

CLÁUDIA MARIA REIS RAPOSO MACIEL

**ONTOGENIA DE LARVAS DE PIRACANJUBA,
BRYCON ORBIGNYANUS VALENCIENNES (1849)
(CHARACIFORMES, CHARACIDAE, BRYCONINAE)**

Tese apresentada à
Universidade Federal de Viçosa,
como parte das exigências do
Programa de Pós-Graduação em
Zootecnia, para obtenção do
título de “Doctor Scientiae”.

VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2006

**Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e
Classificação da Biblioteca Central da UFV**

T

M152o
2006

Maciel, Cláudia Maria Reis Raposo, 1968-
Ontogenia de larvas de piracanjuba, *Brycon orbignyana*
Valenciennes (1849) (Characiformes, Characidae,
Bryconinae) / (Cláudia Maria Reis Raposo Maciel. –
Viçosa : UFV, 2006.
xiii, 229f. : il. ; 29cm.

Orientador: Eduardo Arruda Teixeira Lanna.
Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa.
Inclui bibliografia.

1. Piracanjuba (Peixe) - Morfologia. 2. Ontogenia.
3. Piracanjuba (Peixe) - Nutrição. 4. Piracanjuba (Peixe) -
Criação. 5. *Brycon orbignyana*. 1. Universidade Federal
de Viçosa. II.Título.

CDD 22.ed. 597.48


CLÁUDIA MARIA REIS RAPOSO MACIEL

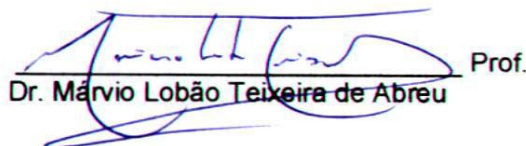
**ONTOGENIA DE LARVAS DE PIRACANJUBA,
BRYCON ORBIGNYANUS VALENCIENNES (1849)
(CHARACIFORMES, CHARACIDAE, BRYCONINAE)**

Tese apresentada à
Universidade Federal de Viçosa,
como parte das exigências do
Programa de Pós-Graduação em
Zootecnia, para obtenção do título
de "Doctor Scientiae"

APROVADA: 12 de maio de 2006.


Prof. Dr. Clóvis Andrade Neves
(Conselheiro)


Profª Drª Eliane Menin


Dr. Márvio Lobão Teixeira de Abreu

Prof.


Profª Drª Priscilla Vieira Rosa Logato


Prof. Dr. Eduardo Arruda Teixeira Lanna
(Orientador)

Ofereço:

À Deus, pela vida e por guiar meu caminho segundo a Sua vontade e a perfeição de Seus planos.

Aos meus pais, José e Lêda, por todo amor e tantas orações, pelo exemplo de força e dignidade para viver, e por me ensinarem o sentido da vida.

Ao Alaor, companheiro de todas as horas, por estar sempre do meu lado.

Ao Mateus, pelos seus questionamentos que fazem da vida um grande desafio.

Ao Victor, pela alegria pura e contagiante de seu sorriso que faz tudo valer a pena.

Dedico:

À minha irmã Mônica,
pelo exemplo de amor sem medidas.

À Prof^ª Dr^ª Eliane Menin,
pela amizade e apoio incondicionais e pelo exemplo de profissional.

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Viçosa (UFV), por meio do Departamento de Zootecnia (DZO) e seus professores, pela oportunidade de realização deste curso.

À Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia (UESB), por meio do Departamento de Estudos Básico e Instrumentais (DEBI) e da Pro-Reitoria de Pós-Graduação (PPG), e à Secretaria de Administração do Estado da Bahia (SAEB), pela oportunidade de dedicação exclusiva ao programa de treinamento e pela concessão da bolsa de estudos.

À Companhia Energética de Minas Gerais (CEMIG) e sua equipe técnica, em especial, ao José Lucas, Rubens, Sônia e Norma Dulce, pela essencial colaboração com a doação do material biológico, primando pela preservação da fauna e do ecossistema aquático.

Ao professor orientador Dr. Eduardo Arruda Teixeira Lanna, pela amizade, orientação, disponibilidade, auxílio na coleta e fixação das larvas, sugestões e confiança demonstrada durante a realização do curso e pelos ensinamentos.

Ao professor Dr. Clóvis Andrade Neves, pelo aconselhamento, amizade, sugestões e disponibilização do Laboratório de Biologia Estrutural (DBG/UFV) para a realização das colorações especiais e análises histológicas.

Aos professores Dr. Luís Fernando Teixeira Albino e Dr. Juarez Lopes Donzele, pelo aconselhamento e oportunidade de realização do curso.

Às professoras Dr^a. Rita Flávia Miranda de Oliveira (DZO/UFV) e Dr^a. Cristina Dias Chaves (DBA/UFV), pelo empréstimo de seus laboratórios e microscópios para a realização das análises histológicas, morfológicas e morfométricas, e pela confiança.

Ao professor Dr. Paulo Cecon pelo auxílio nas análises estatísticas.

Aos professores e estagiários do Laboratório de Biologia Estrutural (DBG/UFV), em especial ao Pedro e à Sirlene, pelos préstimos durante a confecção das lâminas histológicas, pelas sugestões e amizade.

Aos funcionários do Laboratório de Morfofisiologia Animal (DBA/UFV) e do Laboratório de Imagens (DZO/UFV), em especial, ao Donizete Aparecido da Silva e Fernando Afonso Mendes, pelos préstimos e amizade durante todo o período do curso.

À Vânia Coutinho, pelos préstimos na preparação do material histológico e pela dedicação.

Às amigas Maria Etelvina, Liza Helena e Sirlene, pelo empréstimo de material bibliográfico para a realização das provas de qualificação.

Ao biólogo Germano Costa, ao Alaor e ao Prof. Eduardo, pela ajuda na coleta e fixação do material biológico.

Aos colegas de curso, em especial, Moisés, Wagner, Anderson, Rodrigo, Marcos, Moacir, Jorge, Felipe, Maíra e Sanae, pela amizade e troca de conhecimentos e pelos agradáveis momentos de convivência.

Aos meus familiares, pais, sogro, sogra, tios, irmão e irmãs, cunhados, cunhadas, sobrinhos e primos, pelo incentivo e ajuda incondicional.

A todos aqueles, que foram muitos e tornaram possível a execução deste trabalho, meus agradecimentos especiais!

BIOGRAFIA

CLÁUDIA MARIA REIS RAPOSO MACIEL, filha de José Bernardes Raposo e Lêda Reis Raposo, nasceu em Viçosa, Minas Gerais, no dia 26 de junho de 1968.

Em 1991, graduou-se em Ciências Biológicas (Bacharelado e Licenciatura) pela Universidade Federal de Viçosa – UFV.

Em 1996, obteve o título de “Magister Scientiae” no programa de Pós-Graduação em Zootecnia, da Universidade Federal de Viçosa - UFV, concentrando seus estudos na área de Nutrição de Monogástricos - Peixes.

Em 1998, ingressou como bióloga e professora substituta na Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia - UESB, campus de Itapetinga – BA, e em 1999, foi aprovada em concurso público para professor assistente da referida universidade.

Em 2002, iniciou o Curso de Doutorado em Zootecnia, na Universidade Federal de Viçosa, submetendo-se à defesa de tese em 12 de maio de 2006.

ÍNDICE

	Página
RESUMO.....	x
ABSTRACT	xii
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	4
2.1. Desenvolvimento inicial das larvas de peixes	4
2.2. Aparelho digestório de peixes	6
2.3. Sistema sensorial de peixes	9
2.3.1. Quimiorrecepção	10
2.3.2. Mecanorrecepção	10
2.4. Sistema endócrino difuso do tubo digestivo de peixes	10
2.5. Terminologia	12
2.5.1. Aparelho digestório de peixes	12
2.5.2. Estágios de desenvolvimento de peixes	13
2.6. Identificação e considerações gerais de <i>Brycon orbignyianus</i>	15
2.7. Estudos relevantes sobre a espécie piracanjuba <i>Brycon orbignyianus</i> ..	20
3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	23
4. CAPÍTULOS	
CAPÍTULO 1 - Estudos Morfológico, Morfométrico e Comportamental das Larvas de Piracanjuba, <i>Brycon orbignyianus</i> Valenciennes (1849) (Characiformes, Characidae, Bryconinae)	31
1. INTRODUÇÃO	32

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	34
2.1. Morfologia aparente das larvas de peixes	34
2.2. Características morfométricas e merísticas das larvas de peixes	38
2.3. Comportamento das larvas de peixes	39
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	43
3.1. Material	43
3.2. Métodos.....	45
3.2.1. Parâmetros físico-químicos da água das incubadoras	45
3.2.2. Coleta e fixação dos exemplares para os estudos morfológicos e morfométricos	45
3.2.3. Análise morfológica das larvas	46
3.2.4. Análise morfométrica das larvas	47
3.2.5. Análise do comportamento das larvas	49
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	51
4.1. Parâmetros físico-químicos da água das incubadoras	51
4.2. Morfologia aparente das larvas de piracanjuba	51
4.3. Morfometria das larvas de piracanjuba	60
4.4. Comportamento das larvas de piracanjuba	64
4.4.1. Comportamento natatório	64
4.4.2. Comportamento alimentar - Canibalismo e predação	68
5. CONCLUSÕES	71
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	73
CAPÍTULO 2 - Estudos Histológicos do Aparelho Digestório e do Sistema Sensorial das Larvas de Piracanjuba, <i>Brycon orbignyanus</i> Valenciennes (1849) (Characiformes, Characidae, Bryconinae)	
	80
1. INTRODUÇÃO	81
2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	84
2.1. Aparelho digestório de peixes	84
2.1.1. Desenvolvimento do aparelho digestório	84
2.1.2. Intestino cefálico - Cavidade bucofaringiana	86
2.1.3. Intestino anterior - Esôfago e estômago	94
2.1.4. Intestinos médio, posterior e cecos pilóricos	95
2.1.5. Glândulas anexas - Fígado e pâncreas	98
2.2. Sistema sensorial de peixes	100
2.2.1. Quimiorrecepção - Gustação e olfação	100
2.2.2. Mecanorrecepção - Sistema de linha lateral e audição	105
2.2.3. Visão – Olhos	107
2.2.4. Equilíbrio - Bexiga gasosa	110
2.3. Sistema Respiratório de peixes	111
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	113
3.1. Material	113
3.2. Métodos.....	115
3.2.1. Parâmetros físico-químicos da água das incubadoras	115
3.2.2. Coleta e fixação dos exemplares para estudos histológicos	115
3.2.3. Processamento do material	116
3.2.4. Análise do material	119

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	120
4.1. Parâmetros físico-químicos da água das incubadoras	120
4.2. Região cefálica das larvas de piracanjuba <i>Brycon orbignyianus</i>	120
4.2.1. Tegumento	120
4.2.2. Aparelho Digestório – Intestino cefálico	122
4.2.3. Sistema Respiratório	137
4.2.4. Sistema Sensorial Cefálico	141
4.2.4.1. Quimiorrecepção: Gustação e olfação	141
4.2.4.2. Mecanorrecepção: Sistema de linha lateral e audição	147
4.2.4.3. Visão – Olhos	152
4.3. Tronco das larvas de piracanjuba <i>Brycon orbignyianus</i>	160
4.3.1. Tegumento	160
4.3.2. Aparelho Digestório	161
4.3.2.1. Intestino anterior – Esôfago e estômago	161
4.3.2.2. Intestino médio, intestino posterior e cecos pilóricos	164
4.3.2.2. Glândulas anexas – Fígado e pâncreas	173
4.3.3. Sistema Sensorial	178
4.3.3.1. Sistema de linha lateral	178
4.3.3.2. Equilíbrio - Bexiga gasosa	181
5. CONCLUSÕES	185
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	187
CAPÍTULO 3 - Desenvolvimento do Sistema Endócrino Difuso Gastroenteropancreático de Larvas de Piracanjuba, <i>Brycon orbignyianus</i> Valenciennes (1849) (Characiformes, Characidae, Bryconinae)	202
1. INTRODUÇÃO	203
2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	205
2.1. Origem e diferenciação das células endócrinas gastroenteropancreáticas	205
2.2. Caracterização das células endócrinas gastroenteropancreáticas	207
2.3. Sistema neuroendócrino	209
2.4. Considerações sobre células endócrinas gastroenteropancreáticas em peixes	211
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	213
3.1. Material	213
3.2. Métodos.....	215
3.2.1. Parâmetros físico-químicos da água das incubadoras	215
3.2.2. Coleta e fixação dos exemplares	215
3.2.3. Processamento do material	216
3.2.4. Análise do material	218
4.RESULTADOS E DISCUSSÃO	219
5. CONCLUSÕES	223
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	224
5. CONCLUSÕES GERAIS	228

RESUMO

MACIEL, Cláudia Maria Reis Raposo, D.S. Universidade Federal de Viçosa, maio de 2006. **Ontogenia de larvas de piracanjuba, *Brycon orbignyanus* Valenciennes (1849) (Characiformes, Characidae, Bryconinae)**. Orientador: Eduardo Arruda Teixeira Lanna. Conselheiros: Clóvis Andrade Neves, Luiz Fernando Teixeira Albino e Juarez Lopes Donzele.

Com o objetivo de descrever a ontogenia das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyanus* (Valenciennes, 1849) (Characiformes, Characidae, Bryconinae), entre zero e 172 horas após eclosão, foram utilizados, aproximadamente, 4.000 exemplares, resultantes de reprodução induzida, provenientes da Estação de Pesquisa e Desenvolvimento Ambiental de Volta Grande, Conceição das Alagoas, MG. As larvas foram coletadas a cada meia hora nas incubadoras, em que as características físico-químicas da água foram $26,18 \pm 0,40$ °C, pH $6,62 \pm 0,17$, $6,42 \pm 0,17$ mg/l de O₂, 0,05 mS/cm e 0% de salinidade. Os exemplares foram fixados em solução de formol neutro tamponado a 4%, para os estudos morfológico aparente e morfométrico, e em fluído de Bouin, por 6 a 8 horas, a temperatura ambiente, para os estudos histológicos e do sistema endócrino gastroenteropancreático. A cada 12 horas foi observado o comportamento das larvas, em particular, o natatório, alimentar, canibalismo e predação, e a formação de cardume. As larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*),

às 28 horas após eclosão (CP = $6,35 \pm 0,13$ mm), desenvolveram um conjunto de características morfológicas, histológicas e comportamentais que as tornaram predadoras ativas e capazes de superar uma das etapas críticas da larvicultura, o início da alimentação exógena. Às 72 horas após eclosão (CP = $9,13 \pm 0,18$ mm), elas tornaram-se capazes de superar outra fase crítica, que coincide com o momento em que a bexiga gasosa torna-se totalmente inflada. O desenvolvimento ontogênico apresentado pelas larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), até 172 horas após eclosão (CP = 3,62 a 11,94 mm), relacionadas com a detecção e seleção do alimento, alimentação, respiração, locomoção e formação de cardumes, favorecem a sobrevivência.

ABSTRACT

MACIEL, Cláudia Maria Reis Raposo, D.S. Universidade Federal de Viçosa, May, 2006. **Ontogeny of piracanjuba *Brycon orbignyanus* Valenciennes (1849) (Characiformes, Characidae, Bryconinae) larvae.** Adviser: Eduardo Arruda Teixeira Lanna. Committee members: Clóvis Andrade Neves, Luiz Fernando Teixeira Albino and Juarez Lopes Donzele.

With the aim of describing the ontogeny of the piracanjuba *Brycon orbignyanus* (Valenciennes, 1849) (Characiformes, Characidae, Bryconinae) larvae, among zero and 172 hours post-hatching, approximately 4.000 specimens, resultants of induced spawning, from the Environmental Development and Research Station of Volta Grande, Conceição das Alagoas, MG, were used. The larvae were collected every half hour in the incubators, in which the water's physiochemical characteristics were $26,18 \pm 0,40$ °C, pH $6,62 \pm 0,17$, $6,42 \pm 0,17$ mg O₂/ l, 0,05 mS/cm of electrical conductivity and 0% of salinity. The collected specimens were fixed in 4% neutral buffered formalin solution, for the apparent morphologic and morphometric studies, and in Bouin fluid, for 6 or 8 hours, at ambient temperature, for the histological and gastroenteropancreatic endocrine system studies. Each 12 hours the larvae behavior was observed, in particular, the natatory, feeding, cannibalism and predation, and the schooling formation. The piracanjuba larvae (*Brycon orbignyanus*), at 28 hours post-

hatching (SL = $6,35 \pm 0,13$ mm), developed a set of morphologic, histological and behavioral characteristics that became them active predators, able of overcoming one of the critical stages of the larval rearing, the onset of the exogenous feeding. At the 72 hours post-hatching (SL = 9.13 ± 0.18 mm), they became capable to overcome another critical phase, that coincides with the moment in witch the swim bladder becomes totally inflated. The ontogenic development presented by the piracanjuba larvae (*Brycon orbignyanus*), until 172 hours post-hatching (SL = 3.62 to 11.94 mm), related with the food detection and selection, feeding, breathing, locomotion and schooling behavior, it favor the survival.

1. INTRODUÇÃO

A América do Sul conta com a maior diversidade de peixes de água doce do mundo. Só no Brasil existem mais de três mil espécies classificadas. Um dos problemas freqüentes das estações de pesquisa em piscicultura, com vistas ao repovoamento de cursos d'água alterados pela construção de barragens e usinas hidrelétricas, ou mesmo de piscicultores e pesquisadores de instituições públicas e privadas, é a limitação existente nas fases iniciais do cultivo de espécies nativas, que acarreta altas taxas de mortalidade até a fase de alevino. A partir desse estágio de desenvolvimento parece aumentar sensivelmente a sobrevivência e produtividade dos peixes em cultivos (Barbosa, 1996).

As primeiras semanas de desenvolvimento constituem um período crítico para as larvas de peixes, particularmente quando termina a fase vitelínica e inicia a alimentação exógena. Limitações morfológicas, como o tamanho da boca que restringe o número e o tamanho de presas disponíveis, e fisiológicas, como o desenvolvimento incompleto das glândulas digestivas ou as atividades enzimáticas incipientes, podem causar altas taxas de mortalidade nessa fase.

Sorgeloos *et al.* (1991) relacionaram as altas taxas de mortalidade ocorridas na larvicultura de peixes marinhos à nutrição inadequada durante este período de desenvolvimento, em decorrência da mudança da fonte de alimento e do local de alimentação.

Nos primeiros dias pós-eclosão, a alimentação é endógena, sendo obtida do vitelo. Uma vez que esta reserva endógena se esgota, a alimentação deve ser obtida de uma fonte exógena e, geralmente, neste momento, o tubo digestivo não está completamente desenvolvido (Govoni *et al.*, 1986).

Estudos relacionados ao desenvolvimento ontogênico do aparelho digestório e do sistema sensorial de larvas de peixe permitem a identificação das estruturas morfológicas relacionadas com a seleção, captura, digestão e absorção. Além disso, o conhecimento da organização e sucessão gradual de diferentes eventos durante o desenvolvimento dos aparelhos digestório e sensorial pode auxiliar na avaliação dos fatores envolvidos na mortalidade das larvas.

Nos últimos anos, o conhecimento da ontogênese larval de peixes nativos tem despertado o interesse dos pesquisadores, uma vez que é importante para o conhecimento da história de vida inicial e da biologia da espécie, para taxonomia e larvicultura comercial e para o repovoamento de rios. Apesar desse interesse científico e comercial que as espécies tropicais ou nativas vêm recebendo, pouco se sabe a respeito da ontogenia do aparelho digestório e dos sistemas sensorial e endócrino difuso de larvas da maioria de peixes nativos.

Embora já tenham sido investigados aspectos diferentes da biologia de larvas de piracanjuba (Sacol-Pereira e Nuñez, 2003; Reynalte-Tataje *et al.*, 2002) e seu desenvolvimento embriológico e larval (Ganeco *et al.*, 2003; e Reynalte-Tataje *et al.*; 2004), ainda não foram relatadas as mudanças morfológicas, morfométricas, histológicas e comportamentais que acontecem durante o seu desenvolvimento inicial e as relações entre o aparelho digestório e sistemas sensorial e endócrino difuso nas primeiras horas do seu desenvolvimento.

Desta forma, o propósito deste trabalho é proporcionar conhecimentos a respeito do desenvolvimento morfológico inicial (morfologia aparente e morfometria), em especial, a estruturação (desenvolvimento e diferenciação) do aparelho digestório e glândulas anexas (fígado e pâncreas) e dos sistemas sensorial e endócrino difuso de larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), visando fornecer referências para melhorar as técnicas de manejo e nutrição da larvicultura dessa espécie de peixe.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. Desenvolvimento inicial das larvas de peixes

A maioria das larvas de Teleostei não está completamente desenvolvida no momento da eclosão, apresentando boca e mandíbulas não formadas, olhos não pigmentados, saco vitelino grande e nadadeira primordial estendendo-se por todo o corpo (Nakatani *et al.*, 2001) e deve passar por desenvolvimento adicional e diferenciação antes do alimento exógeno ser fornecido, para que ele possa ser ingerido e digerido com eficiência.

A larva recém eclodida é dependente das reservas de vitelo, e quando for completamente absorvida, ela necessitará ingerir alimento exógeno para satisfazer demandas crescentes de energia. Neste momento, ela requer o tubo digestivo anatomicamente completo e funcional, com alto grau de organização morfológica. Algumas espécies, como larvas de esturjão (*Acipenser transmontanus*) e de salmonídeos, apresentam enzimas digestivas similares àquelas encontradas nos juvenis e adultos dessas espécies (Gawlicka *et al.*, 1995). Mas este fato, em geral, não acontece com a maioria das espécies, que adquirem a capacidade gástrica completa

durante a metamorfose para a fase juvenil. Alguns autores reportaram que a nutrição endógena nas larvas de peixe ocorre por endocitose do vitelo através de um sincício que o envolve (Peña *et al.*, 2003).

Contudo, as larvas de algumas espécies já eclodem com o aparelho digestório funcional, os olhos pigmentados e a notocorda flexionada (que precede a formação da nadadeira caudal), como a tilápia (*Oreochromis niloticus*). Outras larvas possuem o desenvolvimento inicial mais avançado, como o acari (*Locariichthys platymetopon*), em que as nadadeiras dorsal e anal estão desenvolvidas, apresentando os raios já formados, enquanto as larvas de Gymnotiformes não apresentam a notocorda flexionada em nenhum período de seu ciclo de vida (Nakatani *et al.*, 2001).

Nas últimas décadas, o número de estudos ontogênicos, embriológicos e/ou larvais, de espécies nativas de interesses econômicos e ecológicos, tem crescido significativamente. Dentre esses estudos podem ser destacados os de Santos e Godinho (1994, 1996a, 1996b e 2002) com surubim (*Pseudoplatystoma coruscans*), pacu (*Piaractus mesopotamicus*), piau (*Leporinus elongatus*) e dourado (*Salminus brasiliensis*), respectivamente, Neves (1996) e Maciel (1997) com trairão (*Hoplias cf. lacerdae*), Sanches *et al.* (1999) com cangati (*Parauchenipterus galeatus*), Sanches *et al.* (2001) com piau três-pintas (*Leporinus friderici*), Reynalte-Tataje *et al.* (2001) com piavuçu (*Leporinus macrocephalus*), Bialetzki *et al.* (2001) com surumanha (*Auchenipterus osteomystax*), Andrade-Talmelli *et al.* (2001) com piabanha (*Brycon insignis*), Costa (2003) com jaú (*Paulicea luetkeni*), Ganeco *et al.* (2003) com piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), Godinho *et al.* (2003) com cinco espécies do rio São Francisco, Santin *et al.* (2004) com peixe canivete (*Apareiodon affinis*), Beerli *et al.* (2004) com pacu (*Piaractus mesopotamicus*) e Borçato *et al.* (2004) com piau-gordura (*Leporinus piau*).

O uso de indicadores, como comprimento e peso, tem sido amplamente utilizados, porém esses indicadores não evidenciam as relações com o desenvolvimento da larva. Dessa forma, estruturas morfológicas e funcionais deveriam

ser os indicadores mais importantes e utilizados para o desenvolvimento de técnicas ideais de criação (Gisbert *et al.*, 2002).

Assim, o desenvolvimento inicial normal e a detecção de variações e anomalias no desenvolvimento são, portanto, fundamentais para compreender as mudanças das exigências ecológicas das espécies (Kovac e Copp, 1999) e os fatores que afetam o recrutamento de população (Houde, 1994), e podem ser usados para melhorar as técnicas de criação de larvas (Gisbert *et al.*, 2002 e 2004; González *et al.*, 2002), por meio de modificações de parâmetros ambientais e práticas alimentares. Além disso, permite estimar a qualidade dos juvenis e a sua conveniência para estocagem ou posterior criação.

2.2. Aparelho digestório de peixes

Atualmente, já é reconhecida a importância dos estudos morfológicos do aparelho digestório de peixes para o desenvolvimento de uma piscicultura competitiva, no entanto, tem sido muito comum, a criação de peixes nativos sem o prévio conhecimento de suas adaptações tróficas, o que acarreta conseqüências no custo da produção, deficiência alimentar e alto índice de mortalidade (Santos, 1999).

As características anatômicas, morfométricas e funcionais do aparelho digestório em peixes variam segundo seus hábitos alimentares, estando relacionadas a adaptações tróficas (Angelescu e Gneri, 1949).

Os hábitos alimentares podem se modificar, em uma mesma espécie, de acordo com o habitat, natureza do alimento, estação do ano, fase de desenvolvimento ou sexo. As mudanças dos hábitos alimentares, produzidas à medida que o peixe se desenvolve, são marcantes na morfologia do aparelho digestório, como na boca e estruturas do tubo digestivo (Prejs, 1981).

Prejs (1981) e Maciel (1997) associaram a anatomia do intestino cefálico (cavidade bucofaringiana) com a seleção, captura, orientação e preparação pré-

digestiva do alimento. A forma e posição da boca, as dentições maxilares, as áreas dentíferas faringianas e a presença ou não de rastros branquiais, mostram estreita relação com a forma de alimentação e o tipo de alimento (Prejs, 1981).

Dentre os peixes Teleostei, existem variações na estrutura, forma e tamanho do tubo digestivo (Castro, 2002). Alguns possuem estômago morfologicamente diferenciado, enquanto em outros, esse órgão é de difícil diferenciação do intestino, existindo ainda os peixes agástricos (Nikolski, 1963).

