

PRINCIPAIS ARRANJOS MORFOLÓGICOS RELACIONADOS À ALIMENTAÇÃO DE PEIXES HERBÍVOROS E CARNÍVOROS

Izabel de Fatima Andrian*, Danielle Peretti**, Paola Christiane Dal Bosco**

ANDRIAN, I.F.; PERETTI, D.; DAL BOSCO, P.C. Principais arranjos morfológicos relacionados à alimentação de peixes herbívoros e carnívoros. *Arq. Apadec*, 9(2):20-26, 2005.

RESUMO. A alimentação de peixes depende de alguns fatores, entre eles a disponibilidade do alimento no meio e o arranjo morfológico associado à alimentação. O alimento principal ingerido e as características morfológicas da espécie permitem sua classificação em categorias tróficas. A compreensão dessas categorias possibilita entender o funcionamento do ecossistema e como se dá o fluxo de energia nas cadeias alimentares. A presente revisão buscou abordar as adaptações morfológicas com o hábito alimentar de herbívoros e carnívoros destacando, entre as espécies de água doce, os aspectos de flexibilidade trófica decorrentes de fatores espaciais, temporais e biológicos (interações).

PALAVRAS-CHAVE: adaptações morfológicas; dieta; peixes carnívoros e herbívoros.

ANDRIAN, I.F.; PERETTI, D.; DAL BOSCO, P.C. Major morphological arrangements related to the feeding of herbivorous and carnivorous fish. *Arq. Apadec*, 9(2):20-26, 2005.

ABSTRACT. Fish feeding depends on some factors, among them the availability of food in the environment and the morphologic arrangement linked to feeding. The major food items ingested and the morphologic features allow fish classification in trophic categories. The understanding of these categories permits to understand the functioning of the ecosystem and how the energy flows along the food chains. This review aimed at approaching the morphologic adaptations related to feeding habits of herbivorous and carnivorous fish, highlighting among the freshwater species the aspects of trophic flexibility stemming from spatial, temporal and biological (interaction-based) factors.

KEY WORDS: morphologic adaptations; diet; carnivorous and herbivorous fish.

INTRODUÇÃO

Os estudos referentes à ecologia trófica dos peixes têm avançando nos últimos anos, levando os pesquisadores a ampliarem, cada vez mais, suas abordagens, para uma compreensão mais abrangente sobre os diversos aspectos que levam as populações a explorarem as fontes de recursos alimentares e, conseqüentemente, sobre o papel ecológico exercido pelas espécies em uma comunidade e/ou em um ecossistema.

Alguns trabalhos enfocam a dieta das espécies e traçam relações com a morfologia do trato digestório e outras estruturas utilizadas para a obtenção do alimento, demonstrando as estratégias empregadas pelos peixes na aquisição ou exploração dos recursos alimentares, como reflexos dos arranjos anatômicos e morfofisiológicos apresentados por eles.

Em ambientes tropicais, nos estudos

referentes à ecologia trófica, deve-se considerar a plasticidade na alimentação dos peixes que, segundo WOOTTON (1990) e LOWE-MCCONNELL (1999), é conseqüência, em especial, da disponibilidade ofertada pelo meio, podendo levar uma espécie a apresentar dieta variada, dependendo do local que habita, da época do ano ou com a idade dos indivíduos. Essa diversidade trófica, de acordo com LAGLER et al. (1977), também permite a manutenção da diversidade de espécies que coexistem, explorando os recursos em diferentes proporções, com distintos hábitos alimentares, como resultado de processos evolutivos.

Tais processos expressam-se em diferenças na conformação das estruturas alimentares de uma espécie para outra, influenciando nas estratégias de obtenção do alimento – na apreensão, na filtração, na mastigação, na raspagem, na coleta e na fragmentação, entre outras (MATTHEWS, 1998).

