-Camin, 1996). A captura envolve a sucção do alimento (Wootton, 1999) e a manipulação orobranquial, com a ajuda dos dentes e/ou rastros branquiais, segurando ou concentrando o alimento, preparando-o para ser ingerido (Zavala-Camin, 1996).

Fatores como competição, risco de predação e aprendizado podem interferir nas etapas acima citadas (Dill, 1983). Este autor observou, em manifestações de territorialidade, que o grau de agressão e a amplitude de território defendido estiveram correlacionados com a similaridade de dieta e o tamanho do intruso. O risco de predação levou a alteração na escolha dos itens alimentares e a redução na distância percorrida durante a fase de procura. O aprendizado (mudança no comportamento a partir da experiência prévia) influenciou diretamente no tempo de captura e manipulação de presas. Werner et al. (1981) evidenciaram um aumento crescente na eficiência de captura a partir de experiências alimentares sucessivas (aprendizado) para *Lepomis macrochirus*, alimentado em laboratório com *Daphnia* e *Chironomus*.

Uma diferença fundamental no comportamento alimentar entre herbívoros e carnívoros foi ponderada por Keenleyside (1979). Em peixes herbívoros a adaptação alimentar é mais estrutural que comportamental, já que os vegetais não possuem mecanismo de escape. Na condição de que o trato digestório seja apropriado para colher, engolir e digerir material vegetal, a captura do alimento consiste em arrancar alguns pedaços de plantas, raspar algas de substratos ou retirar fitoplâncton da coluna d'água. Entretanto, para os carnívoros, técnicas mais elaboradas são requeridas, porque as presas em potencial possuem ampla série de adaptações morfológicas e comportamentais na evitação de captura e mecanismos de fuga.

A caracterização de estratégias e táticas dentro do comportamento alimentar de peixes de água doce é escassa, e os poucos relatos disponíveis originam-se de observações de aquário. Apenas recentemente a observação direta em condições naturais, através do uso de técnicas de mergulho, tem sido utilizada no estudo de ecologia de peixes (Sabino e Castro, 1990; Sabino e Trajano, 1997; Trajano, 1997; Sabino e Zuanon, 1998). Apesar da limitação de uso da técnica em ambientes de baixa turbidez, ela permite a observação direta do uso dos recursos alimentares, do espaço e das relações tróficas das espécies, aspectos estes evidenciados por Sabino e Zuanon (1998) para uma assembléia de peixes do igarapé Guaraná, pertencente ao sistema do rio Negro, na Bacia Amazônica (Tabela 1).

Resultados semelhantes haviam sido obtidos por Sabino e Castro (1990) em um riacho da Floresta Costeira Atlântica da região de Ubatuba, São Paulo, onde oito espécies foram estudadas a partir do emprego de metodologia usual de estudos de peixe, combinada com observações e coletas subaquáticas. A espécie mais abundante, o “lambari” *Deuterodon iguape*, por exemplo, revelou hábito alimentar onívoro, consumindo insetos, algas, frutos e folhas, apanhados através da cata de itens arrastados pela corrente, cata de pequenas presas, poda e pastejo e raramente cata na superfície.

Concluiu-se, a julgar pelas informações obtidas nesta revisão, que a ampla adaptabilidade trófica dos teleósteos se reflete no predomínio de espécies generalistas e oportunistas, particularmente em ambientes fluviais tropicais, onde a diversidade de alimentos é ampla e variável.

A capacidade de uso de recursos alimentares variados pela ictiofauna limita qualquer tentativa de generalização em sua ecologia alimentar. Mudanças ontogenéticas, sazonais, espaciais e individuais na dieta, aliadas a um amplo repertório de táticas

alimentares, fornecem exemplos desta flexibilidade e dificultam o estabelecimento de padrões que viabilizem comparações fidedignas entre ecossistemas e classificações da ictiocenose em categorias tróficas consistentes.

Buscar a compreensão da dinâmica dos processos vigentes entre as espécies de peixes e sua fonte alimentar é possível a partir do planejamento e execução de estudos de longo prazo, que objetivem encontrar respostas concisas às questões básicas de

ecologia alimentar: *o que* as espécies consomem, *onde* e *como* conseguem alimento e *qual* a magnitude de variação com o tamanho dos indivíduos. Certamente a ampliação de conhecimento nesta área poderá contribuir de forma significativa no gerenciamento de ambientes aquáticos, direcionando medidas preservacionistas, mitigadoras e de manutenção do rendimento pesqueiro.