As maiores alterações do aparelho digestório de peixes acontecem durante o período de desenvolvimento larval (Souza, 1999), e resultam em um aparelho funcional, que pode, em algumas espécies, ser estruturado antes mesmo do vitelo ser totalmente consumido.

De acordo com Buddington (1985), durante a fase de alimentação endógena, a diferenciação do tubo digestivo é um fenômeno assíncrono e muito intenso, que procede da parte distal para a proximal, sendo a válvula espiral, a primeira região a se diferenciar; e a região gástrica, a última. Quando as larvas mudam a alimentação de endógena para a exógena, a organização histológica das diferentes regiões da área digestiva, acrescentada aos numerosos vacúolos na mucosa intestinal e algumas características histológicas do fígado e do pâncreas, sugere um tubo digestivo funcional com uma especialização marcante de cada um de seus diferentes segmentos, que são anatomicamente semelhantes em juvenis e adultos.

Estudos histoquímicos confirmaram as observações prévias (Buddington e Doroshov, 1986; Gawlicka *et al.*, 1995) e revelaram que a transição para alimentação exógena ativa coincide com um aumento em atividade enzimática na borda estriada do intestino espiral (Gawlicka *et al.*, 1995), e a secreção de pepsinogênio e de ácido clorídrico por glândulas gástricas (Buddington e Doroshov, 1986). Um entendimento da ontogenia do aparelho digestório e de suas propriedades funcionais é necessário para aumentar a compreensão de quando o intestino larval está funcionalmente preparado para digerir alimentos vivos (Kurokawa *et al.*, 1995) e formulados (Sarasquete *et al.*, 1995).

Conforme Govoni *et al.* (1986), o desenvolvimento do aparelho digestório, a partir de um intestino incipiente indiferenciado da larva vitelínica para um complexo aparelho segmentado nos adultos, passa por mudanças periódicas abruptas, ao invés de sofrer gradações contínuas. Balon (1979 e 1985), por sua vez, descreveu um padrão geral do desenvolvimento do aparelho digestório em peixes elaborando a teoria da ontogenia saltatória: estruturas diferentes que formam um sistema (órgão) crescem e se diferenciam em ritmos diferentes, mas completam a diferenciação e se tornam funcionais ao mesmo tempo, possibilitando o indivíduo sofrer uma rápida mudança de um estado estável para outro.

Dentre os trabalhos realizados a respeito do desenvolvimento do aparelho digestório de peixes, merecem destaque os que relacionaram esse desenvolvimento com o comportamento das larvas, tais como os de Kurokawa *et al.* (1995), Gawlicka *et al.* (1995), Sarasquete *et al.* (1995), Baglole *et al.* (1997), Luiz *et al.* (1999), Hamlin *et al.* (2000), Kaji *et al.* (2002); Peña *et al.* (2003); Gisbert *et al.* (1999 e 2004); Pinder e Gozlan (2004); Elbal *et al.* (2004), Ostraszewska *et al.* (2005), Peña e Dumas (2005) e Micale *et al.* (2006).

As exigências nutricionais de embriões e larvas de peixes são potencialmente desconhecidas. Porém, para Heming e Buddington (1988) é possível que as formulações ótimas de dietas para a primeira alimentação possam ser semelhantes à composição do vitelo e refletir, em algum grau, as exigências nutricionais e capacidades metabólicas dos peixes antes da primeira alimentação.

Os processos digestivos e metabólicos da primeira alimentação dos Vertebrata são, aparentemente, menos desenvolvidos em relação àqueles de juvenis ou adultos (Heming e Preston, 1981). Buddington e Christofferson (1985) relataram que a fisiologia digestiva de larvas e embriões livres é diferente daquela dos peixes juvenis e adultos, e que, provavelmente, as exigências nutricionais nas fases iniciais de desenvolvimento sejam distintas daquelas de peixes mais velhos.

Os resultados sobre o desenvolvimento morfológico e funcional do aparelho digestório de larvas de algumas espécies de peixes neotropicais, hoje fundamentam a

adoção de esquemas alimentares baseados na habilidade digestiva de cada animal, em suas diversas fases. A substituição precoce do alimento vivo por dieta artificial durante a larvicultura intensiva continua sendo o maior objetivo a ser alcançado, visando economia e simplificação do processo produtivo. Para isso, há necessidade de concentração de esforços nas pesquisas direcionadas a esse fim (Portella, 2004).

2.3. Sistema sensorial de peixes

Os peixes possuem ampla variedade de órgãos sensoriais que os capacitam a responder a condições ambientais, tanto ao seu redor, pela linha lateral e visão, quanto à distância, por sensores químicos e auditivos (Liao e Chang, 2003).

Diversos autores, como Nikolsky (1963) e Liao e Chang (2003), afirmaram que os peixes possuem mecanismos sensoriais especializados de acordo com as suas estratégias de alimentação, tais como, o consumo quimiossensorial, para peixes bentônicos, e o consumo visual, para peixes pelágicos.

Peixes consumidores visuais alimentam-se pouco na completa escuridão, enquanto que para os consumidores noturnos, os sentidos não visuais, tal como o sistema de linha lateral, orientariam a detecção e captura da presa (Liao e Chang, 2003).

Khanna e Mehrotra (1970) relataram que os peixes podem ser divididos em três grupos distintos: aqueles que detectam os alimentos pela visão, os que detectam pela gustação e os que detectam por ambas, visão e gustação.

De acordo com Liao e Chang (2003), a função de cada mecanismo sensorial pode ser identificada pela observação de respostas comportamentais à remoção de cada um desses mecanismos. A visão foi considerada pouco relevante no canibalismo das larvas e dos adultos da mesma prole de corvina de pintas (*Sciaenops ocellatus*). Entretanto, quanto ao comportamento antipredatório, a visão e a mecanorrecepção mostraram similar importância nas larvas dessa espécie.

2.3.1. Quimiorrecepção

Os peixes, em geral, possuem quimiorreceptores altamente desenvolvidos para detectar “sabores” e “odores”. Em Teleostei, a quimiorrecepção se resume em dois mecanismos: olfação e gustação. Para Bone *et al.* (1995), a distinção entre os dois fundamenta-se na recepção à distância (telorrecepção), da olfação, e na recepção por contato, da gustação, ainda que nos peixes seja possível que os órgãos gustatórios respondam a estímulos à distância (Maciel, 1997; Souza, 1999).

Hara (1992) propôs que a gustação está envolvida na detecção, seleção e ingestão do alimento, além da proteção contra substâncias nocivas, e a olfação está envolvida em respostas de alerta em geral e, também, com possíveis respostas específicas a feromônios associadas à proteção contra predadores (respostas de alarme), acasalamento, desova e comportamentos territoriais.

2.3.2. Mecanorrecepção

De acordo com Pough *et al.* (1999), os receptores mecânicos fornecem a base para a percepção do deslocamento, ou seja, tato, som, pressão e movimento.

O sistema de linha lateral e o ouvido interno estão relacionados pela estrutura, função e ontogenia e, em conjunto formam o sistema oitavo-lateral ou sistema acústico lateral (Hildebrand, 1995).

4.4. Sistema endócrino difuso do tubo digestivo de peixes

O tubo digestivo e suas glândulas anexas apresentam amplo espectro de células endócrinas distribuídas difusamente ao longo da sua mucosa, intercaladas com as células exócrinas. As células endócrinas compartilham diversas características, como a capacidade de produzir peptídeos. Desta forma, o tubo digestivo é o maior órgão endócrino do corpo, e o conjunto de suas células endócrinas

é referido como células endócrinas gastroenteropancreáticas (GEP), que fazem parte do sistema endócrino difuso.

De acordo com Schonhoff *et al.* (2004), em peixes, as células endócrinas gastroenteropancreáticas (GEP) representam a maior população de células produtoras de hormônio do corpo e correspondem a 1% das células que revestem o lúmen intestinal.

As células endócrinas do aparelho digestório e seus mensageiros químicos constituem um complexo sistema, que desempenham diversas funções na fisiologia da digestão, relacionadas com o controle e regulação dos processos da digestão (peristalse, fluxo sanguíneo, ciclo celular do epitélio da parede) e homeostase (Grube, 1986). Entretanto, estudos a respeito destes tipos celulares em peixes de água doce nativos são escassos, mas vale relatar que estudos desta natureza servem de subsídios morfofisiológicos para pesquisas sobre nutrição, com conseqüente aumento da produção da piscicultura no Brasil (Castro, 2002).

Segundo Castro (2002), aspectos relativos à atividade motora e secretora do aparelho digestório de peixes, diferente do que é observado em mamíferos, mas independente do grupo taxonômico, tais aspectos são influenciados por um complexo sistema de controle nervoso e endócrino.

No sistema de controle endócrino do aparelho digestório, vários mensageiros químicos estão envolvidos, sendo que o conhecimento sobre estes se baseia em estudos desenvolvidos em mamíferos, pois há poucos estudos em animais de outro grupo taxonômico (McIntosh, 1995).

No Brasil, podem-se destacar os trabalhos de Seixas Filho (1998) e Castro (2002), que estudaram a presença de células endócrinas do aparelho digestório de Teleostei de água doce, com diferentes hábitos alimentares, e de importância zootécnica, econômica e ecológica.

Segundo Castro (2002), há necessidade de mais estudos sobre o sistema neuroendócrino gastroenteropancreático de Teleostei, a fim de embasar futuras pesquisas nas áreas de filogenia, fisiologia, morfologia, patologia e nutrição.

4.5. Terminologia

Segundo Blaxter (1988), a padronização de uma terminologia, aceita pelos pesquisadores, é um problema corrente na ictiologia, tendo sido discutida por diversos autores. A dificuldade está em produzir uma terminologia que atinja todas as espécies e todos os estágios de desenvolvimento dos peixes. Deve-se ressaltar que a terminologia é importante para a compreensão da literatura e para a descrição comparativa dos estágios de desenvolvimento (Maciel, 1997).

4.5.1. Aparelho digestório de peixes

Bértin (1958) dividiu o aparelho digestório baseado nos aspectos embriológicos em: a) intestino cefálico – que corresponde à cavidade bucal e faringe; b) intestino anterior – que corresponde ao esôfago e estômago (se presente) até o orifício dos canais hepatopancreáticos, ou até o esfíncter pilórico; c) intestino médio - que é o intestino propriamente dito, cujo limite posterior é marcado pela válvula íleorretal ou por glândulas retais; e d) intestino posterior – que inclui o reto (quando presente) e ânus. Segundo Prejs (1981), as características morfológicas de cada um desses segmentos apresentam variações intra-específicas, durante as fases de seu desenvolvimento ontogenético, inter-específicas e de acordo com seus hábitos alimentares.

Neste trabalho foi adotada a divisão do aparelho digestório baseada nos aspectos embriológicos de peixes, descrita por Bértin (1958). De acordo com Castro (2002), esta divisão é a que vem sendo mais utilizada no Brasil, como por Menin (1988), Gomide (1996), Seixas Filho (1998), Santos (1999), Souza (1999) e Castro (2002).

4.5.2. Estágios de desenvolvimento de peixes

A terminologia usada para descrever os diferentes estágios de desenvolvimento das espécies de peixes é ampla e diversificada. Contudo, nenhuma é totalmente adequada, em razão das dificuldades de se esclarecer eventos dinâmicos, sendo peculiares em muitos casos, em sistemas descritivos estáticos (Kelso e Rutherford, 1996).

Também Pinder e Gozlan (2004) relataram que vários problemas foram realçados nas últimas décadas relativos à necessidade de uma padronização da nomenclatura aplicada ao desenvolvimento inicial de peixes.

Uma terminologia adequada é importante tanto para a compreensão da literatura como para a precisão na descrição do desenvolvimento. Alguns autores são favoráveis a que se atribuam em maior número de estágios, outros preferem poucos; alguns sugerem uma terminologia baseada apenas no tamanho, outros ressaltam considerações ecológicas (Blaxter, 1988). Segundo Balon (1984), alguns autores utilizam o termo embrião para o período desde a fertilização até a primeira alimentação exógena, e consideram a eclosão um período relativamente insignificante.

Muitas espécies eclodem em um estado bem desenvolvido, especialmente quando ovoviviparidade, viviparidade ou outro tipo de cuidado parental estiver envolvido, ou quando o período de incubação for longo; outras eclodem num estado muito inicial do desenvolvimento. Assim, torna-se difícil padronizar uma nomenclatura que atenda a tão ampla variação na ontogenia.

Balon (1999) comentou sobre a maneira concisa de se dividir as fases do desenvolvimento visando atender profissionais dos diferentes setores da cadeia produtiva do peixe, desprezando-se termos que identificam fases essenciais como a de embrião. Já os ictiologistas adotam terminologias mais complexas com finalidade científica. Esta situação, que se assemelha à discussão sobre o grau de precisão entre a pesquisa básica e aplicada, gera indefinições e confusões no estabelecimento das fases do desenvolvimento dos peixes.

Em uma revisão sobre ontogenia de peixes, Penaz (2001) identificou nove fases para embrião livre, seis para larvas e duas para juvenis. Pinder e Gozlan (2004) identificaram somente limiares onde há uma convergência de várias características funcionais resultando assim em capacidades e habilidades aumentadas.

Calzada *et al.* (1998) estabeleceram cinco fases durante o desenvolvimento da área digestiva de sea bream (*Sparus aurata*) conforme características anatômicas e histológicas, enquanto em uma investigação prévia só as fases endotrófica, endo-exotrófica e exotrófica foram descritas. Elbal *et al.* (2004), por sua vez, subdividiu a fase endotrófica em fases I e II de acordo com as diferenças no epitélio da área digestiva. A fase exotrófica foi subdividida em fases IV e V, considerando o aparecimento das glândulas gástricas, que não foi considerado em estudos prévios (Sarasquete *et al.*, 1995; Calzada *et al.*, 1998).

Baseado na transição de energia e desenvolvimento morfológico, Moteki *et al.* (2001) dividiram o processo de transição nutricional de fontes endógenas para exógenas de larvas de black sea turbot (*Psetta maxima*) em seis fases. As fases entre 1–3 incluem o período de nutrição endógena, e embora as fases entre 3–6 constituam o período de alimentação mista, a fase 6 é reconhecida como a fase de transição para a alimentação exógena. A transição significativa parece acontecer em, aproximadamente, 50 a 110 horas após eclosão, onde foi observado o nivelamento da taxa de crescimento. Este período inclui o início da alimentação, no qual eventos fisiológicos críticos, como pico de oxigênio e consumo de glóbulo de óleo, são encontrados, e fontes de energia aeróbica mudam de aminoácidos para lipídios, que são encontrados, principalmente, no vitelo e no glóbulo de óleo, respectivamente, para a proteína alimentar.

Para Blaxter (1988), a terminologia mais adequada é utilizar o termo “embrião” somente até o ponto de eclosão, não sendo aceitos os termos pré-larvas e pós-larvas, que sugerem estágios antes e após o estágio larval, “larva”, para cobrir o período entre a eclosão até a metamorfose, e “juvenil”, da metamorfose até a fase adulta (primeira reprodução).

Uma simplificação da terminologia pode requerer subdivisões, como adotado por Nakatani *et al.* (2001), onde a fase larval é dividida em pré-flexão, flexão e pós-flexão, referindo-se à flexão da notocorda durante os primeiros estágios do desenvolvimento da nadadeira caudal.

A nomenclatura proposta por Blaxter (1988) foi adotada neste estudo, por ter sido considerada a mais adequada em razão de levar em consideração aspectos morfológicos mais facilmente identificáveis e por sua simplicidade na definição de apenas três estágios iniciais de desenvolvimento.

2.6. Identificação e considerações gerais de *Brycon orbignyanus*

De acordo com a classificação de Lauder e Liem (1983), a espécie *Brycon orbignyanus* pertence à:

Classe Pisces

Superordem Ostariophysi

Série Otophysi

Ordem Characiformes

Família Characidae

Subfamília Bryconinae

Gênero *Brycon*

Os peixes da Superordem Ostariophysi, Série Otophysi, representam cerca de 80% dos peixes continentais da região Neotropical, com aproximadamente 6.500 espécies. Este grupo de peixes Teleostei, com origem em água doce, apresenta uma série de especializações morfológicas e fisiológicas que contribuem para a sua predominância e sucesso evolutivo (Pough *et al.*, 1999). O nome Ostariophysi se refere a um conjunto de pequenos ossos (*ostar* = pequeno osso) junto às primeiras vértebras, que conectam a bexiga gasosa (*physa* = bexiga) ao ouvido interno, e

formam o aparelho de Weber. Usando a bexiga gasosa como um amplificador, e os pequenos ossos como condutores, este aparelho amplifica o sentido da audição. Segundo Grande e Young (2004), o aparelho de Weber é considerado o diagnóstico da Superordem Ostariophysi, Série Otophysi. Esses peixes são mais sensíveis ao som e detectam uma faixa maior de frequências sonoras que outros peixes (Popper e Coombs, 1980). Além da audição, esse aparelho permite o controle preciso da posição na coluna d'água e auxilia na orientação, mesmo em águas turvas e à noite. Esses peixes são capazes de disparar e reconhecer certa substância química em situação de alarme, para defesa e comunicação.

As espécies da Ordem Characiformes, restritas à América do Sul (cerca de 90%) e África, embora algumas tenham alcançado a América Central, corresponde ao grupo dominante entre os peixes de água doce da América de Sul e compreende formas herbívoras, onívoras, iliófagas e carnívoras, algumas das quais muito especializadas (Britski *et al.*, 1999). No Brasil, existem aproximadamente 1.300 espécies, distribuídas em 16 famílias, sendo a maioria das espécies de peixes de água doce. Os peixes Characiformes podem ser diferenciados dos demais grupos, externamente, por possuir o corpo totalmente coberto por escamas finas (exceto na cabeça), pela presença de nadadeiras pélvicas ou ventrais, geralmente situadas bem atrás da inserção das nadadeiras peitorais, os raios das nadadeiras moles, isto é, transformados em espinhos pungentes, e, geralmente, pela presença de uma nadadeira adiposa (Britski *et al.*, 1999). A esse grupo pertencem espécies de grande valor econômico, tanto para a aquariofilia, quanto para a alimentação (Nakatani *et al.*, 2001).

A Família Characidae é a maior e mais complexa dentre os Characiformes e engloba um número de espécies maior que o de todas as demais famílias dessa ordem, aproximadamente 700 espécies (Nakatani *et al.*, 2001). Compreende um grande número de subfamílias, às vezes com características bem distintas umas das outras; tanto assim que alguns autores atribuem a elas o *status* de família. A complexidade é tal que se torna muito difícil caracterizar a família como um todo e

diferenciá-la das demais famílias de Characiformes utilizando apenas caracteres externos (Britski *et al.*, 1999), uma vez que a forma do corpo e os biótopos que habitam são extremamente variados (Nakatani *et al.*, 2001). Na América do Sul, esta família compreende cerca de 30 subfamílias e 250 gêneros, e inclui peixes de hábitos alimentares diversificados (herbívoros, onívoros, carnívoros), que exploram uma grande variedade de habitats (Britski *et al.*, 1988).

A Subfamília Bryconinae compreende muitas espécies de porte mediano a grande e tem ampla distribuição pela América do Sul e em parte da América Central. Alimentam-se preferencialmente de insetos e vegetais, principalmente, de frutos e sementes (Britski *et al.*, 1988), isto é, são peixes herbívoros ou onívoros. De acordo com Britski *et al.* (1999) e Nakatani *et al.* (2001), caracterizam-se pela presença de três séries de dentes no pré-maxilar, duas séries no dentário e pelo maxilar apresentar dentes em quase toda a sua extensão. A nadadeira anal é longa e a caudal bifurcada, e a linha lateral estende-se bem abaixo do meio do flanco (Britski *et al.*, 1999). São peixes de piracema (reofílicos) dependentes de alimentos alóctones (frutos e sementes) (Castagnolli, 1992). Portanto, foram muito prejudicados pela construção de barragens nos rios e desmatamento da vegetação ciliar. Além disso, as grandes barragens constituem uma barreira intransponível, na rota migratória dos peixes de piracema, que são os mais requisitados do ponto de vista da pesca, reduzindo ou eliminando sua eficiência reprodutiva. Essa interrupção no ciclo natural da espécie interfere diretamente no processo reprodutivo, podendo levar a extinção das espécies nativas (Murgas *et al.*, 2003), como a espécie em estudo.

O Gênero *Brycon*, com pouco mais de 60 espécies e ampla distribuição geográfica (Fowler, 1950 citado por Britski *et al.*, 1999), caracteriza-se pela presença de dentes orais espessos e multicuspidados, que se distribuem de forma distinta nas maxilas: três séries no pré-maxilar e duas no dentário, sendo a série externa do dentário constituída de dentes grandes e multicuspidados, ao passo que, a série interna é composta de apenas um dente cônico junto à sínfise e, afastada dele, posteriormente, uma série de dentes cônicos muito pequenos ou pouco visíveis (Britski

et al., 1999). Além disso, dentes tricuspídeos e cônicos se distribuem ao longo de toda a borda do maxilar (Britski *et al.*, 1988). Dentre as espécies do gênero de maior importância econômica destacamos: *Brycon orbignyanus* (piracanjuba), *B. orthotaenia* (= *B. lundii*) (matrinchã), *B. amazonicus* e *B. cephalus* (matrinxãs da Bacia Amazônica), *B. microleps* (piraputanga), *B. hilarii* e *B. insignis* (piabanhas), *B. reinhardti* e *B. opalinus* (pirapitingas do Sul), *B. siebenthalae* (yamú), *B. nattereri* (pirapitinga). São espécies de piracema, que não se reproduzem em cativeiro e a indução hormonal se faz necessária. (Zaiden *et al.*, 1998). Nos últimos anos, as espécies do gênero *Brycon* despertaram grande interesse das Instituições de pesquisas, uma vez que vem crescendo sobremaneira o interesse pela criação destes peixes, não só pela excelente qualidade e sabor da carne e hábito alimentar no ambiente natural, preferencialmente composto por frutos e sementes, mas também pela agressividade que apresentam quando fisgados em pesca esportiva. Além disso, o rápido crescimento e ganho de peso demonstrados em criações experimentais constituem, sem dúvidas, indicadores para a seleção dessas espécies como alternativa para o desenvolvimento da piscicultura em todo o Brasil (Murgas *et al.*, 2003). Podem ser destacados alguns trabalhos relacionados com a ontogenia dessas espécies como os de Romagosa *et al.* (2001) com *Brycon cephalus* (matrinxã), Andrade-Talmelli *et al.* (2001) com *Brycon insignis* (piabanha), Ganeco *et al.* (2003) e Reynalte-Tataje *et al.* (2004) com *Brycon orbignyanus* (piracanjuba).

A espécie *Brycon orbignyanus* (Valenciennes, 1849), conhecida como piracanjuba na região Sudeste, bracanjuva no Rio Grande do Sul, salmão, matrinchan, matrinchã, matrinxã e salmonete (Nakatani *et al.*, 2001), salmão de água doce, pirapitá, pira, salmão do rio ou pirapitanga, encontra-se distribuída na bacia do Paraná-Uruguaí, principalmente nos Rios Grande e Paraná (Castagnolli, 1992). Prefere ambientes lóticos de águas claras, sendo encontrado nos locais em que as árvores se deitam sobre o rio, onde obtém os frutos que lhe servem de alimento. É onívoro, podendo se alimentar de plantas, pequenos peixes e insetos (Vaz *et al.*, 2000). É um peixe de grande porte, a fêmea atinge o comprimento de 80 cm e 8,2 kg

de peso vivo, enquanto o macho atinge 68 cm e 3,6 kg. O seu corpo é fusiforme e comprimido, e a boca, ampla e terminal, possui três séries de dentes multicuspidados no pré-maxilar e duas no dentário. O dorso é castanho-escuro e apresenta uma grande mancha negra na base do pedúnculo caudal, estendendo-se até os raios caudais medianos. A nadadeira caudal apresenta cor vermelha, com uma faixa mediana bem escura. Um caráter sexual apresentado pelos machos é a aspereza da nadadeira anal, resultante de pequenas espículas que aparecem na época da reprodução. O macho reproduz a partir de dois anos de idade, com 20 cm de comprimento, e a fêmea, a partir do terceiro ano, com 25 cm de comprimento (Vaz *et al.*, 2000). Essa espécie, como todos Bryconinae, é uma espécie de piracema (reofílica), ou seja, realiza migração reprodutiva subindo o rio entre setembro e outubro, culminando com a desova entre novembro e janeiro. A partir desse momento realiza migração para alimentação, descendo o rio até a região onde permanece de janeiro a agosto (Vaz *et al.*, 2000). A fecundação é externa e esta espécie não cuida da prole (Nakatani *et al.*, 2001).

Santos (1981) relatou que a carne de piracanjuba apresenta, além de convidativo aspecto, finíssimo sabor, podendo rivalizar com os mais saborosos pescados dos rios europeus. De acordo com Vaz *et al.* (2000) e Murgas *et al.* (2003), esta espécie é apreciada na pesca esportiva, em razão ao comportamento arisco e agressivo, motivo pelo qual tem sido muito procurada para o povoamento de tanque de pesque-pagues, e na comercial, pelo sabor delicado e aparência róseo-salmão de sua carne. Esses autores destacaram também que esta espécie aceita dietas artificiais, tem rápido crescimento e apresenta facilidade de cultivo. Contudo, a piracanjuba é uma das espécies da fauna brasileira em perigo de extinção (COPAM, 1996; IBAMA, 2004), não sendo mais encontrada em vários trechos do rio Grande, decorrente da construção de um grande número de barragens hidrelétricas, que impedem sua migração reprodutiva, do desmatamento da mata ciliar, da deterioração da qualidade da água provocada pela poluição industrial e urbana, e da pesca predatória. Dessa forma, estudos mais detalhados sobre as características

zootécnicas dessa espécie poderiam aumentar o seu valor econômico e, conseqüentemente, incentivar sua criação comercial e preservação (Freato *et al.*, 2005). Segundo Murgas *et al.* (2003), além de existir grande interesse na utilização deste Bryconinae para o repovoamento de reservatórios hidrelétricos e pisciculturas comerciais, o desenvolvimento da piscicultura com espécies nativas é de grande interesse para a conservação da biodiversidade e se constitui prioridade do IBAMA, de acordo com Conte *et al.* (1995). No entanto, de acordo com Sá e Fracalossi (2002), apesar de apresentar boas qualidades zootécnicas, ainda não existe tecnologia disponível para o seu cultivo intensivo, havendo a necessidade de pesquisas para que se viabilize sua produção em larga escala.