*Docente do Departamento de Biologia da Universidade Estadual de Maringá; **Bióloga. [✉]Avenida Colombo, 5790, Campus Universitário, Maringá, PR, 87.020-900, e-mail: ifandrian@uem.br

A partição de recursos dentro de uma assembléia de peixes comumente relaciona-se à competição inter e intra-específica, ocorrendo diferenças nos hábitos alimentares e nas estruturas morfológicas (WOOTTON, 1990). No entanto, vários autores, entre os quais ZARET & RAND (1971), PIANKA (1978) e SOARES (1979), argumentam que a sobreposição alimentar entre espécies que coabitam grandes ecossistemas nem sempre indica competição, pois essa depende também, da disponibilidade do alimento.

DESENVOLVIMENTO

Os peixes são classificados em categorias tróficas, que são amplas e baseiam-se no alimento principal ingerido pela espécie, pois os peixes podem mudar sua dieta, dentro de determinados limites, em função de vários fatores (FERRETTI et al., 1996). Portanto, faz-se necessário o estudo de tais fatores para o pleno conhecimento do hábito alimentar de uma espécie (MENEZES, 1969).

WOOTTON (1998) traz uma classificação para grandes categorias tróficas em peixes teleostes, citando as seguintes: detritívoros, necrófagos, onívoros, herbívoros e carnívoros. Os herbívoros são subdivididos pelo autor em: "browsers" (pastadores), "grazers" (roçadores) e fitoplanctívoros.

1. Herbívoros

Os herbívoros são peixes que selecionam alimento vegetal vivo. Vegetal superior, algas bentônicas e fitoplanctônicas fazem parte de suas dietas, embora o peixe que se alimenta de fitoplâncton possa ser denominado herbívoro, essa expressão é mais apropriada para os que se alimentam de vegetais multicelulares, devido às adaptações anatômicas necessárias para utilizar esses vegetais e às implicações ecológicas de tal atividade (ZAVALA-CAMIN, 1996).

Os pastadores se alimentam de partes dos vegetais superiores, enquanto que, os roçadores exploram as algas aderidas aos substratos, podendo ser ingerido material inorgânico juntamente com as algas (KEENLEYSIDE, 1979). A seleção do alimento pelos herbívoros pode estar relacionada à qualidade das plantas (GERKING, 1994). Alguns fatores são considerados, incluindo a digestibilidade, o grau de calcificação das algas, a consistência das plantas e a eventual secreção de produtos secundários que podem repelir o ataque de predadores (WOOTTON, 1998).

As adaptações para a alimentação em peixes

herbívoros são mais estruturais do que comportamentais, uma vez que as plantas, não tendo mecanismos de escape, não requerem de seus predadores estratégias específicas de captura (KEENLEYSIDE, 1979). Complementa o autor que as adaptações se expressam na boca, dentes, rastros branquiais, sendo o trato digestório apropriado para reter, cortar, ingerir e digerir o material vegetal usado como recurso nutricional.

1.1 Fitoplanctívoros

Os peixes que se alimentam de fitoplâncton têm, possivelmente, dois métodos para selecionar suas dietas. O primeiro é comportamental, ou seja, o peixe pode iniciar ou encerrar a filtração do alimento dependendo das espécies componentes do fitoplâncton. O segundo é mecânico, o aparelho para filtração seleciona o tamanho das algas a serem ingeridas (GERKING, 1994).

O arranjo dos rastros branquiais da cavidade oro-branquial é fundamental para os peixes filtradores. Sua principal função é a de reter e direcionar o alimento para o esôfago (GODINHO, 1983). Os principais alimentos dos fitoplanctônicos são dinoflagelados, diatomáceas, algas verdes e cianofíceas, ocasionalmente outros itens são utilizados, quando ocorrem "blooms", sendo que a filtração é o principal método de coleta do alimento (KEENLEYSIDE, 1979). GERKING (1994) comenta que em algumas espécies além dos rastros branquiais serem longos e próximos uns dos outros, ainda apresentam denticulos que diminuem os espaços entre eles, alterando a velocidade da água e retraindo com maior eficiência as partículas alimentares.