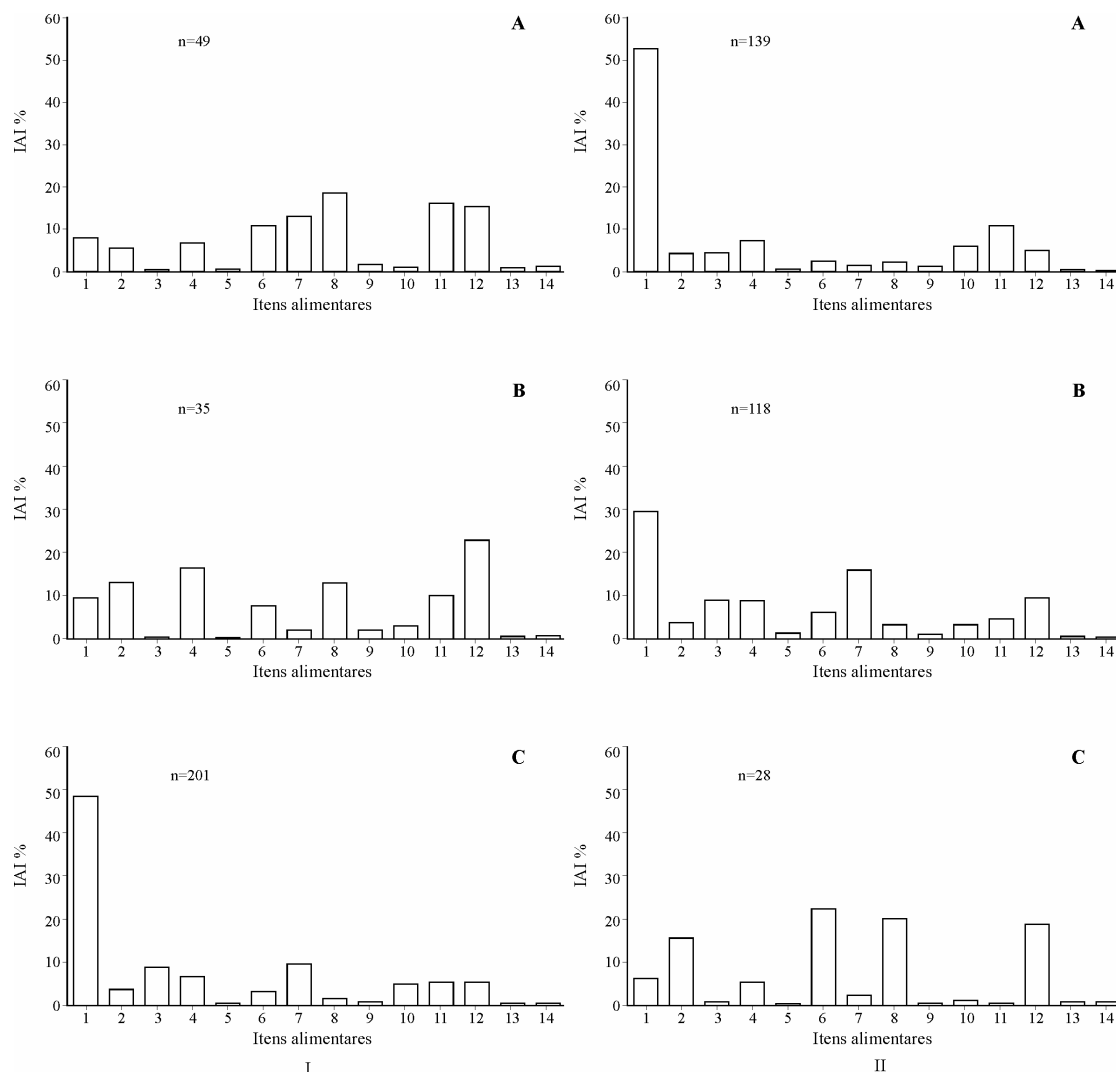


Figura 3. I = Variação do Índice Alimentar dos itens componentes da dieta de *Pimelodus maculatus* em diferentes fases do ciclo hidrológico. A = águas altas; B = transição; C = águas baixas; II = Variação do Índice Alimentar dos itens componentes da dieta de *Pimelodus maculatus* em diferentes locais de amostragem. A = rio Baía-lagoa do Guaraná; B = rio Ivinheima-lagoa dos Patos; C = rio Paraná-canal cortado; 1= Peixes; 2= Escamas; 3= Odonata; 4= Díptera; 5= Efemeróptera; 6= Outros insetos; 7=Bivalva; 8= Gastrópoda; 9=Microcrustáceos; 10= Invertebrados; 11= Detrito animal; 12= Matéria vegetal; 13= Matéria amorfa; 14= Sedimento. (Modificado de Lolis e Andrian, 1996)