2.7. Estudos relevantes sobre a espécie *Brycon orbignyanus*

Devido à importância ambiental, a excelente qualidade de sua carne, crescimento rápido e homogêneo em cativeiro, boa conversão alimentar e fácil aceitação de dieta artificial, quando adulta, a piracanjuba (*Brycon orbignyanus*) tornou-se economicamente interessante e tem despertado o interesse de vários pesquisadores e produtores nos últimos anos.

Feiden e Hayashi (1999) estudaram o desenvolvimento da piracanjuba em tanques submetidos a diferentes adubações orgânicas e constataram que os alevinos dessa espécie apresentam desenvolvimento uniforme, alta taxa de sobrevivência, boa conversão alimentar e rápido crescimento, o que a torna um peixe bastante promissor.

Dumont-Neto *et al.* (1997), Ganeco e Nakaghi (2003) e Murgas *et al.* (2003 e 2004) centralizaram seus estudos nos aspectos reprodutivos da espécie. Dumont-Neto *et al.* (1997) descreveram a primeira reprodução induzida da piracanjuba que foi realizada na Estação de Pesquisa e Desenvolvimento Ambiental de Volta Grande (EPDA/CEMIG) em Conceição das Alagoas, Minas Gerais. Ganeco e Nakaghi (2003) e Murgas *et al.* (2003 e 2004) estudaram a ovogênese e a preservação de gametas de

piracanjuba, respectivamente, favorecendo inclusive a instalação de programas genéticos e possibilitando a formação de bancos genéticos de espécies ameaçadas. Tavares-Dias (2004a e b), por sua vez, descreveu as características biométricas e os valores bioquímicos de referência para a espécie.

Em relação aos aspectos nutricionais, as exigências de piracanjuba para proteína e energia na dieta foram estudadas por Sá e Fracalossi (2002). Estes autores, utilizando dietas semi-purificadas, isocalóricas com 3.000kcal EM/kg e concentrações de proteína bruta de 24, 26, 29, 32, 36 e 42%, concluíram que o ganho de peso máximo dos alevinos de piracanjuba foi obtido com 29% PB e 10,4 kcal EM/g PB.

Seixas Filho (1998) estudou a anátomo-histologia do aparelho digestório de piracanjuba, incluindo a presença e distribuição de células endócrinas gastroenteropancreáticas.

A composição corporal, a qualidade e o rendimento do filé de piracanjuba foram estudados por Borba *et al.* (2003), Santamaría e Antunes (1998/1999) e Freato *et al.* (2005), respectivamente.

Gomiero (2005) estabeleceu curvas de crescimento morfométrico e alométrico em função do peso corporal para a piracanjuba (*Brycon orbignyanus*) e concluiu que todos os modelos estudados apresentaram bom ajuste, sendo que os de Brody e de von Bertalanffy descreveram melhor o crescimento morfométrico da espécie, e o desenvolvimento do filé ocorreu na mesma intensidade do desenvolvimento corporal.

Segundo Senhorini *et al.* (1994), a falta de conhecimento sobre o comportamento alimentar, a agressividade desta espécie, principalmente nesta primeira fase de vida, vem sendo responsável pela baixa sobrevivência obtida nas diferentes técnicas utilizadas pela larvicultura. Entretanto, para Piovezan (1994), o comportamento canibal que esta espécie apresentou, em seus estudos, pode ter sido acentuado com a pequena dimensão dos aquários. Reynalte-Tataje *et al.* (2002) relataram que existe uma relação positiva entre a sobrevivência e a presença de luz, e concluíram que o cultivo de pós-larvas de *B. orbignyanus* deve ser realizado em

fotoperíodo longo. Contudo, todos concordam que novos experimentos devem ser conduzidos com larvas de piracanjuba, para se verificar as exigências nutricionais para esta fase larval e também para se precisar melhor o período em que ocorre o canibalismo.

Da mesma forma, a ontogenia inicial de ovos e larvas de *Brycon orbignyanus* também tem despertado interesse de estudiosos e já foi objeto do estudo de Ganeco *et al.* (2003) e Reynalte-Tataje *et al.* (2004), entretanto, ainda não foram relatadas as mudanças morfológicas, morfométricas, histológicas e comportamentais que acontecem nesta fase e as relações entre o aparelho digestório e os sistemas sensorial e endócrino difuso nas primeiras horas do desenvolvimento.

3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDRADE-TALMELLI, E.F.; KAVAMOTO, E.T.; ROMAGOSA, E.; FENERICH-VERANI, N. 2001. Embryonic and larval development of the 'piabanha', *Brycon insignis*, Steidachner, 1876 (Pisces, Characidae). *Boletim do Instituto de Pesca*, 27(1): 21-28.
- ANGELESCU, V., GNERI, F.S. 1949. Adaptaciones del aparato digestivo al régimen alimenticio in algunos peces del rio Uruguay e del rio de la Plata. *Rev. Inst. Invest. Mus. Argent. Cienc. Nat., Ciencias Zoológicas*, 1(6): 161-272.
- BAGLOLE, C.J., MURRAY, H.M., GOFF, G.P., WRIGHT, G.M. 1997. Ontogeny of the digestive tract during larval development of yellowtail flounder: a light microscopic and mucous histochemical study. *J. Fish Biol.*, 51: 120-134.
- BALON, E.K. 1979. The theory of saltation and its application in the ontogeny of fishes: steps and thresholds. *Env. Biol. Fish.*, 4 (2): 97-101.
- BALON, E.K. 1984. Reflections on some decisive events in the early life of fishes. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 113 (2): 178-185.
- BALON, E.K. 1985. *Early life history of fishes*. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht, p. 13-30.
- BALON, E.K. 1999. Alternative ways to become a juvenile or a definitive phenotype (and on some persisting linguistic offenses). *Environmental Biology of Fishes*, 56: 17-38.
- BARBOSA, N.D.C. 1996. *Níveis de proteína bruta e proporções de proteína de origem animal em dietas para o desenvolvimento de piapara (Leporinus elongatus CUV & VAL., 1864)*. Jaboticabal, S.P.; UNESP, 1996. 64p. Tese (Doutorado em Zootecnia) - Universidade Estadual Paulista.

- BEERLI, E.L.; LOGATO, P.V.R.; FREITAS, R.T.F. 2004. Alimentação e comportamento de larvas de pacu, *Piaractus mesopotamicus* (Holmberg, 1887). *Ciênc. Agrotec., Lavras*, 28 (1): 149-155.
- BÉRTIN, L. 1958. Appareil Digestif. In: GRASSE, P.P. (ed.). *Traité de Zoologie*. Paris, Masson, v. 13, p. 1249-1301.
- BIALETZKI, A.; BAUMGARTNER, G.; SANCHES, P.V.; GALUCH, A.V.; LUVISUTO, M.A.; NAKATANI, K.; CAVICCHIOLI-MAKRAKIS, M.; BORGES, M.E.E. 2001. Caracterização do desenvolvimento inicial de *Auchenipterus osteomystax* (Osteichthyes, Auchenipteridae) da bacia do rio Paraná, Brasil. *Acta Scientiarum*, 23 (2): 377-382.
- BLAXTER, J.H.S. 1988. Pattern and variety in development. In: HOAR, W.S.; RANDALL, D.L. (ed.). *Fish Physiology*. New York, Academia Press, v.11, pt.a. p.1-48.
- BONE, Q., MARSHALL, N.B., BLAXTER, J.H.S. 1995. *Biology of fishes*. 2. ed. London: Blackie Academic e Professional. 332pp.
- BORBA, M.R.; FRACALOSI, D.M.; PEZZATO, L.E.; MENOYO, D.; BAUTISTA, J.M. 2003. Growth, lipogenesis and body composition of piracanjuba (*Brycon orbignyanus*) fingerlings fed different dietary protein and lipid concentrations. *Aquatic Living Resources*, 16: 362-369.
- BORÇATO, F.L.; BAZZOLI, N.; SATO, Y. 2004. Embriogenesis and larval ontogeny of the 'piau-gordura', *Leporinus piau* (Fowler) (Pisces, Anostomidae) after induced spawning. *Rev. Brasil. Zool.*, 21 (1): 117-122.
- BRITSKI, H.A.; SATO, Y.; ROSA, A.B.S. 1988. *Manual de identificação de peixes da região de Três Marias (com chaves de identificação para os peixes da bacia do São Francisco)*. Brasília, Câmara dos Deputados, Coordenação de Publicações - CODEVASF, Divisão de Piscicultura e Pesca. 115p.
- BRITSKI, H.A.; SILIMON, K.Z.S.; LOPES, B.S. 1999. *Peixes do Pantanal. Manual de identificação*. Brasília: Embrapa-SPI; Corumbá: Embrapa-CPAP, 184pp.
- BUDDINGTON, R.K. 1985. Digestive secretions of lake sturgeon, *Acipenser fulvescens*, during early development. *J. Fish. Biol.*, 26: 715-723.
- BUDDINGTON, R.K.; CHRISTOFFERSON, J.P. 1985. Digestive and feeding characteristics of the chondrostean. *Environ. Biol. Fishes.*, 14: 31-41.
- BUDDINGTON, R.K.; DOROSHOV, S.E. 1986. Structural and functional relations of the white sturgeon alimentary canal (*Acipenser transmontanus*). *J. Morph.*, 190: 201-213.
- CALZADA, A.; MEDINA, A.; GONZÁLEZ de CANALES, M.L., 1998. Fine structure of the intestine development in cultured sea bream larvae. *J. Fish Biol.* 53: 340-365.
- CASTAGNOLLI, N. 1992. *Criação de peixes de água doce*. Jaboticabal: Universidade Estadual Paulista. 189pp.
- CASTRO, E.F. 2002. *Estudos histológico, histoquímico e histoquantitativo de células endócrinas do estômago e intestino médio de peixes (Teleostei) de água doce, com diferentes hábitos alimentares*. Viçosa, MG: UFV, 103p. 2002. Dissertação (Mestrado em Medicina Veterinária) – Universidade Federal de Viçosa.

- CONTE, L.; BOZANO, G.L.N.; FERRAZ de LIMA, J.A. 1995. Influência do sistema de alimentação no crescimento da piracanjuba, *Brycon orbignyanus*, em gaiolas. *Boletim Técnico do CEPTA*, 8: 49-59.
- CONSELHO ESTADUAL DE POLÍTICA AMBIENTAL. 1996. *Deliberação COPAM*, n. 041/95. Belo Horizonte, v. 104, n. 4, p. 1-4.
- COSTA, G.C. 2003. *Morfologia Aparente e desenvolvimento do Aparelho Digestório de jaú, Paulicea luetkeni (Steindachner, 1875) (Siluriforme, Siluroidei, Pimelodidae)*. 66p. Monografia – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.
- DUMOND-NETO, R.; PELLI, A.; COSTA, C.L.; FREITAS, A.E.; BARBOSA, N.D.C. 1997. Reprodução induzida da piracanjuba (*Brycon orbignyanus* Valenciennes, 1903) durante a primeira maturação sexual, cultivada em cativeiro na Estação de Pesquisa e Desenvolvimento Ambiental de Volta Grande-CEMIG. *B. Inst. Pesca*, 24(especial): 105-107.
- ELBAL, M.T.; GARCÍA HERNÁNDEZ, M.P.; LOZANO, M.T.; AGULLEIRO, B. 2004. Development of the digestive tract of gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.). Light and electron microscopic studies. *Aquaculture*, 234: 215–238 217.
- FEIDEN, A.; HAYASHI, C. 1999. Desenvolvimento de alevinos de piracanjuba (*Brycon orbignyanus* Valenciennes, 1849), em tanques experimentais com diferentes adubações orgânicas. In: Encontro Anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia, 36., 1999, Porto Alegre. *Anais...* Porto Alegre: UFRGS, p.26-29.
- FREATO, T.A.; FREITAS, R.T.; SANTOS, V.B.; LOGATO, P.V.R.; VIVEIROS, A.T.M. 2005. Efeito do peso de abate nos rendimentos do processamento da piracanjuba (*Brycon orbignyanus*, Valenciennes, 1849). *Ciênc. Agrotec., Lavras*, 29 (3): 676-682.
- GANECO, L.N.; NAKAGHI, L.S.O. 2003. Morfologia da micrópila e da superfície dos ovócitos de piracanjuba, *Brycon orbignyanus* (Osteichthyes, Characidae), sob microscopia eletrônica de varredura. *Acta Scientiarum: Biological Sciences*, 25(11): 227-231.
- GANECO, L.N.; FRANCESCHINI-VICENTINI, I.B.; NAKAGHI, L.S.O. 2003. Embryonic development of piracanjuba *Brycon orbignyanus* fish. *Acta Microscopica*, 12B: 85-86.
- GAWLICKA, A.; TEH, S.J., HUNG, S.S.O.; HINTON, D.E.; De La NOÛE, J. 1995. Histological and histochemical changes in the digestive tract of white sturgeon larvae during ontogeny. *Fish Phys. and Biochem.*, 14 (5): 357-371.
- GISBERT, E.; SARASQUETE, M.C.; WILLIOT, P.; CASTELLO´-ORVAY, D.F. 1999. Histochemistry of the development of the digestive system of Siberian sturgeon during early ontogeny. *Journal of Fish Biology* 55: 596–616.
- GISBERT, E.; MERINO, G.; MUGUET, J.B.; BUSH, D.; PIEDRAHITA, R.H.; CONKLIN, D.E. 2002. Morphological development and growth patterns in hatchery-reared California halibut larvae. *Journal of Fish Biology* 61: 1217-1229.
- GISBERT, E.; PIEDRAHITA, R.H.; CONKLIN, D.E. 2004. Ontogenetic development of the digestive system in California Halibut (*Paralichthys californicus*) with notes on feeding practices. *Aquaculture*, 232: 455-470.

- GODINHO, H.P.; SANTOS, J.E.; SATO, Y. 2003. Ontogênese larval de cinco espécies de peixes do São Francisco, p.133-148. In: Godinho, H. P.; Godinho, A. L. (org.) *Águas, peixes e pescadores do São Francisco das Minas Gerais*. Belo Horizonte: PUC Minas, 468pp.
- GOMIDE, A.T.M. 1996. *Anatomia funcional e morfometria comparativas do tubo digestivo de trairão (Hoplias cf. lacerdae Ribeiro, 1908) (Characiformes, Erythrinidae), em diferentes classes de tamanho*. Viçosa, MG: UFV, 76p. 1996. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) – Universidade Federal de Viçosa.
- GOMIERO, J.S.G. 2005. *Curva de crescimento morfométrico e alométrico de piracanjuba (Brycon orbignyanus)*. Lavras, MG: UFLA, 2005. 36p. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) – Universidade Federal de Lavras, 2005.
- GONZÁLEZ, O.R.M.; FLORES, J.C.B.; DOMINGUEZ, B.M.P.; VALLE, M.R.G. 2002. Descripción histológica del sistema digestivo em larvas de *Chirostoma humboldtianum* em la primera alimentación exógena. In: *CIVA 2002* (<http://www.civa2002.org>); p.313-322.
- GOVONI, J.J., BOEHLERT, G.W., WATANABE, Y. 1986. The physiology of digestion in fish larvae. *Environ. Biol. of Fish.*, 16(1-3): 59-77.
- GRANDE, T.; YOUNG, B. 2004. The ontogeny and homology of the Weberian apparatus in the zebrafish *Danio rerio* (Ostariophysi: Cypriniformes). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 140: 241-254.
- GRUBE, D. 1986. The endocrine cells of the digestive system: amines, peptides and modes of action. *Anat. Embryol.*, 175: 151-162.
- HAMLIN, H.J., HERBING, I.H.V., KLING, L.J. 2000. Histological and morphological evaluations of the digestive tract and associated organs of haddock throughout post-hatching ontogeny. *J. Fish Bio.*, 57: 716-732.
- HARA, T.J. 1992. *Fish Chemoreception*. New York: Chapman & Hall., 373p.
- HEMING, T.A.; PRESTON, R.P. 1981. Differential effect of formalin preservation on yolk and tissue of young chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha* Walbaum). *Can. J. Zool.*, 59: 1608-1611.
- HIDELBRAND, M. 1995. *Análise da Estrutura dos Vertebrados*. São Paulo: Atheneu, 700p.
- HOUDE, E.D. 1994. Differences between marine and freshwater fish larvae: implications for recruitment. *ICES Journal of Marine Science*. 51: 91-97.
- INSTITUTO BRASILEIRO DO MEIO AMBIENTE E DOS RECURSOS NATURAIS RENOVÁVEIS. Anexo 1 – Instrução Normativa n. 5, de 21 de maio de 2004. Lista nacional das espécies de invertebrados aquáticos e peixes ameaçados de extinção com categorias da IUCN. (<www.ibama.gov.br> acessado em 31/05/2005).
- KAJI, T., KOMADA, M., ARAI, H., TAGAWA, M., TANAKA, M. 2002. Precocious development of the digestive system in relation to early appearance of piscivory in striped bonito *Sarda orientalis* larvae. *Fisheries Science*, 68: 1212-1218.

- KELSO, W.E.; RUTHERFORD, D.A. 1996. Collection, preservation and identification of fish eggs and larvae. In: MURPHY, D. R.; WILLIS, D. W. (ed.). *Fisheries Techniques*. 2. ed. Bethesda: American Fisheries Society. p.255-302.
- KHANNA, S.S.; MEHROTRA, B.K. 1970. Histomorphology of the bucco-pharynx in relation to feeding habitats in teleosts. *Proc. Nat. Acad. Sci. India*. 40B, p.61-80.
- KOVAC, V.; COOP, G.H. 1999. Prelude: looking at early development of fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 56: 7-14.
- KUROKAWA, T., KAGAWA, H., OHTA, H., TANAKA, H., OKUZAWA, K., HIROSE, K. 1995. Development of digestive organs and feeding ability in larvae of Japanese eel (*Anguilla japonica*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 52: 1030-1036.
- LAUDER, V.G.; LIEM, K.F. 1983. The evolution and interrelationships of actinopterygian fishes. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 150(3), p.95-197.
- LIAO, I.C.; CHANG, E.Y. 2003. Role of sensory mechanisms in predatory feeding behavior of juvenile red drum *Sciaenops ocellatus*. *Fisheries Science*, 69: 317–322.
- LUIZI, F.S., GARA, B., SHIELDS, R.J., BROMAGE, N.R. 1999. Further description of the development organs in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) larvae, with notes on differential absorption of copepod and *Artemia* prey. *Aquaculture*, 176: 101-116.
- MACIEL, C.M.R.R. 1997. *Morfologia e potencialidade de Hoplias cf lacerdae (Ribeiro, 1908) (Characiformes, Erythrinidae) para localizar e selecionar o alimento, nas fases iniciais do ciclo de vida*. 1997. 96p. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.
- McINTOSH, C.H.S. 1995. Control of gastric acid and the indocrine pâncreas by gastrointestinal regulatory peptides. *Am.Zool.*, 35: 455-465.
- MENIN, E. 1988. *Anátomo-histologia funcional comparativa do aparelho digestivo de seis Teleostei (Pisces) de água doce*. São Paulo. USP, 1988. Dissertação (Doutorado em Fisiologia) - Universidade de São Paulo. 557 p., 1988.
- MICALE, V.; GARAFFO, M.; GENOVESE, L.; SPEDICATO, M. T.; MUGLIA, U. 2006. The ontogeny of the alimentary tract during larval development in common pandora *Pagellus erythrinus* L. *Aquaculture*, 251: 354– 365.
- MOTEKI, M.; YOSEDA, K.; SAHIN, T.; ÜSTÜNDAG, C.; KOHNO, H. 2001. Transition from endogenous to exogenous nutritional sources in larval Black Sea turbot *Psetta maxima*. *Fisheries Science*. 67: 571-578.
- MURGAS, L.D.S.; FRANCISCATTO, R.T.; SANTOS, A.G.O. 2003. Avaliação espermática pós-congelamento em piracanjuba (*Brycon orbignyanus*, Valenciennes, 1849). *R. Bras. Zootec.*, 32(6):1810-1814 (supl.2).
- MURGAS, L.D.S.; MILIORINI, A.B., FRANCISCATTO, R.T.; MARIA, A.N. 2004. Viabilidade espermática do sêmen de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*) resfriado a 4°C. *R. Bras. Zootec.*, 33(6): 1361-1365.
- NAKATANI, K.; AGOSTINHO, A.A., BAUMGARTNER, G. et al. 2001. *Ovos e larvas de peixes de água doce: Desenvolvimento e manual de identificação*. Maringá: EDUEM. 378p.

- NEVES, C.A. 1996. *Estudo morfológico e histoenzimológico do desenvolvimento ontogenético do trato digestivo de larvas e alevinos de trairão (Hoplias cf. lacerdae) e de pacamã (Lophiosilurus alexandri)*. Belo Horizonte, MG: UFMG, 1996. 74 p. Dissertação (Mestrado em Morfologia). Universidade Federal de Minas Gerais, 1996.
- NIKOLSKY, G.V. 1963. *The Ecology of Fishes*. London, Academic Press., 325 p.
- OSTASZEWSKA, T.; DABROWSKI, K.; PALACIOS, M. E.; OLEJNICZAK, M.; WIECZOREK, M. 2005. Growth and morphological changes in the digestive tract of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and pacu (*Piaractus mesopotamicus*) due to casein replacement with soybean proteins. *Aquaculture*, 245: 273-286.
- PEÑA, R.; DUMAS, S. 2005. Effect of delayed first feeding on development and feeding ability of *Paralabrax maculofasciatus* larvae. *Journal of Fish Biology*, 67: 640-651.
- PEÑA, R., DUMAS, S., VILLALEJO-FUERTE, M., ORTÍZ-GALINDO, J.L. 2003. Ontogenetic development of the digestive tract in reared spotted sand bass *Paralabrax maculofasciatus* larvae. *Aquaculture*, 219: 633-644.
- PENAZ, M. 2001. A general framework of fish ontogeny: a review of the ongoing debate. *Folia Zoologica* 50, 241-256.
- PINDER, A.C.; GOZLAN, R.E. 2004. Early ontogeny of sunbleak. *Journal of Fish Biology*, 64: 762-775.
- PIOVEZAN, U. 1994. Efeito da dieta na sobrevivência de larvas de piracanjuba (*Brycon orbignianus*). In: I Seminário sobre criação de espécies do gênero *Brycon*. *Anais...* Pirassununga: CEPTA.
- POPPER, A.N.; COOMBS, S. 1980. Auditory mechanisms in teleosts fishes. *American Scientist* 68, 429-440.
- PORTELLA, M.C. 2004. Técnicas de criação intensiva de larvas de peixes neotropicais: situação atual e perspectivas. In: Congresso de Sociedade Brasileira de Aqüicultura e Biología Aquática (1.: Vitória, E.S.) *Anais / Sociedade Brasileira de aqüicultura e Biología Aquática*: ed. José Eurico Possebon Cyrino e Elizabeth Criscuolo Urbinati – Vitória. p.35.
- POUGH, F.H.; HEISER, J.B.; McFARLAND, W.N. 1999. *A Vida dos Vertebrados*. 2.ed. São Paulo: Atheneu, 800 p.
- PREJS, A. 1981. *Metodos para el estudio de los alimentos y las relaciones troficas de los peces*. Caracas, Universidad Central de Venezuela y Universidad de Varsovia, 129 p.
- REYNALTE-TATAJE, D.; ZANIBONI-FILHO, E.; MUELBERT, B. 2001. Stages of the embryonic development of the piavuçu *Leporinus macrocephalus* (Garavello & Britski, 1988). *Acta Scientiarum*, 23 (4): 823-827.
- REYNALTE-TATAJE, D.; LUZ, R.K.; MEURER, S.; ZANIBONI-FILHO, E.; NUÑER, A.P.O. 2002. Influência do fotoperíodo no crescimento e sobrevivência de pós-larvas de piracanjuba *Brycon orbignyanus* (Valenciennes, 1849) (Osteichthyes, Characidae). *Acta Scientiarum*, Maringá, 24(2): 439-443.

- REYNALTE-TATAJE, D.; ZANIBONI-FILHO, E.; ESQUIVEL, J.R. 2004. Embryonic development of piracanjuba, *Brycon orbignianus* Valenciennes, 1849 (Pisces, Characidae). *Acta Scientiarum. Biological Science*, 26 (1): 67-71.
- ROMAGOSA, E.; NARAHARA, M.Y.; FENERICH-VERANI, N. 2001. Stages of embryonic development of the 'matrinxã', *Brycon cephalus* (Pisces, Characidae). *Boletim do Instituto de Pesca, São Paulo*, 27 (1):29-32.
- SÁ, M.V.C.; FRACALLOSSI, D.M. 2002. Exigência protéica e relação energia/proteína para alevinos de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*). *R. Bras. Zootec.*, 31(1): 1-10.
- SACCOL-PEREIRA, A., NUÑER, A.P.O. 2003. Utilização de diferentes densidades, dietas e formatos de tanque na larvicultura da piracanjuba, *Brycon orbignyanus* Valenciennes, 1849 (Characiformes, Characidae). *Acta Scientiarum: Biological Sciences*, 25(1):55-61.
- SANCHES, P.V.; NAKATANI, K.; BIALETZKI, A. 1999. Morphological description of the developmental stages of *Parauchenipterus galeatus* (Linnaeus, 1766) (Siluriformes, Auchenipteridae) on the floodplain of the upper Paraná river. *Rev. Brasil. Biol.*, 59(3): 429-438.
- SANCHES, P.V.; BAUMGARTNER, G.; BIALETZKI, A.; SUIBERTO, M.R.; GOMES, F.D.C.; NAKATANI, K.; BARBOSA, N.D.C. 2001. Caracterização do desenvolvimento inicial de *Leporinus friderici* (Osteichthyes, Anostomidae) da bacia do rio Paraná, Brasil. *Acta Scientiarum*, 23 (2): 383-389.
- SANTAMARIA, F. M.; ANTUNES, S. A. 1998/1999. Coloração e Rendimento de filé de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*, Valenciennes, 1849), (Pisces, Characidae) silvestre e criada em cativeiro. *Boletim do Instituto de Pesca, São Paulo*, v. 25, p. 27-30, Único.
- 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.
- SANTOS, E. 1981. *Peixes de água doce*. Belo Horizonte: Itatiaia, v.2, p.58-60.
- SANTOS, C.A.N. 1999. *Anátomo-histologia funcional do aparelho digestivo de Brycon nattereri Günther, 1864 (Teleostei, Characiformes, Bryconidae)*. Viçosa, MG: UFV, 119p. 1999. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) – Universidade Federal de Viçosa. 1999.
- SANTOS, J.E., GODINHO, H.P. 1994. Morfogênese e comportamento larvais do surubim (*Pseudoplatystoma coruscans* Agassiz, 1829) sob condições experimentais. *Arq. Bras. Med. Vet. Zootec.*, 46(2): 139-147.
- SANTOS, J.E., GODINHO, H.P. 1996. Ontogênese e comportamento natatório das larvas do pacu (*Piaractus mesopotamicus* Homberg, 1887) mantidas experimentalmente em três regimes de fotoperíodo. *Cad. Dep. Ciênc. Biol. PUC-MG*, 4(4): 11-16.
- SANTOS, J.E., GODINHO, H.P. 1996. Larval ontogeny and swimming behaviour of the leporin fish *Leporinus elongatus* (Valenciennes, 1874) under experimental conditions. *Arq. Bras. Med. Vet. Zootec.*, v.48, Supl.1, p.109-116.