Hypophthalmus edentatus é um exemplo de planctívoro do alto rio Paraná. No reservatório de Itaipu, nos primeiros anos de sua formação, essa espécie destacou-se entre as mais capturadas, sendo que seu trato digestório encontrava-se cheio ou parcialmente cheio (BENEDITO-CECÍLIO & AGOSTINHO, 2000). Isto nos permite inferir que a espécie se alimenta quase que continuamente ou tem digestão lenta, pois que não há esvaziamento total do trato digestório (não apresenta estômago diferenciado). Ressalta-se que foi a única espécie planctívora-filtradora no citado reservatório.

Em estudo sobre a composição da dieta da espécie, no mesmo reservatório, LANSAC-TÔHA et al. (1991) a classificam como planctófaga – alimenta-se tanto de algas quanto de microcrustáceos. De fato, para um filtrador de superfície, que seleciona os itens por tamanho, é muito difícil separar organismos de reinos distintos e os mais

abundantes, conseqüentemente, serão os mais consumidos. CARVALHO (1980) ressalta a importância de seu aparelho branquial, adaptado ao hábito alimentar (zooplânctívoro), e expressa que os arcos possuem rastros longos, finos e numerosos. MARLIER (1967) chegou ao mesmo resultado para a espécie no Lago Redondo, AM. No entanto, ressaltou que o fitoplâncton era escasso e que o zooplâncton era disponível e com biomassa constante durante todo o ano. Assim, a cavidade branquial desempenha papel fundamental na detecção, na captura, na manipulação e no direcionamento do alimento.

1.2 Roçadores

Esses peixes são caracterizados por removerem algas de substratos, raspando suas superfícies e sugando o alimento, podendo ser ingerido material inorgânico, juntamente com as algas (KEENLEYSIDE, 1979). O autor menciona que muitas espécies de água doce têm especializações em partes da boca que as permitem remover algas fixadas aos substratos, um dos exemplos é o *Plecostomus*. LAGLER et al. (1977) afirmam que peixes raspadores de perifiton possuem mandíbulas com adaptações especiais, caracterizadas por uma margem cortante que auxilia na raspagem do alimento.

Ao analisarem as relações morfológicas e a dieta de seis loricariídeos neotropicais, DELARIVA & AGOSTINHO (2001) falam das adaptações de *Hypostomus margaritifer*, que ingeriu essencialmente matéria vegetal, principalmente Bryophyta e Rhodophyceae, ambas perifíticas. Os autores descrevem que a espécie apresenta a boca ventral e lábios sugadores, sendo o superior menos desenvolvido que o inferior, ambos com papilas adesivas que podem ser usadas para adesão ao substrato. Os dentes maxilares, dispostos em forma de semilua, são arranjados para agirem como rastelos, raspando o alimento. Há dentes faríngeos e os rastros branquiais são numerosos, justapostos e em forma de lâmina, com muco na câmara branquial. O estômago é pequeno, definido e separado do intestino, que é longo e enovelado, pela válvula pilórica.

1.3 Pastadores

Um exemplo de pastador, da planície de inundação do alto Rio Paraná, é o *Schizodon*, com as espécies *S. borelli* e *S. altoparanae*, estudadas por FERRETTI et al. (1996). As autoras caracterizam as espécies como herbívoras-pastadoras, que exploraram basicamente Poaceae e algas, altamente

seletivas quanto às partes dessa gramínea. Esclarecem que o alimento foi encontrado triturado no estômago, resultado da ação das placas faríngeas estruturadas como quatro placas dentígeras, providas de denticulos cuspidados que faziam a raspagem das folhas e talos quando esses eram impulsionados em direção ao estômago. A tomada do alimento era realizada com o auxílio de dentes incisivos e cuspidados dispostos na mandíbula e no pré-maxilar, da cavidade oral de uma pequena boca terminal.

A conformação dos rastros branquiais é diferenciada, em comparação com os fitoplanctônicos e os roçadores, pois que se apresentam curtos, frágeis e com espaçamento de aproximadamente 3mm (FERRETTI et al., 1996), não tendo relação com a tomada ou a natureza de suas dietas.

Outros exemplos de pastadores são *Schizodon fasciatus*, *Rhytiodus microlepis* e *R. argenteofucus*, do Lago Januacá, AM, que tomam pedaços de raízes, folhas e caules de vegetais, especialmente gramíneas, e ainda algas filamentosas (SANTOS, 1981).