Tabela 1. Táticas alimentares, item alimentar principal, período de atividade e número de espécimes coletados (n) das espécies de peixes coletados no igarapé Guaraná, Manaus, Amazonas (Modificada de Sabino e Zuanon, 1998)

Táticas alimentares	Espécies	n	Período de atividade	Item alimentar principal
Catadores de superfície e catadores de itens arrastados pela corrente ("surface pickers and drift feeders")	<i>Hemigrammus stictus</i>	19	dia	insetos terrestres
	<i>Moenkhausia collettii</i>	42	dia	insetos terrestres
	<i>Bryconops giacopinii</i>	67	dia	insetos terrestres
Pastejadores e catadores de superfície ("grazers and surface pickers")	<i>Nannostomus eques</i>	02	dia	algas/detritos/insetos
	<i>Pyrhulina</i> aff. <i>laeta</i>	17	dia	algas/detritos/insetos
	<i>Copella</i> sp.	09	dia	algas/detritos/insetos/invertebrados
Catador de superfície e predador perseguidor ("surface picker and pursuit predator")	<i>*Potamorhaphis</i> sp.	06	dia	insetos/peixes
Predador emboscador, sorrateiro e perseguidor ("ambush, stalking and pursuit predator")	<i>Cichla orinocensis</i>	07	penumbra/dia	peixes/crustáceos
Predador de emboscada ("ambush predators")	<i>*Erythrinus erythrinus</i>	01	noite	peixes/invertebrados
	<i>Hoplias</i> aff. <i>malabaricus</i>	02	noite	peixes/invertebrados
	<i>Crenicichla notophthalmus</i>	05	dia	peixes/invertebrados
	<i>Crenicichla</i> sp.	03	dia	peixes/invertebrados
	<i>Hypselecara coryphaenoides</i>	12	dia	peixes/invertebrados
Mordiscador e predador de fundo	<i>*Synbranchus</i> sp.	04	noite	invertebrados/peixes
Predadores noturnos de fundo ("nocturnal bottom predators")	<i>*Tatia reticulata</i>	13	noite	Insetos
	<i>*Tatia</i> sp.	04	noite	insetos
	<i>Auchenipterichthys dantei</i>	04	noite	insetos
	<i>*Hemicetopsis macilentus</i>	03	noite	insetos
	<i>Characidium</i> sp.	08	dia	insetos aquáticos
Predador de espreita ("sit-and-wait predator")				
Catadores de invertebrados ("invertebrate pickers")	<i>Hypopyrus</i> aff. <i>lepturus</i>	11	noite	Insetos
	<i>Microsternarchus bilineatus</i>	05	noite	insetos
	<i>Steatogenys duida</i>	01	noite	insetos
Pastejadores ("grazers")	<i>Farlowella</i> sp.	12	dia	algas/detritos
	<i>Rineloricaria heteroptera</i>	16	dia	algas
	<i>Ancistrus</i> sp.	09	noite	algas/detritos
Catador de itens arrastados pela corrente e podador ("drift feeder and browser")	<i>Mesonauta insignis</i>	14	dia	macrófitas aquáticas insetos/detritos
Cavadores e mordiscadores de fundo ("diggers and bottom nibblers")	<i>Aequidens</i> cf. <i>pallidus</i>	08	dia	detritos/invertebrados
	<i>*Satanoperca daemon</i>	05	dia	detritos/invertebrados
Mordiscador de fundo ("bottom nibbler")	<i>Leporinus klasewitzi</i>	02	dia	restos de plantas

* , não coletada; **, incluíram catação na superfície à noite

Referências

AGOSTINHO, A.A. et al. Spacial and temporal distribution of Sardela, *Hypophthalmus edentatus* (Pisces, Siluroidei), in the area of influence of the Itaipu Reservoir (Paraná, Brazil). *Revista Unimar*, Maringá, v. 16, no. 3, p. 27-40, 1994.