- SANTOS, J.E., GODINHO, H.P. 2002. Ontogenetic events and swimming behavior of larvae of the characid fish *Salminus brasiliensis* (Cuvier) (Characiformes, Characidae) under laboratory conditions. *Rev. Bras. Zool.*, 19(1): 163-171.
- SARASQUETE, M.C., POLO, A., YÚFERA, M. 1995. Histology and histochemistry of the development of the digestive system of larval gilthead seabream, *Sparus aurata* L. *Aquaculture*, v. 130, p. 79-92.
- SCHONHOFF, S.E., GIEL-MOLONEY, M., LEITER, A.B. 2004. Minireview: Development and differentiation of gut endocrine cells. *Endocrinol.*, 145(6): 2639-2644.
- SEIXAS FILHO, J.T. 1998. *Anatomia funcional comparativa e sistemas enzimáticos de Teleostei (Pisces) de água doce com hábitos alimentares diferentes*. Viçosa: UFV, 1998. 189 p. Tese (Doutorado em Zootecnia) – Universidade Federal de Viçosa, 1998.
- SENHORINI, J.A.; CECCARELLI, P.S.; RAMOS, S.M., GASPAR, L.A. 1994. Criação de larvas de piracanjuba, *Brycon orbignyanus* (Valenciennes, 1849, Eignmam, 1903) em viveiros. In: Simpósio brasileiro de aqüicultura, 8. *Resumos...* Piracicaba. p.84.
- SORGELOOS, P., LAVENS, P., LÉGER, Ph., TACKAERT, W. 1991. State of the art in larviculture of fish and shellfish. In: LAVENS, P., SORGELOOS, P. JASPERS, E., OLLEVIER, F. (eds.), *Larvi'91 Fish and Cruatacean Larviculture Symposium*, v.15. European Aquaculture Society, Gent, Belgium, p. 3-5.
- SOUZA, S.N. 1999. *Avaliação da estrutura do aparelho digestivo de alevinos de surubim, Pseudoplatystoma coruscans Agassiz, 1829 (Siluriformes, Siluroidei, Pimelodidae) relacionada com sua capacidade de selecionar e digerir o alimento*. 1999. 95p. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.
- TAVARES-DIAS, M. 2004. Características biométricas de *Brycon cephalus* e *Brycon orbignyanus* (Characidae) oriundos de cultivo intensivo no Brasil. In: Congresso Iberoamericano Virtual de Acuicultura, 3. *Comunicación Científica CIVA 2004* (<http://www.civa2004.org>), 286-289. (Acessado em: 01/02/2005).
- TAVARES-DIAS, M. 2004. Características bioquímicas de *Brycon cephalus* e *Brycon orbignyanus*, teleósteos dulciaqüícolas brasileiros de importância econômica. In: Congresso Iberoamericano Virtual de Acuicultura (3). *Comunicación Científica. CIVA 2004* (<http://www.civa2004.org>), 282-285. (Acessado em: 01/02/2005).
- VAZ, M.M.; TORQUATO, V.C. BARBOSA, N.D.C. 2000. *Guia ilustrado de peixes da bacia do Rio Grande*. Belo Horizonte: CEMIG/CETEC, 144p.
- ZAIDEN, S.F.; LEME dos SANTOS, H.S.; VASQUES, L.H.; SOUZA, V.L.; FONSECA, C.; NAKAGHI, L.S.O. 1998. Características ultraestruturais e morfofuncionais do epitélio olfativo de larvas e pós-larvas de “tambaqui” (*Colossoma macropomum*). In: *Aqüicultura Brasil' 98*. Recife. *Resumos...* p.218.

Capítulo 1

**ESTUDOS MORFOLÓGICO, MORFOMÉTRICO E COMPORTAMENTAL DAS
LARVAS DE PIRACANJUBA, *BRYCON ORBIGNYANUS* VALENCIENNES (1849)
(CHARACIFORMES, CHARACIDAE, BRYCONINAE).**

1. INTRODUÇÃO

O desenvolvimento inicial de peixes é um processo dinâmico, com as mudanças no estado ontogênico coincidindo freqüentemente com as mudanças da alimentação, microhabitat, comportamento, desempenho ou qualquer combinação destes. As mudanças na habilidade de fuga do predador e na capacidade natatória que acontecem durante a ontogenia inicial são fatores que também podem influenciar a sobrevivência das larvas (Pinder e Gozlan, 2004). Assim, para estabelecer métodos de criação que visam a produção de alevinos de qualidade, para estocagem nos viveiros artificiais e cursos naturais de água, torna-se necessário o estudo da biologia das larvas de peixes, em particular, das espécies nativas, até o momento pouco estudadas.

A morfogênese e a diferenciação são processos rápidos e complexos durante a ontogenia inicial dos peixes. As larvas recém eclodidas sofrem mudanças drásticas em sua forma de corpo, morfologia, metabolismo, habilidades natatórias e comportamentais, normalmente, em curto período.

A mudança da forma do corpo das larvas leva à formação de morfologias características e padrões de crescimento alométrico. Em condições desfavoráveis de

desenvolvimento, as mudanças também podem conduzir a variações e anomalias estruturais que podem afetar o crescimento e a sobrevivência de peixes jovens (Gisbert *et al.*, 2002).

Informações relacionadas aos desenvolvimentos morfológico e morfométrico, padrões de crescimento e ao comportamento de peixes são fundamentais para compreender as mudanças das exigências ecológicas de cada espécie (Kovac e Copp, 1999) e os fatores que afetam o recrutamento da população (Houde, 1994). Esses dados podem ser usados para melhorar as técnicas de larvicultura (González *et al.*, 2002), por meio de modificações de parâmetros ambientais e manejos alimentares (Gisbert *et al.*, 2002, 2004). Além disso, permite estimar a qualidade dos juvenis e a sua conveniência para estocagem ou produção de matrizes.

A determinação do momento da primeira alimentação exógena é outro aspecto importante da criação de larvas para a piscicultura, em particular, para a comercial, uma vez que se for antecipada eleva os custos de produção e se for tardia, pode comprometer o crescimento e a sobrevivência das larvas.

Para Costa (2003), o estudo ontogênico de larvas vem contribuir para a larvicultura e a preservação de espécies ameaçadas de extinção, uma vez que estas análises permitem verificar o surgimento de algumas características corporais que proporcionam um melhor condicionamento à natação e outras, relacionadas com a sua integração com o ambiente, o que implica na maior sobrevivência dos animais.

Conforme Godinho *et al.* (2003), o conhecimento da ontogênese de larvas de peixes nativos é escasso, especialmente das espécies de piracema, sendo seu estudo importante para o conhecimento da história de vida inicial, a taxonomia e a larvicultura.

Assim sendo, esse estudo teve por objetivos descrever a morfologia aparente das larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), entre zero e 172 horas após eclosão, verificar o desenvolvimento inicial e os comportamentos natatório e alimentar dessas larvas.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1. Morfologia aparente das larvas de peixes

A descrição do aparecimento e desenvolvimento de características corporais externas é parte do estudo da morfologia aparente de larvas, que é importante para compreender o surgimento de estruturas, com as respectivas ordens cronológicas, que permitem ao animal uma maior autonomia de movimentação, alimentação e percepção do meio, e, conseqüentemente, proporcionam uma maior sobrevivência no meio em que se encontram.

A maioria dos morfologistas funcionais acredita que cada aspecto da morfologia de um organismo e a sua função têm sido moldados pela seleção natural, como uma solução, ou seja, uma adaptação para um problema apontado pelo ambiente. Na maioria dos estudos, a meta da análise morfológica funcional é revelar uma adaptação particular (Liem, 1980).

O grau de desenvolvimento morfológico no início do período larval pode ser muito diferente em várias espécies de peixes. Ao mesmo tempo, os estados

morfológicos semelhantes em peixes de diferentes grupos ecológicos, podem ser determinados e usados para comparações inter e intra-específicas (Pavlov, 1999).

Segundo Godinho *et al.* (2003), as características morfológicas úteis para o estudo das larvas de peixes são: pigmentação corporal, órgão adesivo cutâneo (estrutura não observada na espécie em estudo), duração do saco vitelino, diferenciação da boca e pigmentação da retina, esboços de bexiga gasosa e das nadadeiras peitorais, flexão da notocorda.

Pigmentação da larva

A distribuição da pigmentação no corpo da larva permite maior sobrevivência, uma vez que está relacionada com a camuflagem, pois nesta fase os peixes são muito suscetíveis a predação (Costa *et al.*, 2003). Ainda, a descrição pormenorizada de cromatóforos de larvas de peixes é importante, pois eles correspondem ao caráter taxonômico utilizado na identificação de espécies (Meijide e Guerrero, 2000; Godinho *et al.*, 2003).

Bone *et al.* (1995) relataram que a maioria das larvas de Teleostei apresenta-se completamente despigmentada e o seu sangue circulante é desprovido de hemoglobina, o que dá um aspecto transparente às larvas recém-eclodidas, característica importante para o animal nesta fase, que é a mais vulnerável a predadores.

Conforme descrito por Maciel (1997), os pigmentos corporais das larvas de trairão (*Hoplias* cf. *lacerdae*) referem-se à melanina, e os cromatóforos, conseqüentemente, a melanóforos, de forma dendrítica, sendo que o seu número não é constante para a espécie e aumenta com a idade. Os cromatóforos dendríticos também foram verificados em larvas de piau-jeju (*Leporinus taeniatus*) por Padilha *et al.* (2003), de dourado (*Salminus brasiliensis*), piau-verdadeiro (*Leporinus obtusidens*), curimatá-pioa (*Prochilodus costatus*) e curimatá-pacu (*Prochilodus argenteus*), espécies nativas da Bacia do rio São Francisco, por Godinho *et al.* (2003), tal como descrito em outras espécies de peixes neotropicais (Araújo-Lima *et al.*, 1993;

Nascimento e Araújo-Lima, 1993), exceto no surubim (*Pseudoplatystoma corruscans*), que possui cromatóforos puntiformes (Godinho *et al.*, 2003).

Saco vitelino

O período de absorção do saco vitelino é vital para a larva, pois nesse período, o aparelho digestório larval ainda se encontra em diferenciação (Godinho *et al.*, 2003). Esse período varia dentre as larvas de peixes neotropicais de 2,5 dias, em bagre (*Rhamdia quelen*) (Ihering e Azevedo, 1936), a 8,8 dias, em traíra (*Hoplias malabaricus*) (Matkovic e Pisanó, 1989). Godinho *et al.* (2003) relataram que, nas larvas de dourado (*Salminus brasiliensis*), o saco vitelino permaneceu até o terceiro dia e, nas larvas de piau-verdadeiro (*Leporinus obtusidens*), até o quinto dia, enquanto nas larvas de curimatá-pioa (*Prochilodus costatus*), curimatá-pacu (*Prochilodus argenteus*) e surubim (*Pseudoplatystoma corruscans*), a absorção quase total do vitelo foi registrada no quarto dia.

Diferenciação da boca e pigmentação da retina

A primeira alimentação está relacionada com a diferenciação da boca e a pigmentação da retina (Santos e Godinho, 1996a;1996 b; 2002).

A abertura da boca viabiliza que as necessidades tróficas sejam providas por suprimentos exógenos, além dos endógenos, e também permite inferir a respeito do tamanho do alimento que a larva é capaz de ingerir (Bone *et al.*, 1995).

Godinho *et al.* (2003) e Santos (1992) sugeriram que, nas larvas de espécies ictiófagas, a abertura da boca acontece mais cedo do que em outras espécies com outros hábitos alimentares, assim como o início da pigmentação da retina que acontece em tempos diferentes entre as espécies. Estes autores relataram ainda, que, no primeiro dia após eclosão, apenas as larvas de surubim (*Pseudoplatystoma corruscans*) exibiram início de pigmentação na retina, mas que, no segundo dia após eclosão, este evento foi observado nas larvas de piau-verdadeiro (*Leporinus obtusidens*), curimatá-pioa (*Prochilodus costatus*) e curimatá-pacu (*Prochilodus argenteus*).

Aragão (1981) registrou a pigmentação da retina nas larvas recém eclodidas de aruanã (*Osteoglossum bicirrhossum*), enquanto Matkovic e Pisanó (1989), Araújo-Lima (1991) e Economou *et al.* (1991) mencionaram que a pigmentação dessa estrutura acontece após a eclosão nas larvas de traíra (*Hoplias malabaricus*), branquinha comum (*Potamorhina latior*) e club (*Leuciscus cephalus*), respectivamente.

Bexiga gasosa e nadadeiras peitorais

Conforme Godinho *et al.* (2003), o desenvolvimento da bexiga gasosa e das nadadeiras peitorais são eventos marcantes na organogênese das larvas de peixes, pois elas facilitam o equilíbrio e o direcionamento na coluna d'água.

O surgimento das nadadeiras peitorais e da bexiga gasosa, assim como a redução do saco vitelino, representa um melhor domínio sobre o equilíbrio corporal e direcionamento na coluna d'água, de modo que as larvas passam a se deslocar também horizontalmente (Santos, 1992). Santos e Godinho (1994) relataram em surubim (*Pseudoplatystoma coruscans*), que, aparentemente, os barbilhões maxilares e mentonianos, assim como a bexiga gasosa, auxiliam no equilíbrio corporal.

Os esboços de bexiga gasosa foram visíveis no segundo dia após eclosão em dourado (*Salminus maxillosus*) (Morais Filho e Schubart, 1955), curimatá-pioa (*Prochilodus costatus*) e curimatá-pacu (*Prochilodus argenteus*) (Godinho *et al.*, 2003).

Matkovic e Pisanó (1989) relatam que as larvas de peixes ao eclodir já apresentam esboços de nadadeiras peitorais, o que não foi verificado nas larvas de tambaqui (*Colossoma macropomum*), em que essas estruturas surgiram no terceiro dia após eclosão (Silva *et al.*, 1981 e Godinho *et al.*, 2003) e nas espécies do Rio São Francisco estudadas por Godinho *et al.* (2003), que as exibiram algum tempo após a eclosão.

Flexão da notocorda

A flexão da notocorda da larva e o surgimento dos raios mesenquimais determinam o início do processo de diferenciação da nadadeira caudal, o que proporciona e favorece maior eficiência da natação e da captura de presas, tanto em

qualidade quanto em quantidade, além de representar maior agilidade na fuga dos predadores (Blaxter, 1986).

2.2. Características morfométricas e merísticas das larvas de peixes

Segundo Bialetzki *et al.* (2001), estudos morfométricos, que relacionam a forma e o tamanho de ovos, larvas e juvenis de peixes, são ferramentas de extrema importância, principalmente em estudos taxonômicos. Estas análises nos permitem comparar os diferentes estágios de desenvolvimento intra e inter-específicos e, juntamente com outros caracteres morfométricos, tais como posição da boca, forma do corpo, forma e posição das nadadeiras, dentre outros, auxiliam na correta identificação das espécies (Sanches *et al.*, 1999).

As mudanças de alimentação e, conseqüentemente, nas exigências nutricionais, relacionadas à hidrodinâmica ambiental, reflete rigorosamente no crescimento alométrico de peixes. Isso implica no desenvolvimento precoce da cabeça, olhos, cérebro, arcos branquiais e recrutamento e crescimento das fibras musculares para um rápido consumo de alimento (Verreth, 1995).

As características morfométricas derivam da relação entre as proporções das diferentes medidas corporais e suas variações e fornecem informações úteis sobre o fenômeno de especiação, induzido por fatores bióticos e abióticos, e conduzem gradualmente, ao grau de similaridade taxonômica (Costa *et al.*, 2005).

Além das características morfométricas, as características merísticas são relevantes e podem ser contabilizadas num determinado indivíduo e, numa perspectiva evolutiva, correspondem à segmentação corporal, variam intra e inter-especificamente e contribuem para a identificação e descrição de espécies. Essas características podem ser fortemente influenciadas por fatores abióticos e bióticos, como a dependência de densidade entre indivíduos da mesma espécie e entre espécies diferentes (Strauss *et al.* citado por Costa *et al.*, 2005).

As características merísticas diferem das morfométricas, ou mensuráveis, num ponto fundamental: as primeiras, que resultam de contagens, usualmente estabilizam em número, após ter atingido um dado comprimento do corpo, e as segundas, resultantes de medições, mudam continuamente ao longo da idade e do comprimento do indivíduo (Strauss *et al.* citado por Costa *et al.*, 2005).

A análise das relações corporais morfométricas e merísticas, ao longo do desenvolvimento do indivíduo, revela considerável metamorfose da espécie, principalmente nos primeiros estágios de desenvolvimento: larval vitelino, pré-flexão e flexão (Bialecki *et al.*, 2001).

2.3. Comportamento das larvas de peixes

As habilidades de fuga do predador e as mudanças na capacidade natatória, que são observadas durante a ontogenia inicial, são características que também podem influenciar a capacidade de sobrevivência da larva (Pinder e Gozlan, 2004).

De acordo com Woynarovich e Horváth (1983), o comportamento das larvas de peixes recém-eclodidas pode diferir entre as espécies. Algumas nadam verticalmente em direção à superfície d'água e depois vão para o fundo, outras, movem-se ocasional ou continuamente.

Godinho *et al.* (2003) relataram que, com o avançar da idade, as larvas de peixes, por eles estudadas, mantiveram os movimentos ativos em sentido vertical na coluna d'água e, com a redução do saco vitelino e o surgimento da bexiga gasosa e das nadadeiras peitorais, elas passaram a se deslocar nos diferentes níveis da coluna d'água.

O comportamento alimentar da larva pode estar relacionado à percepção e ao sucesso do consumo do alimento, ao volume de água percorrida para alimentação e às exigências nutricionais. Estas variáveis estão associadas a modelos de alimentação, espécie, tamanhos e distribuição do alimento disponível.

Segundo Blaxter (1986), modelos alimentares mais complexos incorporam valores energéticos do crescimento da larva e do alimento, distribuição de alimento não ocasional e padrões de busca da larva e mudanças de variáveis estocásticas. Contudo, os modelos de predação estão menos avançados, mas as respostas da larva aos predadores estão sendo investigadas.

O canibalismo, consumo de indivíduos da mesma espécie, é um fenômeno comum e amplamente presente no reino animal (Schausberger, 2003), e provavelmente acontece com quase todos os grupos de Vertebrata e, principalmente, Invertebrata (Elgar e Crespi, 1992). Este comportamento pode ter efeitos significativos na dinâmica de uma população (Persson *et al.*, 2000), como também afeta as relações competitivas entre organismos. No cultivo de peixes em cativeiro, esse comportamento proporciona uma diminuição excessiva no número de larvas sobreviventes no tanque.

Conforme Luz e Portella (2002), o canibalismo tem sido um evento crítico na larvicultura de várias espécies de peixes nativos, que o praticam durante toda a vida ou parte dela. Baseado nisto, estes autores destacaram ainda a necessidade de busca de tecnologia específica para esses peixes com potencial para piscicultura.

Wagner *et al.* (1999), em seus estudos teóricos, relataram que o canibalismo é, freqüentemente, considerado como uma estratégia de alimentação exibida por todos os indivíduos na população, que, sob condições naturais, parece representar só uma parte ocasional da dieta, e aumenta quando outras presas estão ausentes ou indisponíveis (Persson *et al.*, 2000).

As variações na freqüência ou na expressão de canibalismo podem ser uma função das condições ambientais induzidas pela relação da densidade de presas da mesma espécie ou não, no lugar de um resultado da variação genética desse comportamento. Por outro lado, foi mostrado que, para muitas espécies, há um componente genético forte relacionado ao canibalismo (Wagner *et al.*, 1999; Svenning e Borgstrøm, 2005).

Segundo Amundsen *et al.* (1999), espécies de peixes de linhagens diferentes têm, hereditariamente, diferentes tendências ao canibalismo, e para algumas espécies

foi verificada uma variação individual intensa nessa tendência, sendo interpretada como um modo de especialização individual. Estes dados estão de acordo com estudos de campo que mostraram que, em peixes, indivíduos de uma mesma população podem ter dietas diferentes e podem se especializar em um ítem principal de alimento (Curtis, 1995). Entretanto, segundo Svenning e Borgstrøm (2005), ainda não foi provado se esta especialização individual é um caráter hereditário ou adquirido.

Para Sakamura e Tsukamoto (2002), o comportamento agressivo, incluindo o canibalismo, tem um impacto significativo na vida inicial dos peixes, causando alta taxa de mortalidade. Entretanto, de acordo com Salaro *et al.* (2003), em estudos sobre condicionamento alimentar em peixes carnívoros, com dietas artificiais, foi verificado diminuição dos índices de canibalismo nessas espécies, e, associado a ele, a densidade de estocagem é outro fator importante a ser considerado, por interferir no crescimento, eficiência alimentar e, sobretudo, na sobrevivência. Estes autores também verificaram que o aumento da densidade de estocagem contribuiu para o não territorialismo entre os peixes e, conseqüentemente, para a diminuição do canibalismo.

Luz e Portella (2002) relataram o canibalismo entre as larvas de trairão (*Hoplias lacerdae*) como um dos maiores problemas enfrentados na sua produção, estando relacionado, principalmente, à heterogeneidade de tamanho e às condições de densidades de estocagem elevadas ou à escassez de alimentos.

Segundo Hecht e Pienaar (1993), o canibalismo durante a larvicultura pode ser controlado por meio de várias técnicas, como a alimentação até a saciedade, freqüência ótima de alimentação, tamanho apropriado do alimento, distribuição homogênea do alimento, uso preferencial de alimento vivo e densidades de estocagem adequadas.

O canibalismo das espécies do gênero *Brycon* tem sido reportado por vários pesquisadores para a fase larval (Mendonça, 1994; Ceccarelli, 1997; Reynalte-Tataje *et al.*, 2002; Saccol-Pereira e Nuñez, 2003) e, também, para a de alevinos (Sá e Fracalossi, 2000).

Os estudos realizados na fase larval demonstraram que, dentre outros fatores, a densidade de estocagem e a alimentação podem influenciar o desenvolvimento e a sobrevivência das larvas, proporcionando aumento na disputa por espaço e alimento, o que leva ao canibalismo e ao crescimento heterogêneo, em razão do gasto energético pela disputa de território (Gomes *et al.*, 2000).

Ceccarelli e Volpato (1996), por sua vez, estabeleceram um etograma do comportamento de predação intra e inter-específica para larvas de matrinxã (*Brycon cephalus*), basicamente, caracterizado pelos seguintes padrões: fixação, perseguição, aproximação, bote, mordida, apreensão e ingestão. Eles relataram que as presas atacadas geralmente tinham tamanho menor que o do predador e nadavam mais lentamente, mas, apesar disso, houve predação de indivíduos de tamanho igual ao do predador.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Material

Este trabalho foi realizado com piracanjuba, espécie da bacia do rio Grande (Figura 1).



Figura 1. Piracanjuba, *Brycon orbignyanus* Valenciennes (1849) (Characiformes, Characidae, Bryconinae) (Val *et al.*, 2000).

As larvas de piracanjuba, *Brycon orbignyanus* Valenciennes (1849) (Characiformes, Characidae, Bryconinae), utilizadas para os estudos morfológicos, morfométricos e comportamentais foram coletadas nas dependências da Estação de

Pesquisa e Desenvolvimento Ambiental de Volta Grande – EPDA – VG (Figura 2), situada à jusante da Usina Hidroelétrica de Volta Grande – Companhia Energética de Minas Gerais (CEMIG), localizada no município de Conceição das Alagoas, MG.



Figura 2. Estação de Pesquisa e Desenvolvimento Ambiental de Volta Grande – EPDA – VG (CEMIG), Conceição das Alagoas, MG, em novembro de 2004.

Os exemplares foram obtidos por desova induzida, a 27°C, sendo os reprodutores, um macho e uma fêmea, hipofisados duas vezes, seguindo a rotina do laboratório, o que resultou em uma desova com, aproximadamente, 72.292 ovos (dados fornecidos pela equipe técnica da referida Estação).

A desova foi transferida para as incubadoras do Laboratório de Reprodução Induzida da referida Estação (Figura 3). A eclosão dos ovos ocorreu 18 horas após a desova, sendo o momento da eclosão considerado quando 50% dos ovos estavam eclodidos.

Seguindo a rotina do referido laboratório, para minimizar o canibalismo entre as larvas de piracanjuba, às 12 horas após a eclosão, uma desova de curimba (*Prochilodus lineatus*), com 14 horas após eclosão, foi transferida para as incubadoras junto com as larvas de piracanjuba.



Figura 3. Laboratório de Reprodução Induzida da EPDA – VG (CEMIG), Conceição das Alagoas, MG, em novembro de 2004.

3.2. Métodos

3.2.1. Parâmetros físico-químicos da água das incubadoras

Os parâmetros físico-químicos da água das incubadoras, tais como, temperatura (°C), pH, condutividade (mS/cm), oxigênio dissolvido (mg/l) e salinidade (%), foram monitorados a cada seis horas, no momento da respectiva coleta. Para a tomada das medidas dos referidos parâmetros foi selecionada uma incubadora e utilizada uma sonda multi-parâmetros HORIBA, modelo U20.

3.2.2. Coleta e fixação dos exemplares para os estudos morfológicos e morfométricos

As coletas dos exemplares foram executadas com peneiras pequenas de malha fina e um pulsá de aquário.

A idade das larvas foi determinada em horas e minutos após a eclosão, de acordo com as amostragens realizadas.

Foram coletados 15 a 20 exemplares a cada meia hora, a partir do momento da eclosão (zero hora) até 48 horas. Após este período, as larvas foram coletadas a cada uma hora até 72 horas após eclosão. A partir daí, as coletas foram feitas a cada 24 horas até 172 horas após eclosão. Foram realizadas, no total, 113 amostragens.