Também os caracídeos dos gêneros *Mylossoma*, *Myleus* = *Myloplus*, *Metynnis* são pastadores. GOULDING (1980) estudou duas espécies de *Mylossoma* na região da Amazônia, especificamente nos rios Machado e Madeira. Verificou que seus dentes são mais incisiformes do que molariformes e são empregados para cortar e fatiar sementes em mordidas pequenas e quase iguais, antes de engolir-las. Menciona que dentes incisiformes são fortes o suficiente para esmagar as paredes duras das sementes, quando necessário. Para ambas as espécies a dieta, investigada durante a época de cheia (floresta inundada), era composta de sementes e frutos esmagados, estes em menores quantidades. Apesar de serem herbívoros pastadores consumiram, embora em menor quantidade, insetos e aranhas. Com o final da época de inundação, quando os frutos e sementes não estavam mais disponíveis, ambas espécies se alimentaram de modestas quantidades de folhas e flores.

Myleus, com dentição bastante similar ao *Mylossoma*, explorou as plantas do gênero *Amanoa* sp. (Euphorbiaceae) do rio Machado. Sementes foi o item mais importante durante a inundação, e com a subida das águas a espécie literalmente pasta sobre os arbustos. Durante o período de águas baixas são comedores de folhas, podendo predar, ocasionalmente, invertebrados que caem na água.

Um outro peixe pastador amazônico é o caracídeo *Triportheus*. Nos locais já mencionados (GOULDING, 1980), duas espécies são altamente

adaptadas em comer frutos e sementes na superfície da água. Especialmente na floresta inundada do rio Machado, os frutos carnosos compuseram mais de 2/3 do volume total de alimento ingerido por ambas. Embora possuidores de dentes fortes capazes de quebrar paredes espessas de semente, diferente do *Mylossoma*, o *Triportheus*, quando ingerindo estas sementes envoltas pelos frutos, dificilmente as quebra, o que o torna um potencial agente dispersor. Além dos frutos e sementes esses peixes são ávidos consumidores de flores. Durante a inundação outros itens de origem alóctone são também consumidos como invertebrados, destacando-se os artrópodes.

A eurifagia apresentada pelas espécies acima descritas corrobora a informação de LOWE-MCCONNELL (1999), quanto à plasticidade trófica das espécies em ambientes tropicais. De fato, há a tendência das espécies em explorarem os recursos mais disponíveis e abundantes, portanto com menor gasto energético na obtenção do alimento.

2. Carnívoros

As espécies que exploram alimento animal vivo podem ser generalizadas como carnívoras (ZAVALA-CAMIN, 1996). A despeito de haver subdivisões nessa categoria, sendo inclusive variadas, a depender do autor que as propõe, nessa revisão não as trataremos em separado, abordando todas como carnívoras e mencionando a subdivisão trazida por cada autor.

Muitos são os peixes que se alimentam de animais vivos, ou presas. Muitos são organismos pequenos, como zooplâncton e insetos aquáticos, com ciclos de vida curtos e com breves períodos de maior vulnerabilidade. Assim, há grande chance de espécies de peixes pequenos ou formas jovens de espécies de maior porte os utilizarem como alimento. Os peixes que se alimentam de matéria animal também tendem a eurifagia, por isso, sua classificação leva em consideração os itens mais importantes na contribuição de suas dietas (KEENLEYSIDE, 1979).

LOLIS & ANDRIAN (1996) verificaram que *Pimelodus maculatus*, capturados na planície de inundação do alto rio Paraná, apresentou amplo espectro em sua dieta e, a despeito de tê-la considerado onívora, pois que apresentou matéria vegetal na dieta, onze dos quatorze itens registrados são de origem animal, destacando os peixes e os insetos. Nesse contexto, para essa revisão podemos usá-lo como um exemplo de carnívoro generalista. As autoras descrevem aspectos morfológicos da espécie relacionados à dieta e verificaram que a boca é subterminal e pequena, mas com ampla abertura,

devido a membranas que ligam os pré-maxilares e mandíbulas, que são providos de numerosos denticulos pontiagudos, dispostos em várias séries, estes são utilizados para prender e encaminhar as presas em direção à cavidade faríngea. Mencionam ainda a presença de placas faríngeas com dentes que auxiliam no direcionamento e impulsão das presas, em especial dos peixes, para a luz do trato digestório. Esse apresenta o estômago saciforme com paredes grossas, típico de espécies onívora ou carnívora generalista.