AGOSTINHO, A.A. et al. Estrutura trófica. In: VAZZOLER, A.E.A.M. et al. (Ed.). *A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos*. Maringá: EDUEM, 1997. p. 229-248.

AGOSTINHO, A.A.; JÚLIO JÚNIOR, H.F. Peixes da bacia do alto rio Paraná. In: LOWE-McCONNELL, R.H. *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais*. Tradução de Anna Emilia A.M. Vazzoler; Angelo Antonio Agostinho; Patrícia T. M. Cunningham. São Paulo: EDUSP, 1999. p. 374-399. Título original: Ecological studies in tropical fish communities.

AGOSTINHO, C.S. et al. Abiotic factors influencing piranha attacks on netted fish in the Upper Paraná River, Brazil. *N. Am. J. Fish. Manag.*, Belhesda, v. 17, no. 3, p. 712-718, 1997.

ARAÚJO-LIMA, C.A.R.M. et al. Trophic aspects of fish communities in brazilian rivers and reservoirs. In: TUNDISI, J.G. et al. (Ed.). *Limnology in Brazil*: Rio de

Janeiro: Brazilian Academy of Science/Brazilian Limnological Society, 1995. p. 105-136.

BENNEMANN, S.T. et al. *Peixes do rio Tibagi: uma abordagem ecológica*. Londrina: Editora UEL, 2000.

BOURKE, P. et al. Individual variations in habitat use and morphology in brook charr. *J. Fish. Biol.*, London, v. 51, p. 783-794, 1997.

COWAN, J.H. et al. Size-based foraging success and vulnerability to predation: selection of survivors in individual-based models of larval fish populations. In: CHAMBERS, C.; TRIPPEL, E.A. (Ed.). *Early life history and recruitment in fish populations*. London: Chapman & Hall, 1997. p. 357-389.

DARWIN, C. *A origem das espécies*. Tradução de Eduardo Fonseca. Rio de Janeiro: Tecnoprint S.A., 1987. 387 p. Título original: On the origin of species.

DELARIVA, R.L.; AGOSTINHO, A.A. Relationship between morphology and diets of six neotropical loriciariids. *J. Fish. Biol.*, London, v.58, p. 832-847, 2001.

DILL, L.M. Adaptive flexibility in the foraging behavior of fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, Ottawa, v. 40, p. 398-408, 1983.

EHLINGER, T.J. Habitat choice and phenotype-limited feeding efficiency in bluegill: individual differences and trophic polymorphism. *Ecology*, Washington, D.C., v. 71, p. 886-896, 1990.