Imediatamente após as coletas, os exemplares foram fixados, à temperatura ambiente, na solução de formol neutro tamponado a 4%, em que permaneceram até o momento das análises.

Para as análises morfológicas e morfométricas foram utilizados os mesmos exemplares.

3.2.3. Análise morfológica das larvas

As análises relativas à morfologia aparente dos exemplares em estudo foram realizadas no laboratório de Morfofisiologia Animal Comparada do Departamento de Biologia Animal, do Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, da Universidade Federal de Viçosa, em Viçosa, MG.

Para a descrição morfológica aparente, o material fixado em formol foi transferido para água destilada, por 24 horas, para reidratação.

As análises consistiram na verificação mesoscópica das seguintes características morfológicas: aparecimento e localização da pigmentação no corpo (presença e tipos de cromatóforos) e no olho (pigmentação da retina), deslocamento da fenda bucal para a posição terminal e abertura da boca (diferenciação da boca), abertura do ânus, formação dos arcos branquiais e do opérculo, formação de dentes e dentículos, formação das nadadeiras, esboço de bexiga gasosa, redução do saco vitelino e flexão da notocorda.

A descrição morfológica das larvas em estudo foi realizada com o auxílio de microscópio estereoscópico trinocular Olympus SKH10 Research Stereo, modelo 131, com aumento máximo de 70X.

As larvas foram fotografadas com a câmera digital Olympus, modelo C8080WZ.

3.2.4. Análise morfométrica das larvas

As análises relativas à morfometria dos exemplares em estudo foram realizadas no laboratório de Morfofisiologia Animal Comparada do Departamento de Biologia Animal, referido anteriormente.

As larvas coletadas foram mensuradas com paquímetro digital Mytutoyo, modelo Digimac Caliper, com precisão de 0,001mm, com o auxílio de microscópio estereoscópico trinocular Olympus SKH10 Research Stereo, modelo 131, com aumento máximo de 70X.

As características morfométricas e merísticas, ilustradas na Figura 4, assim como as relações morfométricas corporais, consideradas neste estudo, são descritas a seguir:

Características Morfométricas

Comprimento-total (CT): distância entre extremidade rostral da cabeça e a extremidade caudal da nadadeira embrionária das larvas (Ricker, 1968),

Comprimento-padrão (CP): distância entre a extremidade rostral da cabeça e o pedúnculo da nadadeira caudal (Ricker, 1968),

Comprimento do focinho (CF): distância da ponta do focinho até a margem anterior do olho (Britski *et al.*, 1988 e 1999),

Diâmetro do olho (DO): diâmetro do olho medido horizontalmente (Britski *et al.*, 1988 e 1999),

Comprimento da cabeça (CC): distância da ponta do focinho até a porção óssea posterior do opérculo (Britski *et al.*, 1988 e 1999),

Altura do corpo (AC): distância entre as extremidades dorsal e ventral do corpo (Nakatani *et al.*, 2001).

Características Merísticas

Número total de miômeros (MT): contagem dos miômeros totais (Nakatani *et al.*, 2001),

Número de miômeros pré-anais e pós-anais: contagem dos miômeros anteriores (MPRE) e posteriores (MPOS) ao ânus (Nakatani *et al.*, 2001).

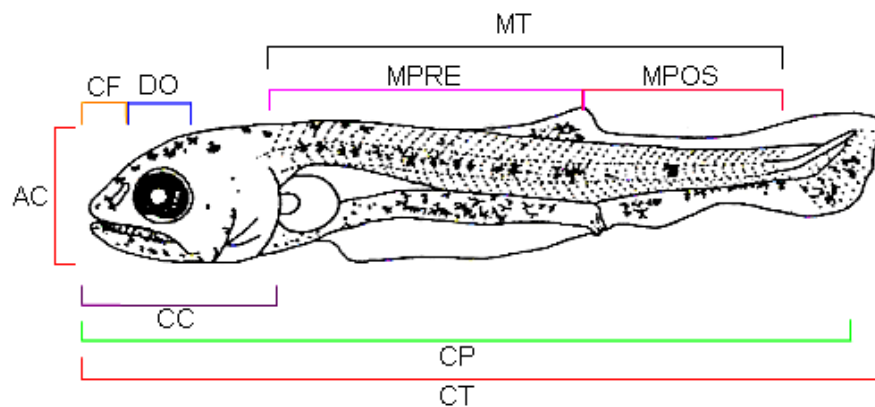


Figura 4. Características morfométricas e merísticas das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyana*. AC - Altura do corpo; CC - Comprimento da cabeça; CF - Comprimento do focinho; CP - Comprimento-padrão; CT - Comprimento total; DO - Diâmetro do olho; MPRE e MPOS - Número de miômeros pré-anais e pós-anais; MT - Número total de miômeros.

Relações morfométricas

O desenvolvimento da região cefálica é relevante neste trabalho, uma vez que foi considerado o desenvolvimento do sistema sensorial nessa região, assim como a formação do intestino cefálico (cavidade bucofaringiana) e do sistema respiratório, além disso, o sistema nervoso central (SNC) acompanha esse desenvolvimento. Assim sendo foram calculadas as seguintes relações:

CC/CP: Comprimento da cabeça (CC) em função do comprimento padrão (CP) (Nakatani *et al.*, 2001),

DO/CP: Diâmetro do olho (DO) em função do comprimento padrão (CP) (Nakatani *et al.*, 2001),

DO/CC: Diâmetro do olho (DO) em função do comprimento da cabeça (CC) (Ricker, 1968),

CF/CC: Comprimento do focinho (CF) em função do comprimento da cabeça (CC) (Ricker, 1968).

Além disso, outras relações corporais que demonstram o desenvolvimento da larva também foram determinadas, em função das horas de desenvolvimento após eclosão (h) e do comprimento-padrão (CP).

Como o tamanho de muitas espécies de peixes depende da idade, ênfase foi dada à proporção entre os comprimentos.

Os dados obtidos foram submetidos à análise de regressão.

3.2.5. Análise do comportamento das larvas

Para descrever o comportamento das larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), a cada 12 horas, um lote de larvas foi transferido das incubadoras para três cubas de vidro de dois litros, em que foram realizadas as observações, durante pelo menos 15 minutos. Após as observações, as larvas foram devolvidas para as incubadoras.

Os eventos considerados relevantes para o comportamento natatório das larvas foram:

- (1) repouso: - posição (lateral / vertical / oblíqua);
 - localização (superfície / meio da coluna / fundo);
 - isoladas / agrupadas
- (2) movimento retilíneo: - ativo ascendente (vertical / oblíquo);
 - atinge ou não a superfície;
 - frequência de subida (rara / constante);
 - ativo / passivo descendente (vertical / oblíquo);
 - atinge ou não o fundo;

- percurso (retilíneo / sinuoso);
- velocidade (lenta / intermediária / rápida);
- posição do corpo (horiz. / vert. / cabeça para baixo);

(3) movimento circular: - esquerda / direita;

(4) natação: - contínua ou não

- sincronizada ou não

- dispersas ou agrupadas.

Para análise do comportamento alimentar foram considerados: o momento do início da alimentação exógena e do comportamento agressivo, o canibalismo e a predação entre as larvas.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Parâmetros físico-químicos da água das incubadoras

Os parâmetros físico-químicos da água das incubadoras mantiveram-se em níveis aceitáveis para espécies tropicais (Boyd, 1982) e seus valores médios foram $26,18 \pm 0,40$ °C, pH $6,62 \pm 0,17$, $6,42 \pm 0,17$ mg/l de O₂, 0,05 mS/cm, 0,00% de salinidade.

4.2. Morfologia aparente das larvas de piracanjuba

As larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*) recém-eclodidas às 18 horas após a desova (zero hora), medindo $3,62 \pm 0,17$ mm de comprimento-padrão (CP) (Figura 5A), apresentaram o corpo alongado e transparente. A nadadeira embrionária hialina estava estruturada, e em alguns exemplares, foi possível identificar 22 miômeros totais. A boca e o ânus estavam fechados e a vesícula óptica distinta em alguns exemplares, embora ainda não estivesse pigmentada. O saco vitelino era

elíptico e apresentava um prolongamento caudal ou apêndice tubular, que envolveu uma massa de vitelo, de grande volume.

Segundo Pavlov (1999), o grau de desenvolvimento morfológico no início do período larval pode ser muito diferente em várias espécies de peixes. Ao mesmo tempo, estados morfológicos semelhantes, em peixes de diferentes grupos ecológicos, podem ser determinados e usados para comparações inter e intra-específicas.

Nakatani *et al.* (2001), por sua vez, relataram que as larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*) eclodem 14 horas após a fecundação, com olhos pouco pigmentados e saco vitelino relativamente grande. Não apresentam pigmentação aparente no corpo, cabeça é pequena e o corpo moderado, e o olho é grande. Já Romagosa *et al.* (2001) observaram que as larvas de matrinxã (*Brycon cephalus*) recém eclodidas apresentavam o corpo levemente pigmentado, olhos bem evidentes, esboços do tubo digestivo e os primeiros movimentos natatórios.

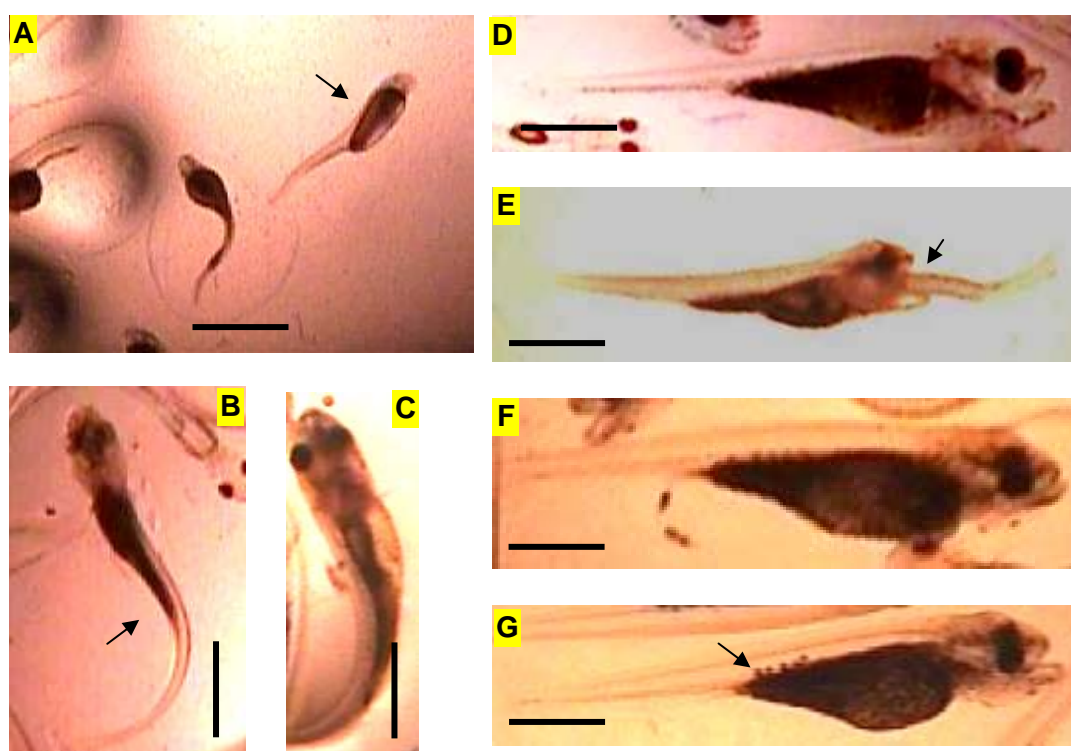


Figura 5. Larvas de piracanjuba *Brycon orbignyanus* 1. A – Recém-eclodidas (seta) (zero hora); B – 26 horas após eclosão (seta: movimento corporal); C e D – 38 horas após eclosão; E – 28 horas após eclosão (seta: canibalismo); F (seta: fezes) e G (seta: pigmentação corporal) – 32 horas após eclosão. Barras: A = 2 mm; B = 1,4 mm; C e D = 1,25 mm; E = 1,5 mm; F e G = 1,1 mm.

Nascimento e Lima (2000) verificaram a presença de saco vitelino elíptico com apêndice tubular nas larvas recém-eclodidas de pacu (*Piaractus mesopotamicus*), piavuçu (*Leporinus macrocephalus*), curimatá (*Prochilodus lineatus*), cachara (*Pseudoplatystoma sp.*), dourado (*Salminus maxillosus*), principais espécies utilizadas para pesca no Pantanal.

Após uma hora da eclosão, nas larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), em estudo, com $3,85 \pm 0,20$ mm de CP, a notocorda e a vesícula óptica estavam mais diferenciadas e evidentes. O tubo digestivo era visível, sendo longo e reto, curvando-se em direção ventral na região caudal, porém fechado nas duas extremidades. Uma incisura surgiu definindo a formação da fenda bucal, ventralmente na região cefálica, próxima ao saco vitelino. O número de miômeros totais variou de 26 a 27. Às duas horas após eclosão (CP = $4,00 \pm 0,11$ mm), os olhos das larvas tornaram-se evidentes com a pigmentação surgindo nas suas extremidades. O tubo digestivo evidenciou-se e curvou-se na região posterior, embora ainda se confunda como um prolongamento do saco vitelino. A incisura bucal estava nítida na posição ventral da região cefálica. Nas larvas com quatro horas após eclosão, $4,34 \pm 0,06$ mm de CP e 35 miômeros totais, a notocorda estava bem desenvolvida. A incisura bucal apresentava-se mais nítida e estruturada. O aumento da pigmentação dos olhos tornou nítida a vesícula óptica, mas foi mais bem evidenciada nas horas seguintes, sendo que às seis horas após eclosão (CP = $4,47 \pm 0,12$ mm), observou-se o início da pigmentação corporal na região crânio-dorsal do vitelo.

A despigmentação de larvas recém eclodidas, também verificada em outras espécies (Santos, 1992; Maciel Jr., 1996; Santos e Godinho, 1996; Maciel, 1997; Carvalho, 2001; Costa, 2003), é considerada uma estratégia para o escape da predação no período mais vulnerável de sua vida (Bone *et al.*, 1995).

Nas larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), com sete horas após a eclosão, $4,51 \pm 0,17$ mm de CP e 39 miômeros totais, em vista ventral, a cavidade bucal em formação era ampla, embora a boca ainda estivesse fechada. Além da pigmentação já descrita, essas larvas mostraram-se pigmentadas ao longo do tubo

digestivo e no centro dos olhos. A boca das larvas abriu entre oito e nove horas após a eclosão. Nas larvas com 10 horas após a eclosão, medindo $4,79 \pm 0,13$ mm de CP, verificou-se, como mudanças mais marcantes, o início da formação da nadadeira peitoral, acima do saco vitelino, e uma pequena redução da nadadeira embrionária nas regiões dorsal e próximo da região anal, sendo possível distinguir 29 miômeros pré-anais e 19 pós-anais. Os arcos branquiais foram visíveis em estruturação, o que indica o início da formação da câmara branquial da faringe.

Segundo Pinder e Gozlan (2004), a abertura da boca acontece concomitantemente com a capacidade do indivíduo nadar até a superfície e começar a tragar o ar para inflar a bexiga gasosa, o que foi observado com as larvas de piracanjuba, em estudo.

Nas horas seguintes, a pigmentação aumentou nos olhos e no flanco ao longo do tubo digestivo indo além da região anal, sendo possível verificar cromatóforos dendríticos na região ventral da larva. Às 13 horas após a eclosão, medindo $4,98 \pm 0,16$ mm de CP, as narinas estavam visíveis e abertas, os arcos branquiais em formação estavam melhor estruturados que nas fases anteriores e o número de miômeros pré e pós-anais permaneceu inalterado. A pigmentação corporal surgiu na região crânio-dorsal do saco vitelino e era intensa na região gular. A região anal estava delimitada. Nas larvas, em estudo, com 14 horas após eclosão verificou-se o início da migração da boca para a posição terminal. A pigmentação corporal continuou aumentando na região crânio-dorsal e ventral do saco vitelino, sendo mais intensa na região caudal dessa estrutura. Observou-se redução no saco vitelino. Com 16 horas após eclosão, medindo $5,51 \pm 0,13$ mm de CP, os olhos estavam mais pigmentados, sendo visíveis a olho nu. A boca ocupou a posição semi-ventral e continuava migrando. Os lábios apresentaram-se mais espessos e verificou-se a presença de germes dentários orais, na maxila superior. A pigmentação corporal aumentou mais na região ventral após o saco vitelino e na região caudal da larva. Posteriormente ao saco vitelino, por transparência, verificou-se nitidamente uma dilatação do tubo digestivo. As nadadeiras peitorais estavam mais visíveis e livres (abertas). A região anal estava

evidente e, provavelmente, o ânus já estava aberto. Os arcos branquiais estavam bem visíveis abaixo do opérculo, que nas larvas com essa idade já se encontrava em formação, despigmentado e cobrindo parcialmente os arcos branquiais. Esse evento indica o início da formação da câmara opercular da faringe. As larvas, nesta hora, tinham 50 miômeros, sendo 30 pré-anais e 20 pós-anais.

Nas larvas de piracanjuba, às 17 horas após eclosão, medindo $5,54 \pm 0,16$ mm de CP, observou-se um aumento acentuado da pigmentação corporal na região cefálica e no saco vitelino. A boca continuava migrando ocupando a posição quase definitiva, e observaram-se papilas labiais desenvolvidas. Às 20 horas observou-se, a olho nu, além dos olhos, a pigmentação corporal no flanco ao longo do tubo digestivo e o final da migração da boca, que ocupou a posição terminal, característica da espécie, sendo a fenda bucal ampla. Os arcos branquiais estavam visíveis na região opercular, ainda sem os filamentos branquiais. Na hora seguinte, 21 horas após eclosão, a pigmentação surgiu no lábio superior e aumentou na região dorsal da cabeça. Nos exemplares com 22 horas, verificou-se a presença de dentes orais caninos fortes e desenvolvidos nas maxilas superior e inferior e olhos formados e pigmentados.

Conforme Souza (1999), o aparecimento dos denticulos orais capacita o animal para uma apreensão mais eficiente do alimento.

Nas larvas, em estudo, às 23 horas após eclosão, com $6,10 \pm 0,09$ mm de CP, o número total de miômeros não variou (50 totais, sendo 30 + 20) e o lábio inferior estava mais proeminente que o superior. Na hora seguinte, completando o 1º dia (24 horas após eclosão), medindo $6,14 \pm 0,12$ mm de CP, a pigmentação dorsal aumentou acentuadamente. Nesse momento, verificou-se o início da estruturação dos filamentos branquiais, que eram delgados e curtos.

O desenvolvimento da estrutura branquial é importante para capacitação do animal à natação, visto que a troca gasosa se torna mais efetiva em comparação à respiração cutânea no início da vida larval (Bone *et al.*, 1995).

Entre 26 e 27 horas após eclosão (Figura 5B), os exemplares apresentaram um comportamento agressivo entre si. Às 27 horas após eclosão, nos exemplares com $6,28 \pm 0,15$ mm de CP e 52 miômeros (30 + 22), o saco vitelino apresentou-se bastante reduzido e coberto por pigmentos, as nadadeiras peitorais estavam mais estruturadas, as narinas posicionavam na região frontal da cabeça, onde a pigmentação aumentou o que também foi verificado no flanco ao longo do tubo digestivo. Nas larvas, com 28 horas após eclosão, foi verificado o canibalismo em grande número dos exemplares (Figura 5E). Em alguns casos, as presas, uma ou mais, foram mantidas, prensadas na cavidade bucal por algum tempo, o que sugere a funcionalidade dos dentes orais. Na hora seguinte, em exemplares fixados com a boca aberta, medindo $6,4 \pm 0,11$ mm de CP e com 53 miômeros totais, verificou-se a língua pigmentada e, além do canibalismo, a predação das larvas de curimba (*Prochilodus lineatus*), além da redução acentuada do saco vitelino. A partir desse momento, com o aumento da pigmentação corporal e início da alimentação, tornou-se difícil visualizar e delimitar algumas estruturas, como o saco vitelino e o tubo digestivo.

Para Gisbert *et al.* (2002), o desenvolvimento de estruturas de alimentação, como uma mandíbula funcional, é determinante para a captura da presa, o que proporciona o crescimento larval e suas chances de sobrevivência.

De acordo com Gonzalez e Lucero (2002), o tamanho da boca determina a quantidade e o tipo de presas consumidas pelas larvas no seu ambiente natural e sob condições controladas de laboratório, entretanto, não é o único fator limitante para a captura de presas, também se devem incluir outras características morfológicas associadas ao aparelho mandibular, como a presença de uma faringe suctória. Neste sentido, as larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), em estudo, nesta etapa de desenvolvimento, apresentaram um conjunto de características morfológicas que as tornaram predadoras ativas, como a presença de olhos pigmentados, dentes orais desenvolvidos, tamanho da boca e tubo digestivo em desenvolvimento, além da capacidade natatória que favoreceu as capturas das presas.

Balon (1986) relatou que o desenvolvimento das estruturas corporais das larvas de peixes, juntamente com o início da alimentação exógena, são eventos importantes que garantem a sobrevivência das larvas.

Na amostra coletada, às 32 horas após eclosão, apenas um exemplar de piracanjuba encontrava-se com o tubo digestivo vazio e verificou-se uma redução da nadadeira embrionária (Figuras 5F e G). Neste momento também foi observada a evacuação em alguns exemplares (Figura 5F) e o canibalismo continuava intenso (Figuras 10A, B e C). Na hora seguinte, medindo $6,86 \pm 0,15$ mm de CP, todos os exemplares amostrados encontravam-se com o tubo digestivo em repleção, ou seja, alimentados, sendo possível visualizar a presa dentro do tubo digestivo, principalmente, os seus olhos. Nas larvas com 38 horas, medindo $7,48 \pm 0,23$ mm de CP e 59 miômeros totais (30 + 29), verificou-se o início da pigmentação na nadadeira peitoral e o opérculo, ainda transparente, cobria totalmente os arcos branquiais (Figuras 5C e D) e o canibalismo continuou. Às 42 horas após eclosão, as larvas apresentavam um espessamento da nadadeira embrionária na região dorsal, sendo o início da formação da nadadeira dorsal. As narinas, do tipo simples, estavam pigmentadas. Nos exemplares com 45 horas, medindo $7,89 \pm 0,27$ mm de CP, foi possível observar, ainda por transparência, um estreitamento na porção caudal do tubo digestivo que delimitou os intestinos médio e posterior. A partir deste momento, não foi mais possível quantificar os miômeros, em razão da parede corpórea ter se tornado menos transparente.

Nas larvas, às 48 horas após eclosão, verificou-se uma maior redução da nadadeira embrionária na região dorsal, evidenciando a formação da nadadeira dorsal. Em um exemplar com o estômago vazio (AC = 0,89 mm), não-alimentado, não mais se distinguia o saco vitelino. Às 50 horas após eclosão, nos exemplares com $8,02 \pm 0,06$ mm de CP (Figura 6A), foi possível visualizar variações regulares do diâmetro ao longo da região posterior do intestino médio, o que pode indicar a formação de pregas mucosas circulares. O estreitamento entre os intestinos médio e posterior tornou-se ainda mais nítido. A bexiga gasosa estava inflada e apresentava-se como uma

estrutura refringente (Figura 6A). Nas larvas, com 56 horas após eclosão (CP = $8,05 \pm 0,50$ mm), verificou-se a pigmentação na região dorsal do corpo com alguns cromatóforos dispersos. Em alguns exemplares, os cromatóforos formaram uma linha ao longo do flanco, na posição da futura linha lateral. Embora o opérculo tenha coberto ainda mais os arco branquiais, este era mole e transparente, o que faz com que os arcos branquiais continuem visíveis. Às 58 horas após eclosão, nos exemplares com $8,09 \pm 0,9$ mm de CP (Figura 6B), a notocorda flexionou-se e, conseqüentemente, iniciava a formação da nadadeira caudal, com o aparecimento dos hipurais e os primeiros raios dessa nadadeira. O desenvolvimento dessas estruturas é fundamental, pois proporciona maior eficiência da natação e na captura de presas (Blaxter, 1988).

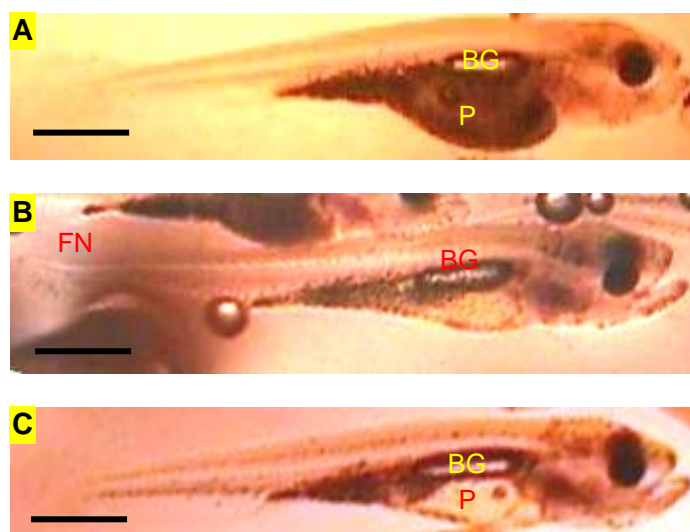


Figura 6. Larvas de piracanjuba *Brycon orbignyanus* 2. A – 50 horas após eclosão; B – 58 horas após eclosão; C – 64 horas após eclosão. BG – bexiga gasosa; FN – flexão da notocorda; P – presa. Barras: A e B = 1,10 mm; C = 1,14 mm.

Às 64 horas após eclosão, as larvas mediam $8,47 \pm 0,37$ mm de CP, as pregas mucosas intestinais e a bexiga gasosa estavam ainda mais evidentes (Figuras 6C e 10E). Às 66 horas, nas larvas com $8,54 \pm 0,2$ mm de CP, a nadadeira dorsal estava delimitada, estando seus raios em formação, sendo possível quantificar quatro raios. Verificou-se um espessamento e uma redução da nadadeira embrionária na região em que se formaria a nadadeira anal. O opérculo tinha a margem posterior

delimitada por pigmentos e cobria totalmente os arcos branquiais, estando estes ainda visíveis por transparência. As nadadeiras pélvicas estavam formadas. Nos exemplares com 72 horas após eclosão (CP = $9,13 \pm 0,18$ mm), a bexiga gasosa estava mais visível e refringente. Os filamentos branquiais, já com lamelas brânquias, podiam ser visualizados em desenvolvimento. As nadadeiras anal, pélvicas e dorsal encontravam-se em formação, sendo que a nadadeira dorsal apresentava ainda quatro raios.