Do mesmo modo ABUJANRA et al. (1999) encontraram diversidade no espectro alimentar de *Pimelodus ortmanni* do reservatório de Segredo/PR, a espécie explorou 48 itens diferentes, no entanto houve o predomínio de peixes e insetos e, a despeito das autoras terem-na classificado como onívora, discutem que se considerarem somente os alimentos principais pode ser considerada com forte tendência a carnívora.

Para o também carnívoro, considerado piscívoro (LOUREIRO & HAHN, 1996), *Hoplias malabaricus*, do reservatório de Segredo/PR, foi registrado amplo espectro trófico, inclusive com insetos e vegetal, como itens ocasionais, além de 28 diferentes espécies de peixes que foram predadas pela espécie.

Essas pesquisas citadas reafirmam a característica de eurifagia de peixes carnívoros de ambientes tropicais, que exploram a diversidade de alimento oferecido pelo ambiente e, ainda, a dificuldade de uma classificação exata, uma vez que se levarmos em consideração todos os itens ingeridos pelas espécies a maioria ficaria na classe onívora, e se levar em consideração apenas os itens principais poderia mudar para carnívoros ou outras categorias tróficas. A essa conclusão chegaram ANDRIAN & BARBIERI (1996), que a despeito de terem atribuído hábito omnívoro a *Parauchenipterus galeatus*, pois que a análise temporal e espacial na dieta da espécie na região do reservatório de Itaipu mostrou espectro amplo e mutável, os insetos predominaram em grande parte, levando os autores a considerarem a espécie com tendência a insetivoria.

Também, ALMEIDA et al. (1997) citam amplo espectro alimentar, 38 tipos de presas, compondo a dieta de cinco espécies de piscívoros da planície de inundação do alto rio Paraná, destacando que, no entanto, de três a quatro são presas preferenciais. Indicando que sofrem variações espaciais e sazonais na dieta, provavelmente em função da disponibilidade específica das presas. Mencionam ainda, a presença de crustáceos na dieta dos peixes.

RESENDE et al. (1996), ao estudarem a

alimentação de peixes carnívoros na planície inundável do rio Miranda do Pantanal/MS, concluem que os mesmos são generalistas, alguns ingerindo até vegetais, como *Pygocentrus nattereri* ou *Hoplias malabaricus*. Destacam que os carnívoros, distribuídos em distintos ambientes da planície coexistem sem ou com um mínimo de competição, pois que ocupam nichos diferentes no mesmo habitat e apresentam estratégias de caça/alimentação diferentes. Para exemplificar citam que as espécies mais abundantes na vazante, *Acestrorhynchus pantaneiro* é ictiófaga pelágica de águas abertas; *Serrasalmus spilopleura*, ictiófaga de fundo e hábitos gregários; *Hoplias malabaricus*, ictiófaga de águas rasas; e, *Charax gibbosus*, ictiófaga solitária de meia água.

Ao estudarem o hábito alimentar de oito espécies de piranha, em riachos e lagoas da Bacia do rio Orinoco, NICO & TAPHORN (1988) observaram que cinco, do gênero *Serrasalmus* (*S. altuvei*, *S. irritan*, *S. cf. elongatus*, *S. rhombeus* e *S. caribe*), tiveram seus hábitos alimentares modificados em função da idade. Porém a partir de tamanhos específicos, mesmo ainda jovens, as piranhas consumiram peixes.