- ESTEVEZ, K.E. Feeding ecology of three *Astyanax* species (Characidae, Tetragopterinae) from a floodplain lake of Mogi-Guaçu river, Paraná River Basin, Brazil. *Environ. Biol. Fishes.*, Dordrecht, v. 46, p. 83-101, 1996.
- FERRETI, C.M.L. *et al.* Dieta de duas espécies de *Schizodon* (Characiformes, Anostomidae), na planície de inundação do alto rio Paraná e sua relação com aspectos morfológicos. *Boletim do Instituto de Pesca*, São Paulo, v. 23, p. 171-186, 1996.
- FOLKVORD, A. Ontogeny of cannibalism in larval and juvenile fishes with special emphasis on Atlantic cod. In: CHAMBERS, C.; TRIPPEL, E.A. (Ed.). *Early life history and recruitment in fish populations*. London: Chapman & Hall, 1997. p. 251-278.
- GERKING, S.D. *Feeding ecology of fish*. Califórnia: Academic Press, 1994.
- GOULDING, M. *The fishes and the forest: explorations in amazon natural history*. Berkeley: University of Califórnia Press, 1980.
- GOULDING, M. *História natural dos rios amazônicos*. Tradução de Antonio Carlos de A. dos Santos; Mirian Leal Carvalho. Brasília: Sociedade Civil Mamirauá/CNPq/Rainforest Alliance, 1997. Título original: Amazon: the flooded forest.
- HAHN, N.S. *et al.* Aspectos da alimentação do armado, *Pterodoras granulosus* (Ostariophysi, Doradidae) em distintos ambientes do Alto Rio Paraná. *Revista Unimar, Maringá*, v. 14, p. 163-176, 1992.
- HAHN, N.S. *et al.* Ecologia trófica. In: VAZZOLER, A.E.A.M. *et al.* (Ed.). *A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos*. Maringá: EDUEM, 1997a. p. 209-228.
- HAHN, N.S. *et al.* Feeding ecology of curvina *Plagioscion squamosissimus* (Hechel, 1840) (Osteichthyes, Perciformes) in the Itaipu reservoir and Porto Rico floodplain. *Acta Limnológica Brasiliensia*, Botucatu, v. 9, p. 11-22, 1997b.
- HAHN, N.S. *et al.* Dental development and ontogenetic diet shifts of *Roeboidea paranensis* Pignalberi (Osteichthyes, Characinae) in pools of the Upper Rio Paraná floodplain (state of Paraná, Brazil). *Rev. Bras. Biol.*, São Carlos, v. 60, no. 1, p. 93-99, 2000.
- HARTLEY, P.H.T. Food and feeding relationships in a community of fresh water fishes. *J. Anim. Ecol.*, Oxford, v. 17, p. 1-17, 1948.
- HOUDE, E.D. Patterns and consequences of selective processes in teleost early life histories. In: CHAMBERS, C.; TRIPPEL, E.A. (Ed.). *Early life history and recruitment in fish populations*. London: Chapman & Hall, 1997. p. 173-196.
- JUNK, W.J. Áreas inundáveis: um desafio para a limnologia. *Acta Amazonica*, Manaus, v. 10, no. 4, p. 775-796, 1980.
- KEENLEYSIDE, M.H.A. *Zoophysiology, diversity and adaptation in fish behaviour*. Berlin: Springer-Verlag, 1979.
- LAVIN, P.A.; McPHAIL, J.D. Adaptive divergence of trophic phenotype among freshwater populations of the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, Ottawa, v. 43, p. 2455-2463, 1986.
- LEÃO, E.L.M. *et al.* Aspectos da reprodução, alimentação e parasitofauna de uma espécie rara de piranha, *Serrasalmus altuvei* Ramirez, 1965 (Pisces, Serrasalminae) do baixo rio Negro. *Rev. Bras. Biol.*, Rio de Janeiro, v. 51, no. 3, p. 545-553, 1991.
- LITTLE, A.S. *et al.* Seasonal variation in diet and trophic relationships within the fish communities of the lower Slave River, Northwest Territories, Canada. *Environ. Biol. Fishes*, v. 53, Dordrecht, p. 429-445, 1998.
- LOLIS, A.A.; ANDRIAN, I.F. Alimentação de *Pimelodus maculatus* Lacépède, 1803 (Siluriformes, Pimelodidae), na planície de inundação do alto rio Paraná. *Boletim do Instituto de Pesca*, São Paulo, v. 23, p. 187-202, 1996.
- LOWE-McCONNELL, R.H. *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais*. Tradução de Anna Emília A. M. Vazzoler; Angelo Antonio Agostinho; Patrícia T. M. Cunningham São Paulo: EDUSP, 1999. 535 p. Título original: Ecological studies in tropical fish communities.
- MACHADO, F.A.; SAZIMA, I. Comportamento alimentar do peixe hematófago *Branchioica bertonii* (Siluriformes, Trichomycteridae). *Cienc. Cult.*, São Paulo, v. 35, no. 3, p. 344-348, 1983.
- MAGURRAN, A.E. Individual differences and alternative behaviors. In: PITCHER, J.T. (Ed.). *Behaviour of teleost fishes*. London: Chapman & Hall, 1993. p. 440-477.
- MATTHEWS, W.J. *Patterns in freshwater fish ecology*. New York: Chapman & Hall, 1998.
- MEYER, A. Phenotypic plasticity and heterochrony in *Cichlasoma managuense*. *Evolution*, Lawrence, v. 41, p. 1357-1369, 1987.
- NASIR, N.A. *et al.* A. The distribution, length-weight relationships, food and feeding of the Cyprinid fish *Barbus sharpeyi* from Al-Hammar Marsh, Iraq. *Fish. Res.*, Amsterdam, v. 7, p. 175-181, 1989.
- ODUM, E.P. *Ecologia*. São Paulo: Pioneira, 1969. 201 p.
- PAYNE, A.L. *The ecology of tropical lakes and rivers*. New York: John Wiley & Sons, 1986.
- POFF, N.L.; ALLAN, J.D. Functional organization of stream fish assemblages in relation to hydrological variability. *Ecology*, Washington, D.C., v. 76, no. 2, p. 606-627, 1995.
- ROBINSON, B.W.; WILSON, D.S. Character release and displacement in fishes: a neglected literature. *Am. Nat.*, Chicago, v. 144, p. 596-627, 1994.
- ROUGHGARDEN, J. Species packing and the competition function with illustrations from coral reef fish. *Theor. Pop. Biol.*, Orlando, v. 5, p. 163-186, 1974.
- ROWE, D.K.; CHISNALL, B.L. Ontogenetic habitat shifts by *Galaxias gracilis* (Galaxiidae) between the littoral and limnetic zones of Lake Kanono, New Zealand. *Environ. Biol. Fishes*, Dordrecht, v. 46, p. 255-264, 1996.
- SABINO, J.; CASTRO, R.M.C. Alimentação, período de atividade e distribuição espacial dos peixes de um riacho da Floresta Atlântica (sudeste do Brasil). *Rev. Bras. Biol.*, Rio de Janeiro, v. 50, no. 1, p. 23-36, 1990.
- SABINO, J.; TRAJANO, E. A new species of blind armoured catfish, genus *Ancistrus*, from caves of