Segundo Micale *et al.* (2006), depois do momento da troca da alimentação endógena para exógena, comprovada por alta mortalidade, a hiperplasia da bexiga gasosa é a segunda fase crítica do crescimento das larvas. Esta hiperplasia pode ser designada por estressores ambientais ou nutricionais.

No 4º dia, às 96 horas após eclosão, as larvas mediam $9,67 \pm 0,26$ mm de CP e 10 raios da nadadeira dorsal estavam formados. A notocorda já flexionada continuava visível por transparência. A pigmentação formava uma linha ao longo do flanco e era dispersa na nadadeira caudal. Nos exemplares com 124 horas após eclosão, no 5º dia, medindo $10,33 \pm 0,33$ mm de CP, surgiram os raios da nadadeira anal. O contorno dos lábios estava pigmentado e o opérculo ainda estava pouco pigmentado.

Andrade-Talmelli *et al.* (2001) relataram que, nas larvas de piabanha (*Brycon insignis*), com cinco dias de vida, todas as nadadeiras estavam formadas e os exemplares assemelhavam-se aos adultos, o que não foi verificado nas larvas de piracanjuba (*B. orbignyanus*), em estudo, nesta fase.

No 6º dia ou às 148 horas após eclosão, nas larvas de piracanjuba, em estudo, com $11,11 \pm 0,33$ mm de CP, verificou-se um aumento acentuado da pigmentação em todo o corpo e a nadadeira anal estruturada com os raios formados. Nos exemplares com 7 dias, ou 172 horas após eclosão, com $11,94 \pm 0,8$ mm de CP, a pigmentação apresentava-se mais intensa na região cefálica e contornava cada um dos miômeros, entretanto, a pigmentação geral era pouco desenvolvida. A nadadeira embrionária estava quase totalmente absorvida, a caudal em bifurcação, e um leve

estreitamento iniciava a formação do pedúnculo caudal. Nesta fase as larvas não apresentaram as características morfológicas de alevinos, dessa espécie.

A pigmentação escassa em larvas pode estar associada às suas características comportamentais, pois, segundo Galuch *et al.* (2003), larvas com comportamento pelágico são geralmente pouco pigmentadas, podendo apresentar mudanças no padrão de pigmentação quando passam a explorar outras regiões.

O desenvolvimento dos raios das nadadeiras das larvas de piracanjuba, em estudo, apresentou um padrão semelhante ao de outros Characiformes, iniciando-se pela caudal, seguido pela dorsal, anal, pélvicas e peitorais. Seqüência semelhante foi observada em cascudinha (*Psectrogaster amazônica*) e branquinha cabeça lisa (*Potamorhina altamazonica*) por Nascimento e Araújo-Lima (1993), peixe canivete (*Apareiodon affinis*) por Bialetzki *et al.* (1998), piau-três-pintas (*Leporinus friderici*) por Sanches *et al.* (2001) e pequirá (*Bryconamericus atramineus*) por Galuch *et al.* (2003).

Para Dasilao Jr. *et al.* (2002), uma nadadeira caudal heterocerca confere um grau de auto estabilidade para larvas, em particular, durante a natação. Esses mesmos autores relataram que, durante a ontogenia, várias mudanças morfológicas melhoram a propulsão caudal, como a região caudal que ficou relativamente mais longa e mais delgada e, desta forma mais funcional e ágil.

4.3. Morfometria das larvas de piracanjuba

Os dados relativos às análises morfométricas e merísticas das larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), em função das horas após eclosão e do comprimento padrão (CP), estão demonstradas nas Figuras 7 e 8, respectivamente.

A análise de regressão indicou, por meio dos coeficientes de determinação (r^2) e do comportamento dos dados registrados, que o melhor ajuste para as curvas foi o linear.

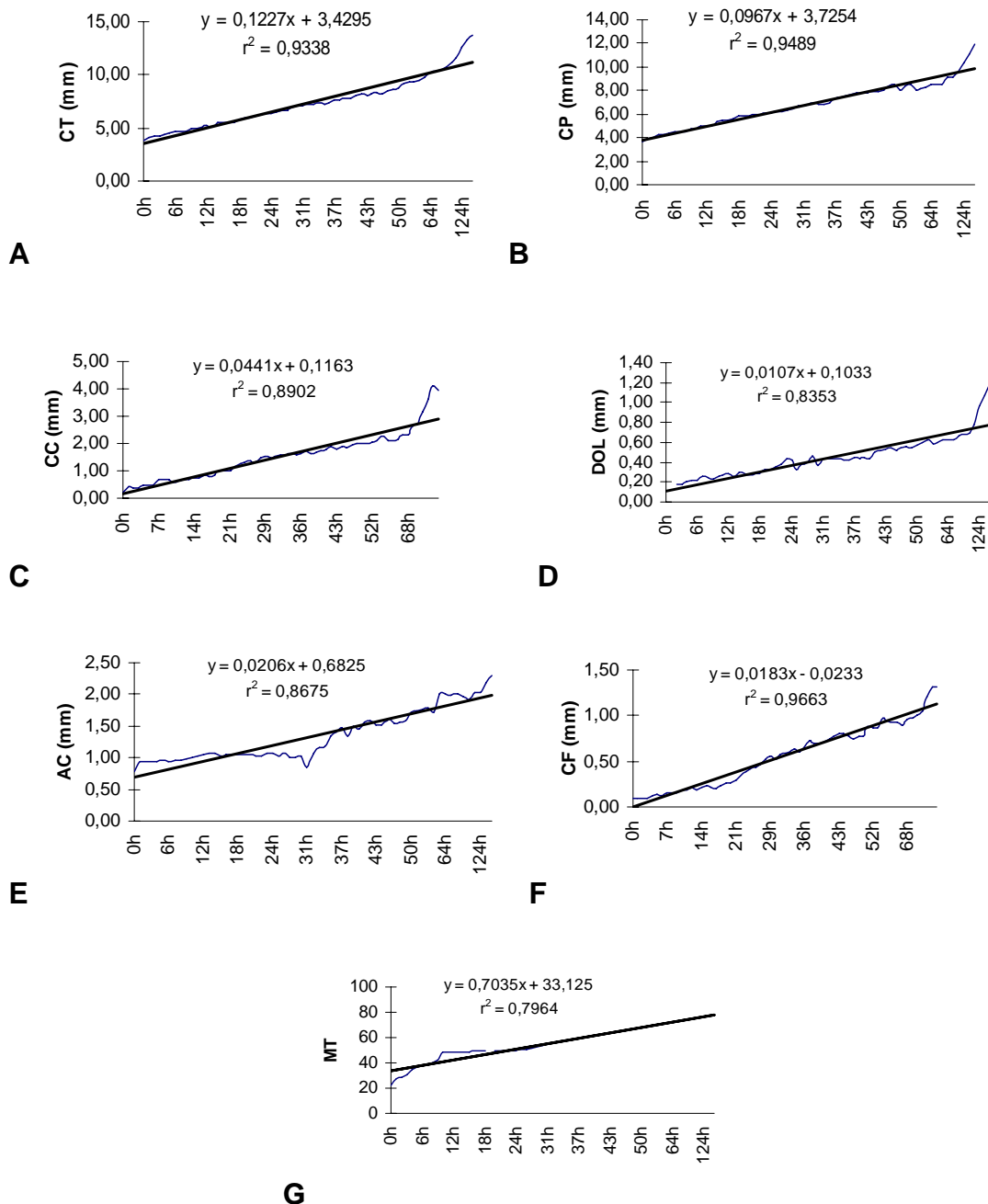


Figura 7. Características morfométricas e merísticas das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyanus* em função das horas após eclosão. A) Comprimento total (CT); B) Comprimento-padrão (CP); C) Comprimento da cabeça (CC); D) Diâmetro do olho (DOL); E) Altura do corpo (AC); F) Comprimento do focinho (CF) e G) Número de miômeros totais (MT).

De maneira geral, as curvas apresentaram o mesmo padrão de comportamento, para todas as características avaliadas, ou seja, foi verificado um desenvolvimento precoce dessas características que determinou alometria negativa, variando as respectivas inclinações. Portanto, as larvas de piracanjuba (*Brycon*

orbignyanus), em estudo, possuem desenvolvimento precoce das estruturas analisadas, que são relevantes a sua sobrevivência, uma vez que facilitam a natação, a captura do alimento exógeno e a visualização da presa e do predador, num tempo curto. Esse fato não tem sido observado em algumas espécies, como em bogue (*Boops boops*) e sargo safia (*Diplodus vulgaris*) (Costa *et al.*, 2005), em que o desenvolvimento tardio de estruturas (alometria positiva), como os olhos, a cabeça e as nadadeiras, tornam essas espécies mais vulneráveis.

As características analisadas em função do comprimento padrão (Figura 8) apresentaram alometria negativa e revelaram significativa metamorfose das larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), de zero a 172 horas após eclosão.

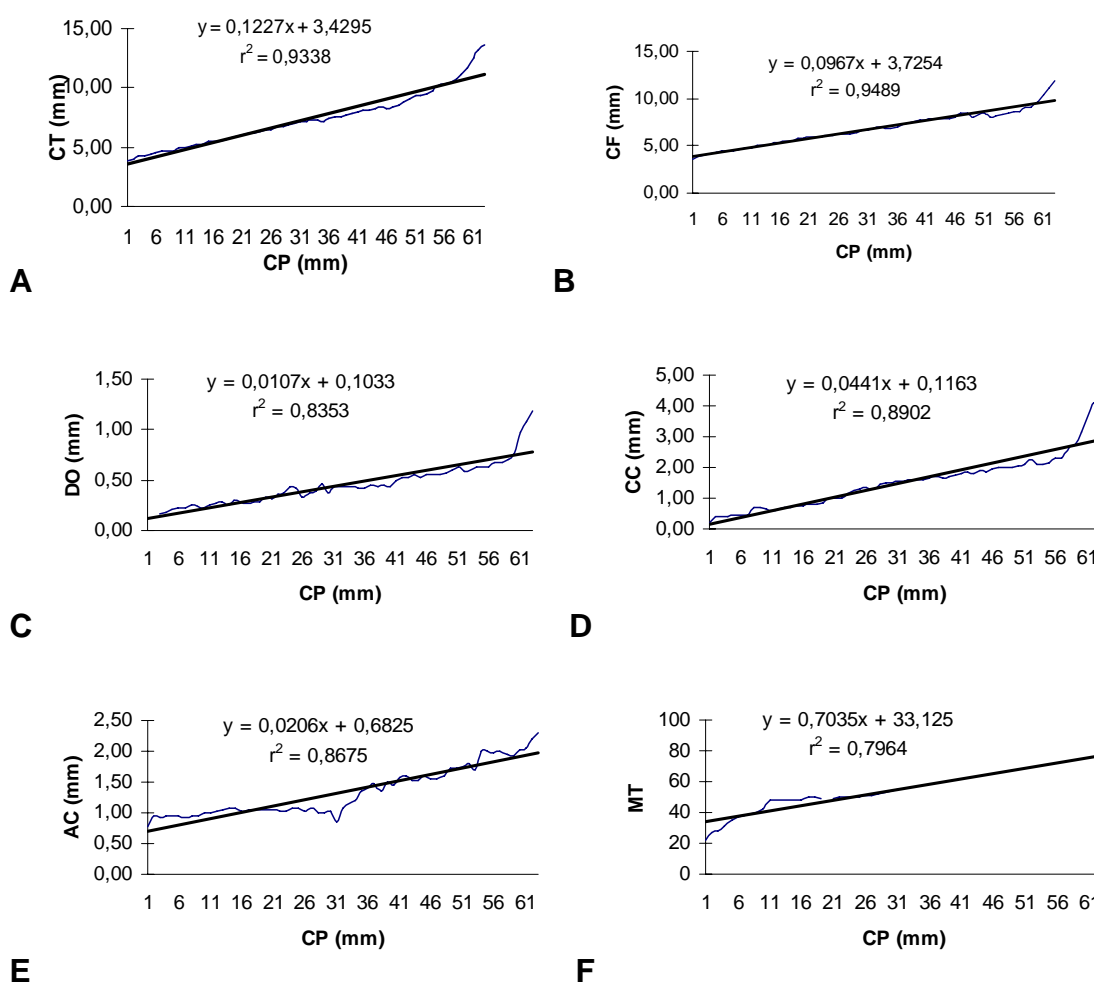


Figura 8. Características morfométricas e merísticas das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyanus* em função do comprimento-padrão (CP). A) Comprimento total (CT); B) Comprimento da cabeça (CC); C) Diâmetro do olho (DO); D) Comprimento do focinho (CF); E) Altura do corpo (AC) e F) Número de miômeros totais (MT).

As relações que evidenciam o desenvolvimento da região cefálica das larvas de piracanjuba estão apresentadas nas figuras 8B-C e 9A-B.

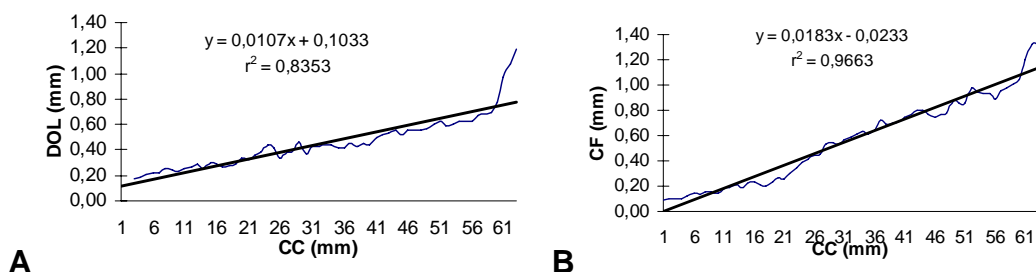


Figura 9. Características morfométricas das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyanus* em função do comprimento da cabeça (CC). A) Diâmetro do olho (DOL); B) Comprimento do focinho (CF).

Durante o desenvolvimento inicial, as análises das relações corporais das larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), em função do comprimento da cabeça, revelaram que, de acordo com a metodologia de Nakatani *et al.* (2001), o diâmetro do olho passou de grande da eclosão até 26 horas após a eclosão (33,33 % a 46,66 %) para moderado de 27 a 172 horas após a eclosão (24,52 % a 30,20 %) (Figura 9A). O comprimento do focinho apresentou variações marcantes durante o desenvolvimento ontogênico (Figura 9B). Ele variou de 23,53 % a 43,56 % do comprimento da cabeça.

As análises da relação do comprimento da cabeça em função do comprimento-padrão das larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*) revelaram que, de acordo com a metodologia de Nakatani *et al.* (2001), o comprimento da cabeça passou de pequena da eclosão até 22 horas após eclosão (5,8 % a 20 %) a moderada de 23 até 72 horas após eclosão (20,49 % a 32,47%), sendo que nas duas últimas amostragens, em larvas com 148 e 172 horas após a eclosão, a cabeça foi considerada grande (35,14 % e 35,99 %) (Figura 8B).

A respeito das análises morfométricas relacionadas à cabeça, Wilhelm (1984) que estudou as diferenças no crescimento da cabeça de três espécies de ciclídeos do gênero *Haplochromis*, sugeriu que cada estrutura, ao longo da ontogenia, exerce um

efeito diferente na posição e no tamanho de outra estrutura. Bialetzki *et al.* (2001) relataram que em surumanha (*Auchenipterus osteomystax*), as variáveis apresentaram crescimento desigual entre as partes. Entretanto, Galuch *et al.* (2003) verificaram que as larvas de pequirá (*Bryconamericus stramineus*) apresentaram um aumento expressivo no comprimento do focinho e na altura e comprimento da cabeça durante o desenvolvimento. Essas modificações provavelmente devem-se à formação da parte cerebral nas larvas e a expansão da câmara opercular e formação do aparelho branquial, que são resultantes da respiração branquial (Fuiman *et al.*, 1983).

Segundo Gisbert *et al.* (1999), a alometria positiva da cabeça para funções de alimentação, estruturas sensoriais e respiratórias, reduz gastos energéticos, com a natação constante e reações de fuga de predador, e confirma a hipótese de que padrões de crescimento nas fases iniciais de desenvolvimento partem de necessidades específicas. Nas larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), em estudo, a alometria negativa da cabeça, confirma o desenvolvimento precoce das estruturas relacionadas com os sistemas nervoso central, sensorial e respiratório e com o aparelho digestório (intestino cefálico), cujo desenvolvimento é importante para a percepção do ambiente, locomoção, respiração e alimentação, o que leva ao aumento de gasto energético para atender suas demandas.

Cabe ressaltar, entretanto, que, segundo Gomiero (2005), nenhum método matemático descreve, por si só, ou em combinação com outros, a forma completa de desenvolvimento, em razão do dinamismo da diferenciação de órgãos e sistemas nas fases iniciais.

4.4. Comportamento das larvas de piracanjuba

4.4.1. Comportamento natatório

Após a eclosão, as larvas, com $3,62 \pm 0,17$ mm de CP, permaneceram a maior parte do tempo, dispersas, em decúbito lateral e em repouso no fundo da cuba.

Após alguns minutos, realizavam movimentos verticais ascendentes, sem atingir a superfície da água e desciam passivamente até o fundo com a cabeça voltada para baixo, em movimentos retilíneos.

Estas observações estão de acordo com as de Santos (1992), Santos e Godinho (1994, 1996, 2002), Costa (2003) e Godinho *et al.* (2003) para outras espécies. Entretanto, segundo Woynarovich e Horvath (1989), o comportamento de larvas recém eclodidas pode diferir entre as espécies, pois algumas nadam verticalmente em direção à superfície da água e depois descem ao fundo, enquanto outras se movem ocasional ou continuamente. Sato *et al.* (1988), por sua vez, não observaram movimentos verticais em larvas recém eclodidas de cascudo-preto (*Rhinelepis aspera*).

Godinho *et al.* (2003) relataram que, as larvas de dourado (*Salminus brasiliensis*), piau-verdadeiro (*Leporinus obtusidens*), curimatá-pioa (*Prochilodus costatus*) e curimatá-pacu (*Prochilodus argenteus*), imediatamente após a eclosão, permaneceram a maior parte do tempo de observação em decúbito lateral. Eles relataram que, possivelmente, esse comportamento se deva ao peso do saco vitelino e à ausência de nadadeiras e da bexiga gasosa. Comportamento similar foi relatado por Baras (1999), nas larvas de dourada (*Brycon moorei*), que se localizavam na porção inferior do tanque e aproveitavam o fluxo de água para obter maior impulsão.

Segundo Pinder e Gozlan (2004), as larvas recém eclodidas de sunbleak (*Leucaspis delineatus*) exibiram variados graus da capacidade de natação. As larvas que eclodiram mais cedo só puderam executar picos súbitos de atividade e pareciam poder nadar apenas até alguns centímetros do fundo, antes de afundar novamente. Porém, as que eclodiram posteriormente puderam executar natação mais contínua e logo nadaram até a superfície.

As larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), em estudo, apresentaram desenvolvimento relativamente rápido quando comparado com o de outras espécies descritas na literatura. Às duas horas após eclosão, a frequência dos seus movimentos verticais ascendentes aumentou ativamente atingindo a superfície, o que

se tornou constante a partir desse momento. Elas estavam dispersas por toda a cuba e apresentaram movimentos horizontais ondulados e circulares para a esquerda até 14 horas após eclosão; depois desse período, os movimentos se tornaram mais ativos, retilíneos e rápidos.

Blaxter (1986) relatou que, logo após a eclosão das larvas de Teleostei, o sistema simples de segmentação (miômero) torna-se mais complexo e o músculo vermelho concentra-se na posição mediana do flanco. O desenvolvimento das nadadeiras dorsal e caudal pode estar relacionado ao regime hidrodinâmico no qual a larva se move. A atividade espontânea, bem como, a atividade por causa da alimentação, a migração vertical e o alcance do fundo intensificam-se com a idade da larva.

Saccol-Pereira *et al.* (2003) afirmaram que as larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*) apresentaram uma localização preferencial na lâmina d'água, no interior do tanque, e que o formato do tanque pode influenciar nessa preferência na localização, proporcionando maior ou menor contato entre as larvas.

Às 26 horas após eclosão, as larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), em estudo, passaram a nadar no sentido horizontal retilíneo e foi observado (Figura 5B), pela primeira vez, o comportamento agressivo entre as larvas. Elas apresentaram um comportamento tipo "mordiscar", como definido por Sakakura e Tsukamoto (2002), em que um peixe atacava e mordia vorazmente a cauda e o corpo de outro peixe. Porém, o canibalismo e a predação, comportamentos comuns nesta fase de desenvolvimento, definidos como quando um peixe atacava e ingeria outro da mesma espécie ou não, respectivamente, foram verificados nas larvas às 28 horas após eclosão. Para tanto, o saco vitelino estava mais reduzido, a boca aberta ocupava a posição terminal, os dentes orais estavam formados e as nadadeiras em desenvolvimento, como mencionado anteriormente.

Machinandiarena *et al.* (2003) relataram que larvas recém eclodidas têm pouca mobilidade e permanecem obliquamente na superfície ou na coluna d'água, com a cabeça para baixo, e ao início da alimentação exógena, a mobilidade aumenta

e elas moviam-se na superfície e no meio da coluna d'água, principalmente para capturar alimento vivo.

Ao começo da vida larval, Diaz *et al.* (2003) relataram que a capacidade natatória é limitada e que o sea bass (*Dicentrarchus labrax*) só se alimenta com o plâncton do ambiente ao redor, mas se o ambiente for muito agitado e a presa muito rápida, a alimentação é limitada. Por outro lado, a reotaxia positiva da larva promoveu o encontro com a presa; a larva se comportou como um predador oportunista. Os neuromastos superficiais, capazes de detectar movimentos suaves na água na ausência de ruídos, estão envolvidos na reotaxia e devem contribuir para localização da presa.

A abertura da boca e, conseqüentemente, a bexiga gasosa inflada, resultam em uma capacidade natatória mais estabilizada, o que sugere aumento na capacidade natatória e na eficiência de captura de presas (Pinder e Gozlan, 2004).

Beerli *et al.* (2004) relataram que, com o passar do tempo e seu desenvolvimento gradual, as larvas de pacu (*Piaractus mesopotamicus*) aumentaram a freqüência da natação, até que, por volta do sexto dia de vida, elas não mais descansavam no fundo e apresentavam natação contínua. Segundo estes autores, este seria o momento adequado para transferir as larvas para os viveiros escavados.

As larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), em estudo, com 38 horas após eclosão, apresentaram movimentos mais suaves e lentos, pois ainda estavam com o tubo digestivo repleto (Figuras 5C e D). Às 72 horas após a eclosão, essas larvas, que não mais apresentavam o saco vitelino, movimentavam-se sincronizadamente na coluna de água. Segundo Diaz *et al.* (2003) e Pinder e Gozlan (2004), com a idade, as larvas melhoram sua capacidade natatória e a capacidade de captura de alimento aumenta.

As larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), em estudo, começaram a apresentar comportamento gregário ao final do período larval, às 172 horas após eclosão, e grupos de indivíduos formaram pequenos cardumes. Este comportamento

coincidiu com a organogênese do sistema de linha lateral (como verificado em nível histológico e descrito no capítulo 2).

Segundo Vaz *et al.* (2000), a piracanjuba (*Brycon orbignyanus*) exibe comportamento gregário entre os indivíduos, e esse comportamento seria uma forma de se protegerem contra predadores. A mesma observação, no arenque do Atlântico (*Clupea harengus*) e sea bass (*Dicentrarchus labrax*), levou Blaxter *et al.* (1983) e Diaz *et al.* (2003) a sugerirem que neuromastos de canais estavam envolvidos nesta formação de cardume. Kawamura *et al.* (1990) mostraram que cortando os nervos da linha lateral dos adultos de red sea bream (*Pagrus major*) e bluegill (*Lepomis macrochirus*), a distância média entre peixes vizinhos aumentou no cardume, sem alterar o comportamento gregário.

Todavia, o sistema de linha lateral não é o único envolvido neste processo. O desenvolvimento precoce do olho observado em piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), também foi verificado na perca (*Perca fluviatilis*) por Ahlbert (1973) e no sea bass (*Dicentrarchus labrax*) por Mani-Ponset *et al.* (1993). Diaz *et al.* (2003) relataram que grupos de sea bass (*Dicentrarchus labrax*) dispersam-se no escuro, o que evidencia deste modo o papel essencial de visão neste tipo de comportamento.

4.4.2. Comportamento alimentar – Canibalismo e predação

Como descrito anteriormente, as larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), com 26 horas após eclosão, apresentaram, pela primeira vez, comportamento agressivo, com as larvas atacando e abocanhando vorazmente a outra pela cauda, no meio do corpo e até duas a três larvas presas uma à outra pela boca.

Segundo Sakamura e Tsukamoto (2002), o desenvolvimento do sistema nervoso central é essencial para o início do comportamento agressivo em larvas de peixes. Para esses autores, mudanças no comportamento, como ondulações do corpo em W ou J, são possivelmente precursoras do comportamento agressivo.

Este comportamento foi aumentando gradualmente nas larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), em estudo, até que o canibalismo e a predação foram

verificados às 28 horas após eclosão, quando as larvas atacaram e conseguiram ingerir outras (Figura 5E). Uma larva devorava as outras não importando, inclusive, a classe de tamanho, uma vez que não houve diferença de tamanho notável entre as larvas de piracanjuba. Entretanto, como as larvas de curimba (*Prochilodus lineatus*), que foram introduzidas nas incubadoras de piracanjuba, eram menores e menos desenvolvidas que estas, a predação foi facilitada.

O início de comportamento agressivo em solha japonesa (*Paralichthys olivaceus*) aconteceu depois da transição da fase larval para a fase de alevino e aumentou depois disso (Sakakura e Tsukamoto, 2002). As mudanças ontogênicas similares foram verificadas no yellowtail (*Seriola quinqueradiata*) por Sakakura e Tsukamoto (1996).

Às 29 horas após eclosão, as larvas de piracanjuba estavam com o tubo digestivo repleto. Neste momento, o tamanho do saco vitelino ainda era expressivo e o canibalismo foi intenso até aproximadamente 72 horas após eclosão (Figuras 10A-E).