SAZIMA & MACHADO (1990) fizeram considerações sobre o comportamento de *Serrasalmus marginatus*, *S. spilopleura* e *Pygocentrus nattereri* (= *S. nattereri*) em relação à obtenção do alimento, em lagoas e riachos da região do Pantanal (MS). *Serrasalmus spilopleura* mostra dois modos diferentes para se alimentar. Em um deles se aproxima furtivamente de sua presa para atacá-la e em outro se comporta como se não estivesse interessada na presa, para depois, num golpe, arrancar partes dela. *Pygocentrus nattereri* persegue sua presa e depois, por trás, a agarra e *S. marginatus* é especializada em arrancar pedaços, principalmente das nadadeiras dorsal e caudal, de outros peixes. No reservatório de Americana (SP), *S. spilopleura* é a principal, se não a única, consumidora de nadadeiras (NORTHCOTE et al., 1987). Os autores analisaram os corpos de diversas espécies do reservatório e notaram que exibiam múltiplas cicatrizes, especialmente na nadadeira caudal, mostrando que as mesmas podem se regenerar, constituindo-se, assim, em um recurso renovável.

As características anatômicas do trato digestório dos peixes acham-se em estreita dependência com a natureza dos alimentos, as características do habitat, o estado nutricional e o estágio de desenvolvimento do indivíduo, manifestadas, especialmente nesse aparelho, por adaptações e modificações (ANGELESCU & GNERI, 1949).

Além dos aspectos já abordados anteriormente teceremos algumas comparações entre herbívoros e carnívoros com relação ao trato digestório propriamente dito.

Enquanto a boca e a cavidade oro-branquial possuem o papel fundamental nos processos de detecção, manipulação e preparação do alimento para a digestão, o restante do trato digestório determina como e de que um peixe pode se alimentar WOOTTON (1998).

O estômago é um órgão de estocagem rápida do alimento e que dá início ao processo de digestão, este pode variar em forma ou em tamanho, e sua dilatação máxima é limitada pela cavidade celomática de cada espécie. Nas espécies carnívoras, o estômago é caracterizado por ser curto e com paredes espessas, com pH baixo e presença marcante de pepsina, entre outros sucos gástricos que atuam sobre as proteínas ingeridas (LAGLER et al., 1977). Já as espécies herbívoras, possuem estômago que pode variar de pequeno ou até mesmo ausente LOWE-MCCONNELL (1999), ou bastante desenvolvido e em forma de U FERRETTI et al (1996).

A estrutura do intestino, da mesma forma que o estômago, é altamente dependente da natureza dos alimentos, principalmente no que diz respeito ao seu comprimento relativo (KAPOOR et al., 1975). Poucos são os trabalhos que abordam aspectos anatômicos funcionais do intestino, como o realizado por SEIXAS FILHO et al. (2001) para o carnívoro *Pseudoplatystoma coruscans*, que mostraram que o crescimento do intestino acompanha o comprimento-padrão.

A razão entre o comprimento do corpo e o comprimento do intestino é abordada por muitos autores. Essa relação (Q_i = coeficiente intestinal) tem estreita relação com a dieta do peixe (BARBIERI et al., 1994). Os valores para os carnívoros *Gymnotus carapo* (0,403 – UIEDA, 1983) e *Hoplias malabaricus* (0,6920 – CARAMASCHI, 1979), são menores do que os dos herbívoros; *Schizodon borelli* (1,35) e *S. altoparanae* (1,41 – FERRETTI et al., 1996).

Desse modo conclui-se que o arranjo morfológico e o funcionamento do trato digestório se refletem na ecologia trófica de peixes, possibilitando que o grupo explore os recursos disponíveis, com menor gasto energético. Permite, ainda, a coexistência de espécies que exploram fontes similares de alimentos, mas com estratégias distintas. A variedade de arranjos morfofisiológicos está, também, relacionada à diversidade de alimentos ofertados em ambientes aquáticos tropicais, o que pode ser constatado no amplo espectro trófico da