- Bodoquena region, Mato Grosso do Sul, southwestern Brazil (Siluriformes, Loricariidae, Ancistrinae). *Revue FR. Aquariol.*, Nancy, v. 24, p. 73-78, 1997.
- SABINO, J.; ZUANON, J. A stream fish assemblage in central Amazonia: distribution, activity patterns and feeding behavior. *Ichthyol. Explor. Freshwaters*, Munich, v. 8, no. 3, p. 201-210, 1998.
- SANTOS, G.M.; FERREIRA, E.J.G. Peixes da bacia Amazônica. In: LOWE-McCONNELL, R.H. *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais*. Tradução de Anna Emília A. M. Vazzoler; Angelo Antonio Agostinho; Patrícia T. M. Cunningham. São Paulo:EDUSP, 1999, p. 345-354. Título original: Ecological studies in tropical fish communities.
- SAZIMA, I. Scale-eating characoids and other fishes. *Environ. Biol. Fishes*, Dordrecht, v. 9, p. 87-101, 1983.
- SCHOENER, T.W. Theory of feeding strategies. *Annu. Rev. Ecol Syst.*, Palo Alto, v. 11, p. 369-404, 1971.
- TRAJANO, E. Food and reproduction of *Trychomycterus itacarambiensis*, cave catfish from south-eastern Brazil. *J. Fish. Biol.*, London, v. 51, p. 53-63, 1997.
- VAZZOLER, A.E.A.M. *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. Maringá: EDUEM, 1996.
- WERNER, E.E. et al. The role of foraging and experience in habitat use by the bluegill sunfish. *Ecology*, Washington, D.C., v. 62, no. 1, p. 116-125, 1981.
- WIMBERGER, P.H. Plasticity of jaw and skull morphology in the neotropical cichlids *Geophagus brasiliensis* and *G. steindachneri*. *Evolution*, Lawrence, v. 45, no. 7, p. 1545-1563, 1991.
- WIMBERGER, P.H. Plasticity of fish body shape. The effects of diet, development, family and age in two species of *Geophagus* (Pisces: Cichlidae). *B. J. Linn. Soc.*, New York, v. 45, p. 197-218, 1992.
- WIMBERGER, P.H. Trophic polymorphisms, plasticity, and speciation in vertebrates. In: STOUDE, D.J. et al. (Ed.) *Theory and application of fish feeding ecology*. Columbia: University of South Carolina Press, Belle Baruch Library in Marine Science, no. 18, 1994, p. 19-43.
- WINEMILLER, K.O. Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in the Venezuelan llanos. *Environ. Biol. Fishes*, Dordrecht, v. 26, p. 177-199, 1989.
- WOOTTON, R.J. *Ecology of teleost fish*. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1999. 386 p.
- ZAVALA-CAMIN, L.A. *Introdução aos estudos sobre alimentação natural em peixes*. Maringá: EDUEM, 1996. 129 p.

Received on January 26, 2001.

Accepted on March 28, 2001.