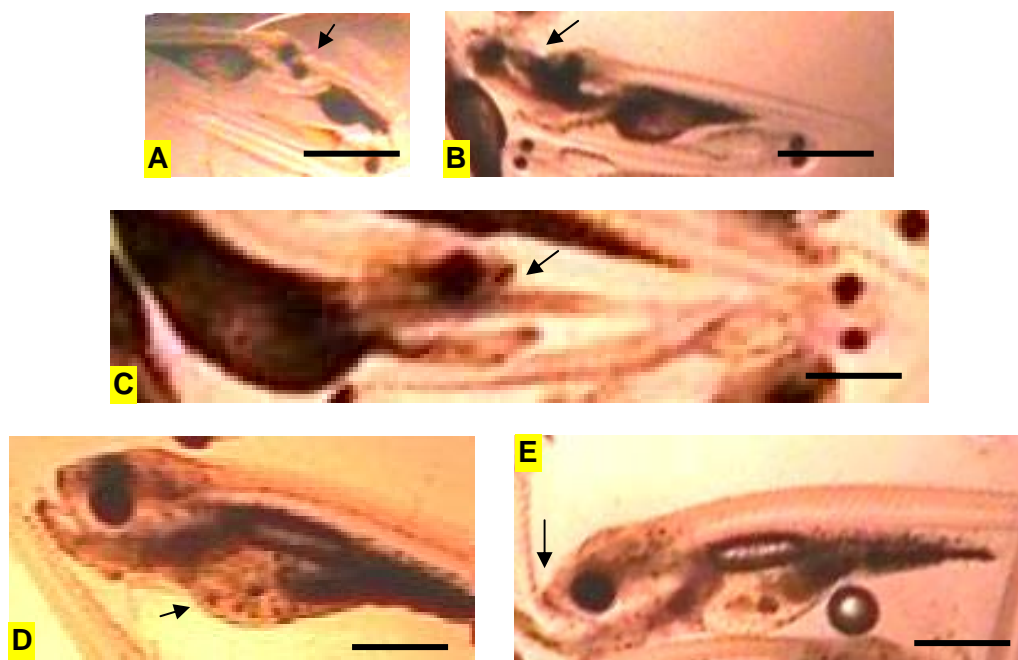


Figura 10. Canibalismo e predação nas larvas de piracanjuba *Brycon orbignyianus* (setas). A, B e C – 32 horas após eclosão; D – 38 horas após eclosão; E – 64 horas após eclosão. Barras: A = 2,70 mm; B = 1,50 mm; C = 0,75 mm; D = 0,85 mm; E = 1,1 mm.

Mendonça (1994) verificou que, após 36 horas de incubação, as larvas de piracanjuba (*B. orbignyanus*) apresentaram-se vorazes, com intensa predação nas incubadoras em que estavam sendo criadas em conjunto com as larvas de pacu (*Piaractus mesopotamicus*). Ele relatou que 70% das larvas de piracanjuba haviam ingerido larvas de pacu, ou de piracanjuba. Na incubadora em que não havia larvas de pacu, elas ingeriram larvas da própria espécie.

Para Reynalte-Tataje *et al.* (2002), o canibalismo pode ser considerado uma característica comum entre os peixes e não se restringe a apenas uma etapa de suas vidas. Porém em algumas espécies, essa característica pode ser mais marcante em determinados estágios. Vários fatores, tais como, espaço limitado, elevada densidade de estocagem, falta de alimento e fotoperíodo, podem influenciar na taxa de canibalismo (Hecht e Piennar, 1993).

5. CONCLUSÕES

- As larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), às 28 horas após eclosão, com $6,35 \pm 0,13$ mm de CP, desenvolveram um conjunto de características morfológicas e comportamentais que as tornaram predadoras ativas e capazes de superar uma das etapas críticas da larvicultura, o início da alimentação exógena: presença de olhos pigmentados, boca terminal e ampla, dentes orais desenvolvidos, tubo digestivo em desenvolvimento, saco vitelino em redução, nadadeiras e bexiga gasosa em estruturação.

- Às 72 horas após eclosão, as larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), medindo $9,13 \pm 0,18$ mm de CP, apresentaram numerosas pregas mucosas intestinais, que aumentam a região de absorção intestinal, filamentos e lamelas branquiais em formação e o opérculo formado, bexiga gasosa inflada, notocorda flexionada, nadadeiras mais desenvolvidas e movimentos mais lentos e sincronizados, o que as tornaram capazes de superar outra fase crítica da larvicultura, que coincide com o momento em que a bexiga gasosa torna-se totalmente inflada.

- As larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), já no final da metamorfose, às 172 horas após eclosão, medindo $11,94 \pm 0,80$ mm de CP, apresentam notocorda

flexionada, nadadeira caudal em bifurcação e nadadeiras dorsal e anal em formação. Entretanto, a pigmentação corporal ainda incompleta as diferencia de larvas de outras espécies de Characiformes.

- O desenvolvimento precoce (alometria negativa) apresentado pelas larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), de zero a 172 horas após eclosão (entre 3,62 e 11,94 mm de CP), relacionadas com alimentação, respiração e locomoção, em conjunto, favorecem a sobrevivência.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AHLBERT, I.B. 1973. Ontogeny of double cones in the retina of perca fry (*Perca fluviatilis*, Teleostei). *Acta Zoológica*, 54:241-254.
- AMUNDSEN, P.A., SVENNING, M.A., SIIKAVUOPIO, S. 1999. An experimental comparison of cannibalistic responses in different Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.)) stocks. *Ecology of Freshwater Fish*, 8:43-48.
- ANDRADE-TALMELLI, E.F., KAVAMOTO, E.T., ROMAGOSA, E., FENERICH-VERANI, N. 2001. Embryonic and larval development of the 'piabanha', *Brycon insignis*, Steidachner, 1876 (Pisces, Characidae). *Boletim do Instituto de Pesca*, 27(1):21-28.
- ARAGÃO, L.P. *Desenvolvimento embrionário e larval, alimentação e reprodução do aruanã, Osteoglossum bicirrhosum Vandelli 1829, do lago Janauaca (Osteichthyes, Osteoglossiformes)*. Manaus, AM: INPA, 1981. 93p. (Dissertação Mestrado) - Instituto Nacional de Pesquisa Amazônica, 1981.
- ARAÚJO-LIMA, C.A.R.M. 1991. A larva da branquinha comum, *Potamorhina latior* (Curimatidae, Pisces) da Amazônia Central. *Revista Brasileira de Biologia*, 51(1):45-56.
- ARAÚJO-LIMA, C.A.R.M., KIROVSKY, A.L., MARCA, A.G. 1993. As larvas dos pacus, *Mylossoma* spp (Teleostei; Characidae) da Amazônia Central. *Revista Brasileira de Biologia*, 53(3):591-600.
- BALON, E.K. 1986. Types of feeding in the ontogeny of fishes and the life-history model. In: SIMENSTAD, C. A.; CAILLIET, G. M. (eds.). *Contemporary studies on fish feeding: the proceedings of GUTSHOP'84*. Dr. Junk Publ.. Dordrecht. 1986. p.11-23.

- BARAS, E. 1999. Sibling cannibalism among juvenile vundu under controlled conditions. I. Cannibalistic behaviour, prey selection and prey size-selectivity. *Journal of Fish Biology*, 54:119-124.
- BEERLI, E.L.; LOGATO, P.V.R.; FREITAS, R.T.F. 2004. Alimentação e comportamento de larvas de pacu, *Piaractus mesopotamicus* (Holmberg, 1887). *Ciências agrotec.*, Lavras, 28(1):149-155.
- BIALETZKI, A.; BAUMGARTNER, G.; SANCHES, P.V.; GALUCH, A.V.; LUVISUTO, M.A.; NAKATANI, K.; CAVICCHIOLI-MAKRAKIS, M.; BORGES, M.E.E. 2001. Caracterização do desenvolvimento inicial de *Auchenipterus osteomystax* (Osteichthyes, Auchenipteridae) da bacia do rio Paraná, Brasil. *Acta Scientiarum*, 23(2):377-382.
- BIALETZKI, A.; BAUMGARTNER, G.; SANCHES, P.V.; GALUCH, A.V.; LUVISUTO, M.A.; NAKATANI, K.; CAVICCHIOLI-MAKRAKIS, M.; BORGES, M.E.E. 1998. Caracterização morfológica e distribuição temporal de larvas e juvenis de *Apareidon affinis* (Steindachner) (Osteichthyes, Parodontidae) no alto rio Paraná. *Rev. Bras. Zool.*, 15(4):1037-1047.
- BLAXTER, J.H.S. DANIELSEN, D.; MOKSNESS, E. 1983. Description of the early development of the halibut *Hippoglossus hippoglossus* and attempts to rear the larvae past first feeding. *Mar. Biol.* 73:99-107.
- BLAXTER, J.H.S. 1986. Development of sense organs and behavior of teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance. *Transactions of the American Fisheries Society*, 115:98-114.
- BLAXTER, J.H.S. 1988. Pattern and variety in development. In: HOAR, W.S., RANDALL, D.J. (ed.) *Fish physiology*. San Diego: Academic Press, 11a:1-48.
- BONE, Q., MARSHALL, N.B., BLAXTER, J.H.S. 1995. *Biology of fishes*. 2.ed. London: Blackie Academic e Professional 1995, 332pp.
- BOYD, C.E. 1982. *Water quality management for pond fish culture*. Developments in aquaculture and fisheries science, volume 9. 4 ed. Amsterdam: Elsevier, 318p.
- BRITSKI, H.A.; SATO, Y.; ROSA, A.B.S. 1988. *Manual de identificação de peixes da região de Três Marias (com chaves de identificação para os peixes da bacia do São Francisco)*. Brasília, Câmara dos Deputados, Coordenação de Publicações - CODEVASF, Divisão de Piscicultura e Pesca, 115pp.
- BRITSKI, H.A.; SILIMON, K.Z.S.; LOPES, B.S. 1999. *Peixes do Pantanal. Manual de identificação*. Brasília: Embrapa-SPI; Corumbá: Embrapa-CPAP, 184pp.
- CARVALHO, F. 2001. *Desenvolvimento do aparelho digestório em larvas de Salminus maxillosus Vallenciennes, 1849 (Characiformes, Characidae, Salmininae)*. 2001. 59p. Monografia – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.
- CECCARELLI, P.S., VOLPATO, G.L. 1996. Comportamento de predação intra e interespecífica de larvas de matrinxã, *Brycon cephalus*. In: Simpósio Brasileiro de Aqüicultura, IX. *Resumos...* Sete Lagoas. 1996. p.113

- CECCARELLI, P.S. 1997. *Canibalismo em larvas de matrinxã Brycon cephalus (Gunther, 1869)*. Botucatu, SP: UNESP. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual Paulista, 1997.
- COSTA, G.C. 2003. *Morfologia Aparente e desenvolvimento do Aparelho Digestório de jaú, Paulicea luetkeni (Steindachner, 1875) (Siluriforme, Siluroidei, Pimelodidae)*. 2003. 66p. Monografia – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.
- COSTA, B., ASSIS, J., PEREIRA, M. 2005. Relatório científico: Trabalho em biometria. 2005. <www.mar-alto.com/ acessado em: 23/11/2005>
- CURTIS, M.A., BERUBE, M., STENZEL, A. 1995. Parasitological evidence for specialized foraging behaviour in lake-resident Arctic char (*Salvelinus alpinus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52(Suppl.1):186–194.
- DASILAO Jr., J., ROSSITER, A., YAMAOKA, K. 2002. Adaptive ontogenetic shape change in flyingfish *Parexocoetus mento mento*. *Fisheries Science*, 68(1): 71-76.
- DIAZ, J.P., PRIÉ-GRANIÉ, M., KENTOURI, M., VARSAMOS, S., CONNES, R. 2003. Development of the lateral line system in the sea bass. *Journal of Fish Biology*, 62:24-40.
- ECONOMOU, A.N., DAOULAS, C., PSARRAS, T. 1991. Growth and morphological development of club, *Leuciscus cephalus* (L.), during the first year of life. *Journal of Fish Biology*, 39:393-408.
- ELGAR, M.A., CRESPI, B.J. 1992. Ecology and evolution of cannibalism. In: ELGAR, M.A., CRESPI, B.J. (eds). *Cannibalism: Ecology and Evolution Among Diverse Taxa*. Oxford: Oxford University Press. p.1–12.
- NASCIMENTO, F.L., LIMA, C.A.R.M.A. 2000. *Descrição das larvas das principais espécies de peixes utilizadas pela pesca no pantanal*. Corumbá: Embrapa Pantanal, 25p. (Embrapa Pantanal. Boletim de Pesquisa, 19).
- ENSMINGER, M.E., OLDFIELD, J.E., HEINEMANN, W.W. 1990. *Feeds and nutrition*. 2.ed. Califórnia, 1990. 1544pp.
- FUIMAN, L.A., et al. 1983. State of the art of identification for cyprinid fish larvae from Eastern North America. *Transactions of the American Fisheries Society*, Bethesda, 122:319-332.
- GALUCH, A.V.; SUIBERTO, M.R.; NAKATANI, K.; BIALETIZKI, A.; BAUMGARTNER, G. 2003. Desenvolvimento inicial e distribuição temporal de larvas e juvenis de *Bryconamericua stramineus* Eignmann, 1908 (Osteichthyes, Characidae) na planície alagável do alto rio Paraná, Brasil. *Acta Scientiarum*, 25(2): 335-343.
- GISBERT, E., SARASQUETE, M.C., WILLIOT, P., CASTELLO-ORVAY, D.F. 1999. Histochemistry of the development of the digestive system of Siberian sturgeon during early ontogeny. *Journal of Fish Biology*, 55:596-616.
- GISBERT, E., MERINO, G., MUGUET, J.B., BUSH, D., PIEDRAHITA, R.H., CONKLIN, D.E. 2002. Morphological development and growth patterns in hatchery-read Califórnia halibut larvae. *Journal of Fish Biology*, 61:1217-1229.
- GISBERT, E., PIEDRAHITA, R.H., CONKLIN, D.E. 2004. Ontogenetic development of the digestive system in California Halibut (*Paralichthys californicus*) with notes on feeding practices. *Aquaculture*. 232:455-470.

- GODINHO, H.P., SANTOS, J.E., SATO, Y. 2003. Ontogênese larval de cinco espécies de peixes do São Francisco, p.133-148. In: GODINHO, H.P., GODINHO, A.L. (org.) *Águas, peixes e pescadores do São Francisco das Minas Gerais*. Belo Horizonte: PUC Minas, 2003. 468pp.
- GOMIERO, J.S.G. *Curvas de crescimento morfométrico e alométrico de piraicanjuba (Brycon orbignyanus)*. Lavras, MG: UFLA, 2005. 36p. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) - Universidade Federal de Lavras, 2005.
- GOMES, L.C.; BALDISSEROTTO, B.; SENHORINI, J.A. 2000. Effect of stocking density on water quality, survival, and growth of larvae of the matrinxã, *Brycon cephalus* (Characidae), in ponds. *Aquaculture*, 183:73-81.
- GONZÁLEZ, O.R.M., LUCERO, G.F. 2002. Crecimiento, sobrevivencia y desarrollo mandibular en larvas del Pez Blanco *Chirostoma humboldtianum* (Valenciennes) (Atheriniformes: Athrinopsidae), bajo condiciones de laboratorio. In: *CIVA 2002* (<http://www.civa2002.org>), p.606-616.
- GONZÁLEZ, O.R.M., FLORES, J.D.C.B., DOMINGUEZ, B.M.P., VALLE, M.D.R.G. 2002. Descripción histológica del sistema digestivo em larvas de *Chirostoma humboldtianum* em la primera alimentación exógena. In: *CIVA 2002* (<http://www.civa2002.org>), p.313-322.
- HECHT, T., PIENAAR, A.G. 1993. A review of cannibalism and its implicacione in fish larvicultura. *Journal Word Aquaculture Society*, Louisiana, 24(2):247-261.
- HOUDE, E.D. 1994. Differences between marine and freshwater fish larvae: implications for recruitment. *ICES Journal of Marine Science*, 51:91-97.
- IHERING, R.V., AZEVEDO, P. 1936. As piabas dos açúdes nordestinos (Characidae, Tetragonopterinae). *Arq. Inst. Biol.*, 7:75-105.
- KAMLER, E., KECKEIS, H. BAUER-NEMESCHKAL, E. 1998. Temperature induced changes of survival, development and yolk partitioning in *Chondrostoma nasus*. *Journal of Fish Biology*, 53:658-682.
- KAWAMURA, G.; YOTSUMOTO, T.; ARAMAKI, T.; SHINMURA, I. 1990. The role of the lateral-line canal in schooling of red sea bream and bluegill. *Bulletin of the Japanese Society of the Scientific Fisheries*, 56: 1549-1552.
- KOVAC, V., COOP, G.H. 1999. Prelude: looking at early development of fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 56:7-14.
- LIEM, K.F. 1980. Adaptative Significance of Intra and Interspecific Differences in the Feeding Repertoires of Cichlid Fishes. *Amer. Zool.*, 20:295-314.
- LUZ, R.K., PORTELLA, M.C. 2002. Larvicultura de trairão (*Hoplias lacerdae*) em água doce e água salinizada. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 31(supl2):829-834.
- MACHINANDIARENA, L., MULLER, M., LÓPEZ, A. 2003. Early life stages of development of the red porgy *Pagrus pagrus* (Pisces, Sparidae) in captivity, Argentina. *Invest. Mar., Valparaiso*, 31(1):5-13.
- MACIEL, C.M.R.R. 1997. *Morfologia e potencialidade de Hoplias cf lacerdae (Ribeiro, 1908) (Characiformes, Erythrinidae) para localizar e selecionar o alimento, nas fases iniciais do ciclo de vida*. Viçosa, MG: UFV. 96p. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) – Universidade Federal de Viçosa, 1997.

- MACIEL JR., A. 1996. *Desenvolvimento inicial de larvas de Curimatá-Pacu (Prochilodus marggravii Walbaum, 1792) (Characiformes, Prochilodontidae) submetidas a diferentes temperaturas de incubação*. Viçosa, MG: UFV. 59p. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) – Universidade Federal de Viçosa, 1996.
- MANI-PONSET, L., DIAZ, J.P., DIVANACH-KENTOURI, M., CONNES, R. 1993. Structure de la rétine et potentialités visuelles susceptibles d'influer sur le comportement trophique du Loup (*Dicentrarchus labrax* L.) adulte et au cours de développement. In: BARNABÉ, G., KESTEMONT, P. (eds). *European Aquaculture Society Special Publication*, 18:359-372.
- MATKOVIC, M., PISANÓ, A. 1989. Estudio macro y microscopico del desarrollo de *Hoplias malabaricus* (Pisces, Erythrinidae). I. Fase larval. *Revista Brasileira de Biologia*, 49(2):553-569.
- MEIJIDE, F.J., GUERRERO, G.A. 2000. Embryonic and larval development of a substrate-brooding cichlid *Cichlasoma dimerus* (Heckel, 1940) under laboratory conditions. *J. Zool.*, 252:481-493.
- MENDONÇA, J.O.J. Criação de espécies do gênero *Brycon* no CEPTA/IBAMA. In: I Seminário sobre criação de espécies do gênero *Brycon*. *Anais...* Pirassununga: CEPTA, 1994.
- MICALE, V.; GARAFFO, M.; GENOVESE, L.; SPEDICATO, M.T.; MUGLIA, U. 2006. The ontogeny of the alimentary tract during larval development in common pandora *Pagellus erythrinus* L. *Aquaculture*, 251: 354-365.
- MORAIS FILHO, M.B., SCHUBART, O. *Contribuição ao estudo de dourado (Salminus maxillosus Val.) do Rio Mogi Guassu (Pisces, Characidae)*. Pirassununga: Ministério da Agricultura, Divisão de Caça e Pesca, Est. Exp. de Biol. e Pisc., 1955. 131p.
- NAKATANI, K.; AGOSTINHO, A.A., BAUMGARTNER, G. et al. *Ovos e larvas de peixes de água doce: Desenvolvimento e manual de identificação*. Maringá: EDUEM, 2001. 378p.
- NASCIMENTO, F.L., ARAÚJO-LIMA, C.A.R.M. 1993. Descrição das larvas de *Potamorhina altamazonica* e *Psectrogaster amazônica* (Curimatidae – Pisces). *Acta Amazônica*, 23(4):457-472.
- NASCIMENTO, F.L., LIMA, C.A.R.M.A. 2000. *Descrição das larvas das principais espécies de peixes utilizadas pela pesca artesanal no pantanal*. Corumbá: Embrapa Pantanal. 25p. (Embrapa Pantanal. Boletim de Pesquisa, 19).
- PAVLOV, D.A. 1999. Features of transition from larva to juvenile in fishes with different types of early ontogeny. *Environmental Biology of Fishes*, 56: 41–52.
- PERSSON, L., BYSTROM, P., WAHLSTROM, E. 2000. Cannibalism and competition in Eurasian perch: population dynamics of an ontogenetic omnivore. *Ecology*, 81:1058–1071.
- PINDER, A.C., GOZLAN, R.E. 2004. Early ontogeny of sunbleak. *Journal of Fish Biology*, 64:762-775.
- REYNALTE-TATAJE, D., LUZ, R.K., MEURER, S., ZANIBONI-FILHO, E., NUÑER, A.P.O. 2002. Influência do fotoperíodo no crescimento e sobrevivência de pós-

- larvas de piracanjuba *Brycon orbignyanus* (Valenciennes, 1849) (Osteichthyes, Characidae). *Acta Scientiarum. Biological Science*, 24(2):439-443.
- RICKER, W.E. 1968. *Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters*. Oxford, Blackwell Scientific Publications. 313pp.
- ROMAGOSA, E., NARAHARA, M.Y., FENERICH-VERANI, N. 2001. Stages of embryonic development of the 'matrinxã', *Brycon cephalus* (Pisces, Characidae). *Boletim do Instituto de Pesca*, 27(1):29-32.
- SÁ, M.V.C., FRACALOSSI, M.D. 2000. Densidade de estacagem e presença de abrigos controlam canibalismo em alevinos de piracanjuba, *Brycon orbignyanus*, estacados em tanques. In: Simpósio Brasileiro de Aqüicultura, 2000. Florianópolis. *Anais...* Florianópolis: Simbraq, 2000, não paginado, CD-ROM
- SACCOL-PEREIRA, A., NUÑER, A.P.O. 2003. Utilização de diferentes densidades, dietas e formatos de tanque na larvicultura da piracanjuba, *Brycon orbignyanus* Valenciennes, 1849 (Characiformes, Characidae). *Acta Scientiarum: Biological Sciences*, 25(1):55-61.
- SAKAKURA Y, TSUKAMOTO K. 1996. Onset and development of cannibalistic behaviour in early life stage of yellowtail. *Journal of Fish Biology*, 48:16–29.
- SAKAKURA, Y; TSUKAMOTO, K. 2002. Onset and development of aggressive behavior in the early life stage of Japanese flounder. *Fisheries Science*, 68:854–861.
- SALARO, A.L., LUZ, R.K., NOGUEIRA, G.C.C.B., REIS, A., SAKABE, R., LAMBERTUCCI, D.M. 2003. Diferentes Densidades de Estocagem na Produção de Alevinos de Trairão (*Hoplias cf. lacerdae*). *Revista Brasileira de Zootecnia*, 32(5):1033-1036.
- SANCHES, P.V.; NAKATANI, K.; BIALETZKI, A. 1999. Morphological description of the developmental stages of *Parauchenipterus galeatus* (Linnaeus, 1766) (Siluriformes, Auchenipteridae) on the floodplain of the upper Paraná river. *Revista Brasileira de Biologia*, 59(3):429-438.
- SANTOS, J.E. 1992. *Ontogênese e comportamento larvais de seis espécies de peixes de água doce sob condições experimentais*. Belo Horizonte, MG: UFMG, 132 p. Dissertação (Mestrado em Morfologia) - Universidade Federal de Minas Gerais, 1992.
- SANTOS, J.E., GODINHO, H.P. 1994. Morfogênese e comportamento larvais do surubim (*Pseudoplatystoma coruscans* Agassiz, 1829) sob condições experimentais. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia*, 46(2):139-147.
- SANTOS, J.E., GODINHO, H.P. 1996a. Ontogênese e comportamento natatório das larvas do pacu (*Piaractus mesopotamicus* Homberg, 1887) mantidas experimentalmente em três regimes de fotoperíodo. *Caderno do Departamento de Ciências Biológicas PUC-MG*, 4(4):11-16.
- SANTOS, J.E., GODINHO, H.P. 1996b. Larval ontogeny and swimming behaviour of the leporin fish *Leporinus elongatus* (Valenciennes, 1874) under experimental conditions. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia*, 48(Supl.1):109-116.

- SANTOS, J.E., GODINHO, H.P. 2002. Ontogenetic events and swimming behavior of larvae of the characid fish *Salminus brasiliensis* (Cuvier) (Characiformes, Characidae) under laboratory conditions. *Revista Brasileira de Zoologia*, 19(1):163-171.
- SATO, Y., CARDOSO, E.L., SALLUM, W.B. 1988. Reprodução induzida do cascudo-preto (*Rhinelepis aspera*) da bacia do São Francisco. In: Encontro Anual de Aqüicultura, 6, 1988. Belo Horizonte. *Resumos...* Belo Horizonte: Associação Mineira de Aqüicultura, p.18.
- SCHAUSBERGER, P. 2003. Cannibalism among phytoseiid mites: a review. *Experimental and Applied Acarology*, 29:173–191.
- SILVA, A.B. de, CARNEIRO SOBRINHO, A., MELO, F.R. 1981. Desova induzida de tambaqui, *Colossoma macropomum* Cuvier, 1818, com o uso de hipófise de curimatã comum, *Prochilodus cearaensis* Steindachner. Fortaleza: DNOCS, p.519-531. (Coletânea de Trabalhos Técnicos).
- SOUZA, S.N. 1999. *Avaliação da estrutura do aparelho digestivo de alevinos de surubim, Pseudoplatystoma coruscans Agassiz, 1829 (Siluriformes, Siluroidei, Pimelodidae) relacionada com sua capacidade de selecionar e digerir o alimento.* Viçosa, MG: UFV, 95p. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) – Universidade Federal de Viçosa, 1999.
- SVENNING, M.A., BORGSTRØM, R. 2005. Cannibalism in Arctic charr: do all individuals have the same propensity to be cannibals? *Journal of Fish Biology*, 66:957–965.
- VAZ, M.M.; TORQUATO, V.C., BARBOSA, N.D.C. 2000. *Guia ilustrado de peixes da bacia do Rio Grande.* Belo Horizonte: CEMIG/CETEC, 144pp.
- VERRETH, J.A.J. 1995. Growth and feeding metabolism in fish larvae. In: COURSE, E. 30., 1995. *Fish Culture and Fisheries Group.* Wageningen: The Netherlands, 1995. cap. 8. p. 1-26.
- WAGNER, J.D., GLOVER, M.D., MOSELEY, J.B., MOORE, A.J. 1999. Heritability and fitness consequences of cannibalism in *Harmonia axyridis*. *Evolutionary Ecology Research*, 1:375–388.
- WILHELM, W. 1984. Interspecific allometric growth differences in the head of three haplochromine species (Pisces, Cichlidae). *Neth. Journal Zool., Leiden*, 34(4):622-628.
- WOYNAROVICH, E., HORVÁTH, L. 1983. *A propagação artificial de peixes tropicais: Manual de extensão.* Brasília, DF: FAO, CODEVASF, CNPq, 220pp.
- WOYNAROVICH, E., HORVÁTH, L. 1989. *A propagação artificial de peixes tropicais: Manual de extensão.* Brasília, DF: Ministério da Agricultura, FAO, CODEVASF, CNPq, 225 pp.