maioria das espécies.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABUJANRA, F.; RUSSO, M.R.; HAHN, N.S. Variações espaço-temporais na alimentação de *Pimelodus ortimanni* (Siluriformes, Pimelodidae) no reservatório de Segredo e áreas adjacentes (PR). *Acta Scientiarum*, 21(2):283-289, 1999.
- ALMEIDA, V.L.L. de; HAHN, N.S. VAZZOLER, A.E.A.M. Feeding patterns in five predatory fishes of the high Paraná river floodplain (PR, Brazil). *Ecol. Freshw. Fish*, 6:123-133, 1997.
- ANDRIAN, I.F.; BARBIERI, G. Espectro alimentar e variações sazonal e espacial na composição da dieta de *Parauchenipterus galeatus* Linnaeus, 1766 (Siluriformes, Auchenipteridae) na região do reservatório de Itaipu, PR. *Rev. Bras. Biol.*, 56(2):409-422, 1996.
- ANGELESCU, V.; GNERI, F.S. Adaptaciones del aparato digestivo al régimen alimenticio en algunos peces del río Uruguay y del río de La Plata. I – Tipo omnívoro y iliofago en representantes de las familias Loricariidae y Anostomidae. *Rev. Del Inst. Nac. De Invest. De las Cienc. Nat.*, 1(6):161-272, 1949.
- BARBIERI, G.; PERETI, A.C.; VERANI, J.R. Notas sobre a adaptação do trato digestivo ao regime alimentar em espécies de peixes da região de São Carlos (SP). I. Quociente intestinal. *Rev. Bras. Biol.*, 54(1):63-69, 1994.
- BENEDITO-CECÍLIO, E.; AGOSTINHO, A.A. Distribution abundance and use of different environments by dominant ichthyofauna in the influence area of the Itaipu Reservoir. *Acta Scientiarum*, 22(2):29-437, 2000.
- CARAMASCHI, E.M.P. Reprodução e alimentação de *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) na represa do rio Pardo (Botucatu, SP) (Osteichthyes, Cypriniformes, Erythrinidae). 1979. 144f. il. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) – Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 1979.
- CARVALHO, F.M. Alimentação do mapará (*Hypophthalmus edentatus* Spix, 1829) do lago do Castanho, Amazonas (Siluriformes, Hypophthalmidae). *Acta Amazônica*, 10(3):545-555, 1980.
- DELARIVA, R.L.; AGOSTINHO, A.A. Relationships between morphology and diets of six neotropical loricariids. *J. Fish. Biol.*, 58:823-847, 2001.
- FERRETTI, C.M.L.; ANDRIAN, I.F.; TORRENTE, G. Dieta de duas espécies de *Schizodon* (Characiformes, Anostomidae), na planície de inundação do alto Rio Paraná e sua relação com aspectos morfológicos. *B. Inst. Pesca*, 23(único):171-86, 1996.
- GERKING, S.D. *Feeding ecology of fish*. London: Academic Press, 1994. 416p.
- GODINHO, H.M. Considerações gerais sobre a anatomia dos peixes. In: *Poluição e piscicultura – notas sobre: poluição, ictiologia e piscicultura*. Comissão interestadual da bacia Paraná – Uruguai: EDANEE, 1983. p.113-136.
- GOULDING, M. *The fishes and the Forest: explorations in Amazonian natural history*. Berkeley: University of California Press, c1980. 280p.
- KAPPOR, B.G.; SMITH, H.; VERIGINA, I.A. The alimentary canal and digestion in Teleost. *Adv. Mar. Biol.*, 13:109-239, 1975.
- KEENLEYSIDE, M.H.A. *Diversity and adaptation in fish behaviour*. Berlin: Springer-Verlag, 1979. 208p.
- LAGLER, K.F.; BARDACH, J.E.; MILLER, R.R.; PASSINO, D.R.M. *Ichthyology*. 2.ed. New York: John Wiley & Sons, 1977. 506p.
- LANSAC-TÔHA, F.A.; LIMA, A.F.; HAHN, N.S.; ANDRIAN, I.F. Composição da dieta alimentar de *Hypophthalmus edentatus* Spix, 1829 (Pisces, Hypophthalmidae) no reservatório de Itaipu e no rio Ocoí. *Revista UNIMAR*, 13(2):147-162, 1991.
- LOLIS, A.A.; ANDRIAN, I.F. Alimentação de *Pimelodus maculatus* Lacépède, 1803 (Siluriformes, Pimelodidae) na planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil. *B. Inst. Pesca*, 23(único):187-202, 1996.
- LOUREIRO, V.E.; HAHN, N.S. Dieta e atividade alimentar da traíra, *Hoplias malabaricus* (Bloch 1994) (Osteichthyes, Erythrinidae), nos primeiros anos de formação do Reservatório de Segredo-PR. *Acta Limnológica Brasiliensis*, 8:195-205, 1996.
- LOWE-MCCONNELL, R.H. *Estudos ecológicos de peixes tropicais*. São Paulo: EDUSP, 1999. 535p.
- MARLIER, G. Ecological studies on some lakes in the Amazon Valley. *Amazoniana*, 1(2):91-115, 1967.
- MATTHEWS, W.J. *Patterns in freshwater fish ecology*. University of Oklahoma Press, 1998. 756p.
- MENEZES, N.A. The food of *Brycon* and three closely related genera of the tribe Acestorhynchini. *Papéis Avulsos Zool.*, 22(20):217-223, 1969.
- NICO, L.G.; TAPHORN, D.C. Food habits of piranhas in the low llanos of Venezuela. *Biotropica*, 20(4):311-321, 1988.
- NORTHCOTE, T.G.; ARCIFA, M.S.; FROELICH, O. Fin-feeding by the piranha (*Serrasalmus spilopleura* Kner): the cropping of a novel renewable resource. *Proc. V Congr. Europ. Ichthyol.*, Stockholm, p.133-143, 1987.
- PIANKA, E.R. *Evolutionary ecology*. 2.ed. New York: Harper and Roe, 1978.
- RESENDE, E.K.; PEREIRA, R.A.C.; ALMEIDA, V.L.L.; SILVA, A.G. Alimentação de peixes carnívoros da planície inundável do Rio Miranda, Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil. Corumbá, MS: EMBRAPA-CPAP, 1996. 36p. (EMBRAPA-CPAP. Boletim de pesquisa, 03).
- SANTOS, G.M. Estudos de alimentação e hábitos alimentares de *Schizodon fasciatus* Agassiz, 1829, *Rhytioidus microlepis* Kner, 1859 e *Rhytioidus argenteofuscus* Kner, 1859, do lago Janauacá-AM (Osteichthyes, Characoidei, Anostomidae). *Acta Amazônica*, 11(2):267-283, 1981.
- SAZIMA, I.; MACHADO, F.A. Underwater observations of piranhas in western Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, 28:17-31, 1990.
- SEIXAS-FILHO, J.T.; BRÁS, J.M.; GOMIDE, A.T.M.; OLIVEIRA, M.G.A.; DONZELE, J.L.; MENIN, E. Anatomia funcional e morfometria do intestino no Teleostei (Pisces) de água doce Surubim (*Pseudoplatystoma coruscans* – Agassiz, 1829). *Rev. Bras. Zootec.*, 30(6):1670-1680, 2001.
- SOARES, M.G.M. Aspectos ecológicos (alimentação e

reprodução) dos peixes do Igarapé do Porto, Aripuanã, MT. *Acta Amazônica*, 9(2):325-352, 1979.

UIEDA, V.S. *Regime alimentar, distribuição espacial e temporal de peixes (Teleostei) em um riacho da região de Limeira, São Paulo*. 1983. 151 f. il. Dissertação (Mestrado em Ecologia) – Universidade Estadual de Campinas, 1983.

WOOTTON, R.J. *Fish ecology*. London: Blackie Academic & Professional, 1990. p.98-119.

WOOTTON, R.J. *Ecology of Teleost Fishes*. 2.ed. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1998. p.27-63.

ZARET, T.M.; RAND, A.S. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology*, 52:336-342, 1971.

ZAVALA-CAMIN, L.A. *Introdução aos estudos sobre alimentação natural em peixes*. Maringá, EDUEM, 1996, 129p.

Recebido em: 13.05.05

Aceito em: 20.07.05

ISSN 1414-7149

Revista indexada no *Periodica*, índice de revistas Latino Americanas em Ciências

<http://www.dgbiblio.unam.mx>