Capítulo 2

**ESTUDOS HISTOLÓGICOS DO APARELHO DIGESTÓRIO E DO SISTEMA
SENSORIAL DAS LARVAS DE PIRACANJUBA, *BRYCON ORBIGNYANUS*
VALENCIENNES (1849)
(CHARACIFORMES, CHARACIDAE, BRYCONINAE)**

1. INTRODUÇÃO

Estudos relacionados ao cultivo comercial de peixes neotropicais aumentaram muito no Brasil e em outros países sul-americanos durante a última década. Técnicas de reprodução induzida e de criação de larvas em sistemas intensivo e semi-intensivo estão sendo desenvolvidas para muitas espécies de peixes. Entretanto, a larvicultura ainda é considerada uma fase difícil, pois a maioria das espécies neotropicais de interesse para a aqüicultura apresentam reserva vitelina e aparelho digestório morfologicamente incompleto no início da alimentação exógena (Portella, 2004). Desta forma, o sucesso da criação de peixes no país, seja com finalidades zootécnicas e, ou, de conservação, depende de pesquisas, dentre as quais, as relacionadas com a larvicultura.

Com a produção de lagos artificiais a partir da construção das hidrelétricas tem aumentado cada vez mais o interesse por espécies de água doce para cultivo, visando melhor aproveitamento dessas áreas com uma maior produção de peixes (Britski *et al.*, 1988).

Para estabelecer métodos de criação com o objetivo de produzir alevinos de qualidade, para cultivo em viveiros artificiais e cursos naturais de água, torna-se

necessário o estudo da biologia das larvas de espécies nativas. Algumas dessas espécies têm alto valor econômico, o que justifica sua utilização na piscicultura, que se apresenta pouco avançada em relação a espécies nativas.

Portella (2004) relatou que a falta de informações sobre as exigências nutricionais das larvas, suas características morfo-fisiológicas e o manejo de alimentação adequado durante a larvicultura resulta na falta de conhecimentos que possam ser empregados para aumentar o crescimento e a sobrevivência.

Segundo Garcya-Gasca *et al.* (2006), mudanças morfológicas e fisiológicas durante o desenvolvimento larval são características a serem estudadas cuidadosamente, uma vez que o programa de alimentação adequado deveria ser planejado baseado no conhecimento de tais mudanças. Micale *et al.* (2006) relataram que estudos, particularmente relacionados com a ingestão, digestão e, inclusive, com mecanismos de assimilação do alimento, podem contribuir para aumentar o sucesso da criação de larvas em diferentes condições. Esses estudos constituem a base de protocolos alimentares que envolvem exigências nutricionais de larvas (Spedicato *et al.*, 1998).

Estes conhecimentos podem auxiliar na identificação de fatores limitantes, reduzindo entraves nos processos de mudanças de alimentação e sincronizando a fase de desenvolvimento com a tecnologia de criação e os manejos alimentares (Hamlin *et al.*, 2000; Gisbert *et al.*, 2004).

Contudo, a ontogênese de muitas das espécies de peixes ainda é pouco compreendida e estudada, particularmente com respeito ao desenvolvimento morfológico e as ontogenias do aparelho digestório e sistema sensorial, isto provavelmente se deve às pequenas dimensões dos animais e às dificuldades encontradas durante os procedimentos de criação inicial (Baglolle *et al.*, 1997).

Dentre as espécies nativas de água doce, a piracanjuba, *Brycon orbignyanus* (Valenciennes, 1849), apresenta características que a destaca como uma das espécies potenciais para aqüicultura do país.

Neste contexto, dados histológicos e morfológicos do aparelho digestório e sistema sensorial de larvas representam o primeiro passo para a determinação das relações funcionais entre a seleção, captura, digestão e assimilação do alimento.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1. Aparelho digestório de peixes

2.1.1. Desenvolvimento do aparelho digestório

Os estudos relacionados com o desenvolvimento do aparelho digestório de peixes vêm sendo realizados há décadas e, até hoje, vários autores têm se preocupando em descrevê-lo nas distintas fases do ciclo de vida. Dos trabalhos realizados nas últimas décadas podem ser destacados, por relacionarem aspectos morfofuncionais desse aparelho aos nutricionais das larvas, os de Baglolle *et al.* (1997) com yellowtail flounder (*Pleuronectes ferruginea*), Luizi *et al.* (1999) com linguado do Atlântico (*Hippoglossus hippoglossus*), Ribeiro *et al.* (1999) com linguado branco do Senegal (*Solea senegalensis*), Hamlin *et al.* (2000) com haddock (*Melanogrammus aeglefinnus*), Gordon e Hecht (2002) com clowfish (*Amphiprion percula*), Kaji *et al.* (2002) com bonito (*Sarda orientalis*), Cataldi *et al.* (2002) com esturjão (*Acipenser naccarii*), González *et al.* (2002) com pescado branco (*Chirostoma humboldtianum*), Peña *et al.* (2003) com robalo (*Paralabrax maculatofasciatus*), Gisbert *et al.* (1999,

2004) com esturjão Siberiano (*Acipenser baeri*) e linguado da Califórnia (*Paralichthys californicus*), Elbal *et al.* (2004) com sea bream (*Sparus aurata*) e Micale *et al.* (2006) com pandora (*Pagellus erythrinus*).

Segundo Carneiro (2004), as primeiras etapas a serem consideradas nos estudos relacionados à alimentação e nutrição de uma espécie de peixe são a morfologia e fisiologia do aparelho digestório e os hábitos e comportamentos alimentares na natureza.

Na região tropical, a maioria dos trabalhos realizados nesta área está direcionada aos peixes adultos. Dentre os trabalhos que abordam a morfologia e, ou, histologia do aparelho digestório de larvas de peixes da América do Sul, podem ser mencionados os de Rossi (1992) com curimba (*Prochilodus lineatus*), Cavicchioli e Leonhardt (1993) com curimatá (*Prochilodus scrofa*), Neves (1996) com trairão (*Hoplias lacerdae*), Galvão *et al.* (1997) com tainha (*Mugil platanus*), Carvalho (2001) com dourado (*Salminus maxillosus*), Costa (2003) com jaú (*Paulicea luetkeni*) e Santin *et al.* (2004) com peixe canivete (*Apareidon affinis*).

De acordo com Govoni *et al.* (1986), o desenvolvimento do aparelho digestório a partir de um intestino incipiente indiferenciado da larva vitelínica para um complexo aparelho segmentado nos adultos, passa por mudanças periódicas abruptas, ao invés de sofrer gradações contínuas. Balon (1979, 1985) descreveu um padrão geral do desenvolvimento do aparelho digestório em peixes elaborando a teoria da ontogenia saltatória: estruturas diferentes, que formam um sistema e, ou órgãos, crescem e diferenciam-se em taxas diferentes, mas completam esta diferenciação e tornam-se funcionais ao mesmo tempo, possibilitando o indivíduo sofrer uma rápida mudança de um estado estável para outro.

Embrionologicamente, o lúmen do tubo digestivo desenvolve-se a partir da involução de células prismáticas endodérmicas situadas acima do vitelo. A referida involução se caracteriza por um movimento celular embrionário de interiorização de uma camada externa em expansão, de maneira que esta se espalha na superfície interna das células externas remanescentes (Gilbert, 1991).

Vários autores verificaram que, em algumas espécies de peixes, no momento da eclosão, o tubo digestivo é reto, disposto dorsalmente ao saco vitelino, fechado nas extremidades da boca e do ânus e, histologicamente, indiferenciado ao longo de seu comprimento (Peña *et al.*, 2003). Esse tubo é revestido por uma camada simples de células prismáticas, com o núcleo basal e a região apical eosinófila (Sarasquete *et al.*, 1995). O lúmen do tubo digestivo apresenta-se estreito no início e amplia-se à medida que a absorção do vitelo avança. Entretanto, Gordon e Hecht (2002) verificaram que, em clowfish (*Amphiprion percula*), na eclosão, o tubo digestivo encontra-se bastante desenvolvido e a alimentação exógena começa imediatamente.

Em geral, os autores aceitam que as mudanças mais tardias que acontecem no tubo digestivo são os desenvolvimentos das glândulas gástricas e dos cecos pilóricos (Baglole *et al.*, 1997; Hamlin *et al.*, 2000) e, conforme Fukuhara (1987) e Sarasquete *et al.*, (1995), a presença dessas estruturas designam o fim do período larval e o início do período de alevino.

2.1.2. Intestino cefálico - Cavidade bucofaringiana

O desenvolvimento da cavidade bucofaringiana de peixes, em especial, sua histogênese, tem despertado o interesse de alguns autores, dentre eles Santos (1991), Walford e Lam (1993), Komada (1993) e Maciel (1997). Conforme Prejs (1981), a presença e as funções das estruturas da cavidade bucofaringiana variam segundo a espécie e o seu hábito alimentar, e esta região está associada com a seleção, captura, orientação e preparação pré-digestiva do alimento.

De acordo com Maciel (1997), em razão das acentuadas alterações estruturais, anatômicas e, ou, histológicas da cavidade bucofaringiana que algumas espécies passam durante o seu desenvolvimento, uma das linhas de pesquisa que tem, atualmente, recebido ênfase é a que relaciona a ontogenia deste segmento com as alterações dos hábitos e, ou, mecanismos alimentares dos peixes.

A faringe, estrutura relacionada com a prensão, orientação e deglutição do alimento (Logato, 1995), pode também estar relacionada com a sua seleção, uma vez

que pode apresentar corpúsculos gustativos distribuídos no seu epitélio de revestimento (Komada, 1993).

Rodrigues e Menin (2005) relataram que por meio das características da cavidade bucofaringiana pode-se inferir que a espécie está ou não adaptada para a preparação pré-digestiva do alimento, desobstrução rápida da cavidade bucal e apreensão do alimento na faringe, o que possibilita ampliar seu espectro alimentar.

Padrão da mucosa

A mucosa que reveste a cavidade bucofaringiana tem recebido pouca atenção por parte dos morfologistas funcionais. Entretanto alguns autores reportaram funções da cavidade bucofaringiana baseadas no padrão da sua mucosa de revestimento. Menin e Mimura (1991c), Minc e Menin (1992), Menin (1997) e Rodrigues (2003) destacaram que essa mucosa, sendo lisa ou com pregas longitudinais de borda lisa, facilita a passagem da presa para o esôfago e proporciona desobstrução rápida da cavidade. Esses autores relataram ainda que, o padrão da mucosa e a amplitude dessa cavidade, que pode ser maior em razão da distensão das dobras e pregas que a contornam e da distensão de suas paredes laterais, constituem uma das adaptações à ictiofagia.

De acordo com Menin (1988), Grativol e Menin (1992) e Rodrigues e Menin (2005), a mucosa da cavidade bucofaringiana de matrinchã (*Brycon lundii*), lambari-do-rabo-vermelho (*Astyanax fasciatus*) e piaba-facão (*Triportheus guentheri*) e pirá (*Conorhynchus conirostris*), respectivamente, espécies onívoras, deve auxiliar no direcionamento do alimento ao esôfago, uma vez que o conjunto de papilas, juntamente com as pregas, forma verdadeiros sulcos.

Conforme Barrington (1957), a cavidade bucal e a faringe são revestidas por epitélio pavimentoso, provido com células mucosas e, freqüentemente, corpúsculos gustativos, que estão envolvidos no processo de seleção do alimento e, conseqüentemente, no de sua captura.

Lábios

Os lábios são considerados detectores primários do alimento e assumem diferentes formas, podendo ser utilizados como órgãos adesivos em alguns Teleostei (Kapoor *et al.*, 1975). Entretanto, poucos autores preocuparam-se em descrever a morfologia e, ou, histologia dos lábios de peixes (Maciel, 1997; Rodrigues, 2003).

Menin (1988), Agrawal e Mittal (1991, 1992), Komada (1993), Faria e Menin (1994), Logato (1995), Maciel (1997) e Souza (1999), dentre outros autores, estudaram a composição do epitélio labial dos Teleostei, inferindo que os corpúsculos gustativos dispersos nos lábios de larvas, juvenis e adultos, estão relacionados, em particular, com a localização, seleção e captura do alimento exógeno.

Segundo Menin (1988) e Logato (1995), a maioria dos peixes carnívoros possui lábios delgados e aderidos às respectivas maxilas e captura o seu alimento, constituído de organismos ágeis, principalmente, na coluna d'água. Estas observações também foram verificadas por Menin e Mimura (1991c) em traíra (*Hoplias malabaricus*), Pacheco e Menin (1997) em piranha (*Pygocentrus piraya*) e Menin (1997a, b) em corvina (*Pachyurus squamipinnis*) e dourado (*Salminus brasiliensis*). Entretanto, Menin (1989) verificou em juvenis e adultos de sarapó (*Gymnopus carapo*), espécie carnívora, que os lábios são espessos, e o superior mais delgado que o inferior, estruturação que é, em geral, mais comum nas espécies onívoras.

Menin e Mimura (1991a) inferiram que os lábios espessos e o prognatismo pré-maxilar auxiliam o mandi-branco (*Pimelodus* sp.) na tomada de alimento do substrato. Já em acari (*Loricaria anus*), os lábios carnudos com grande número de papilas adesivas e dentes rudimentares garantem a eficácia da adesão ao substrato, enquanto a grande protração dos lábios é uma característica anatômica importante para sucção de alimentos no fundo, porém sem muita seletividade (Angelescu e Gneri, 1949).

Rodrigues *et al.* (2003) verificaram que, em piau (*Leporinus macrocephalus*), a presença de papilas nos lábios e nas valvas orais auxilia na apreensão do alimento.

Abertura, posição e tamanho da fenda bucal

Nos peixes, a posição, a forma e o tamanho da boca estão intimamente relacionados aos seus hábitos alimentares, especialmente ao mecanismo de apreensão do alimento (Nikolsky, 1963).

De acordo com a posição, a boca pode ser dorsal, terminal, semiventral ou ventral (Nikolski, 1963). Suyehiro (1942) sugeriu que a forma das maxilas e o seu tamanho podem estar relacionados com os hábitos alimentares, e Hyatt (1979) afirmou que a forma e a posição da boca são fatores potenciais que influenciam a quantidade e a qualidade da presa capturada e ingerida.

Para Sinha e Moitra (1975), boca terminal é característica de peixes carnívoros adultos, o que provavelmente facilita a captura das presas. Entretanto, Menin e Mimura (1991b) verificaram que a boca terminal está presente também em matrinxã (*Brycon lundii*) e piau-três-pintas (*Leporinus reinhardti*), espécies onívoras.

Suyehiro (1942) afirmou que os peixes que capturaram presas grandes, geralmente, possuem abertura bucal ampla e são carnívoros. Assim, a presença de fenda bucal ampla foi observada em traíra (*Hoplias malabaricus*) por Menin e Mimura (1991c), dourado (*Salminus brasiliensis*) por Menin (1997b) e corvina (*Pachyurus squamipinnis*) por Menin (1997a), espécies carnívoras que deglutem a presa inteira. Porém, há espécies carnívoras que apresentam fenda bucal pouco ampla, como piranha (*Pygocentrus piraya*), que o seu comportamento alimentar é arrancar pedaços da presa, não a ingerindo inteira (Pacheco e Menin, 1997).

Menin e Mimura (1991a), Godinho (1967) e Pignalberi *et al.* (1973), trabalhando com espécies do gênero *Pimelodus* (mandis), observaram que a fenda bucal pequena e a presença de pregas comissurais amplas facilitam a captura e a ingestão de presas relativamente grandes, inclusive as enterradas no substrato. Assim, boca terminal e fenda bucal pequena, que pode ser aumentada com a distensão das pregas comissurais, permitem inferir que as espécies desse gênero

apresentam adaptações ao hábito alimentar preferencialmente carnívoro. Além disso, essas espécies também estão adaptadas para capturar organismos no fundo.

O início do período larval é uma consequência direta da abertura da boca e da estrutura primitiva do intestino que se torna funcional. Esta é uma etapa definitiva que proporciona novas capacidades em resposta a mudanças nas demandas funcionais. A abertura da boca corresponde com a capacidade do indivíduo nadar até a superfície e começar a tragar ar para inflar a bexiga gasosa, que resulta em uma capacidade natatória mais estabilizada (Pinder e Goozlan, 2004).

Valvas orais

Os Teleostei apresentam uma valva oral maxilar e outra mandibular, situadas caudalmente às series de dentes, cuja forma as acompanha (Bérin, 1958). Entretanto, Rodrigues e Menin (2005) não encontraram a valva oral inferior em pirá (*Conorhynchus conirostris*).

Foi atribuída às valvas orais a função de evitar o refluxo de água durante a fase expiratória do ciclo de ventilação branquial (Owen, 1866, citado por Menin, 1988). Já para Gudger (1946, citado por Menin, 1988), estas estruturas atuam direcionando o fluxo de água da boca em direção aos arcos branquiais, onde ocorre a troca gasosa, além de agirem também para evitar refluxo de partículas alimentares.

No entanto, Angelescu e Gneri (1949) trabalhando com curimba (*Prochilodus lineatus*), e Menin e Mimura (1992) com curimatá-pacu (*Prochilodus marggravii*) e curimatã-pioa (*Prochilodus affinis*), relataram que as valvas orais podem estar relacionadas também com a alimentação, já que são mais desenvolvidas nessas espécies iliófagas.

Souza (1999) verificou, em nível histológico, a presença de corpúsculos gustativos e células mucosas nas valvas orais de alevinos de surubim (*Pseudoplatystoma coruscans*), e inferiu que essas estruturas possam desempenhar função sensorial e secretora de muco.

Dentições oral e faringiana

A dentição dos peixes apresenta uma variação significativa quanto à distribuição e ao tipo, sendo comumente composta de dentes orais, encontrados nas maxilas e no palato, e dentes faringianos, que são especialmente associados com os arcos branquiais (Goodrich, 1930). Mesmo nos lábios e na língua de algumas espécies ela pode ser observada (Menin, 1988; Maciel, 1997).

Os Teleostei são considerados polifiodontes, isto é, os dentes são constantemente formados a partir de germes dentários localizados profundamente, o que promove uma substituição contínua à medida que novos dentes migram da região interna para a externa das maxilas superior e inferior (Hildebrand, 1995).

Vários autores estudaram os dentes faringianos e correlacionaram às possíveis funções, de acordo com as diferenças dos hábitos alimentares, como apreensão do alimento evitando o escape da presa, nos carnívoros (Menin, 1988), trituração do alimento, nos herbívoros (Nikolsky, 1963) e maceração de organismos de corpo mole e algas, nos onívoros (Occhi e Oliveros, 1974).

Quanto às funções dos dentes orais e faringianos nos distintos hábitos alimentares dos peixes, têm sido verificadas exceções. Assim sendo, inferências sobre as funções dessas estruturas devem ser fundamentadas em: (1) associação da morfologia dentária a dietas altamente especializadas, (2) convergências de formas dentárias e tubo digestivo, e (3) mudança da dentição durante o desenvolvimento, acompanhada por alterações paralelas da alimentação (Hyatt, 1979).

Bértin (1958) ressaltou que não há forçosamente adaptação da dentição dos peixes ao regime alimentar. Menin (1988) e Grativol e Menin (1992) relataram que a funcionalidade dos dentes orais pode ser associada à presença de adaptações anatômicas em outros segmentos do aparelho digestório, com a finalidade de apreensão, maceração ou trituração do alimento ingerido.

Os dentes desenvolvem-se a partir do tecido conjuntivo frouxo sob o epitélio da cavidade bucofaringiana, surgindo durante o período larval (Twongo e MacCrimmon, 1977, Govoni, 1980).

Segundo Govoni *et al.* (1986), a dentição em larvas de peixes é freqüentemente diferente da dos adultos, refletindo em diferenças na alimentação, sendo que os dentes das larvas são usados para apreensão ao invés da trituração, uma vez que as presas são ingeridas inteiras.

Larvas de surubim (*Pseudoplatystoma coruscans*) (Santos e Godinho, 1994) e dourado (*Salminus brasiliensis*) (Santos e Godinho, 2002) apresentaram uma boca terminal com dentes cônicos no segundo dia após eclosão, o que indica a habilidade de apreensão de alimento exógeno como um estágio precoce no desenvolvimento de peixes carnívoros. Em animais predadores (ictiófagos), a boca e a faringe apresentam um conjunto de dentículos viliformes, alguns dos quais podem se tornar caninos (Brown, 1957).

Maciel (1997) verificou que, em larvas de trairão (*Hoplias cf. lacerdae*), os dentes orais e faringianos tornam-se funcionais apenas aos 30 dias, podendo então participar da captura e, em especial, da apreensão dos alimentos, sem prepará-los previamente para a deglutição.

Língua

A língua dos Teleostei é triangular, espatulada ou arredondada, estruturada por mucosa e uma porção esquelética, constituída pelo osso glossohial. É desprovida de músculos intrínsecos, caracterizando pouca atuação na deglutição do alimento (Bértin, 1958). Da mesma forma, Menin (1988), Kent (1992) e Logato (1995) relataram que a língua dos peixes, em razão das suas características estruturais, é pouco elástica, incapaz de movimentos amplos, devendo-se a sua restrita mobilidade às peças esqueléticas subjacentes.

Rodrigues (2003) relatou que, em virtude da ausência de dentição sobre o seu dorso, a língua das espécies por ele estudadas, provavelmente, também auxilia pouco na apreensão de organismos maiores. Rodrigues e Menin (2005) afirmaram que as papilas presentes sobre a mucosa da língua de pirá (*Conorhynchus conirostris*), podem auxiliar no direcionamento de partículas alimentares para o esôfago.

Aparelho filtrador branquial – Rastros branquiais

O aparelho filtrador branquial dos Teleostei é constituído pelos rastros branquiais, estruturas com eixo ósseo e, ou, cartilaginoso, sustentadas pelos arcos branquiais, que têm como funções prevenir o refluxo do alimento, filtrá-lo e auxiliar na sua deglutição, além de proteger os filamentos branquiais. A intercalação dos rastros de um arco com os dos arcos vizinhos leva à formação do “filtro branquial” (Kapoor *et al.*, 1975). Angelescu e Gneri (1949) destacaram que esse filtro é um aparelho adaptado à natureza do alimento. Em geral, os peixes consumidores de plâncton possuem um filtro eficiente, com rastros branquiais filiformes, numerosos e próximos entre si, enquanto os carnívoros apresentam filtro branquial com desenvolvimento variado, sendo mais rudimentar nos ictiófagos.

Os rastros branquiais são estruturas similares a dentes presentes na superfície dos arcos branquiais que, conforme sugerido por alguns autores (Rodrigues *et al.*, 2003), têm a função de proteger os filamentos branquiais e, em peixes carnívoros preferencialmente ictiófagos, ajudam a evitar o escape da presa, retendo-a na cavidade bucofaringiana (Kapoor *et al.*, 1975).

O aparelho branquial dos peixes carnívoros tem despertado o interesse de vários autores (Kapoor *et al.*, 1975; Menin, 1988; Eiras-Stofella, 1994; Eiras-Stofella e Charvet-Almeida, 1998) que têm atribuído algumas funções principais aos rastros branquiais, como proteção das brânquias, prensão evitando o escape da presa e auxílio na orientação e deglutição da presa.

Menin e Mimura (1991c), Pacheco e Menin (1997), Menin (1997b), trabalhando com traíra (*Hoplias malabaricus*), piranha (*Pygocentrus piraya*) e dourado (*Salminus brasiliensis*), respectivamente, espécies carnívoras, verificaram que seus rastros branquiais são pequenos, pouco numerosos e portadores de dentículos.

Em pirá (*Conorhynchus conirostris*) (Rodrigues, 2003; Rodrigues e Menin, 2005), e piaba-facão (*Triportheus guentheri*) e lambari-do-rabo-vermelho (*Astianax fasciatus*) (Grativol e Menin, 1992), espécies onívoras, os numerosos rastros filiformes presentes em todas as faces dos arcos branquiais, justapostos entre si e encaixados

com rastros de arcos adjacentes, formam um filtro que evita a perda de partículas alimentares e substrato.

2.1.3. Intestino anterior – Esôfago e estômago

O esôfago de peixes, além da função de transporte do alimento ao estômago, também atua em mecanismos de osmorregulação e controle de homeostase, nas trocas iônicas e de água, na percepção da palatabilidade do alimento e, em algumas espécies, auxilia na preensão de presas.

Em muitos Teleostei, o esôfago apresenta características histológicas distintas, dentre elas a mucosa formada por numerosas células mucosas e até mesmo corpúsculos gustativos localizados nas extremidades das pregas esofágicas que, em conjunto com a presença de músculo estriado, evidencia uma provável importância desta região para a seleção do alimento (Brown, 1957).

Segundo Ferraris *et al.* (1987), o desenvolvimento e a diferenciação deste órgão são iniciados com o aparecimento de células mucosas, além da proliferação celular que formará uma camada pseudoestratificada e, mais posteriormente, são desenvolvidas pregas na mucosa. Conforme o mesmo autor, o desenvolvimento precoce deste segmento pode ser importante para o início da primeira alimentação, em que as pregas da mucosa permitem a distensão do tubo no processo de deglutição, ou ainda pode aumentar a sua área de atividade digestiva.

Baglolle *et al.* (1997) sugeriram que a intensa distribuição de células mucosas (PAS positivas), na região anterior do esôfago, evidencia um importante papel no transporte do alimento em larvas de yellowtail flounder (*Pleuronectes ferruginea*) e a funcionalidade do órgão.

O estômago de Teleostei, tipicamente, apresenta uma camada de células epiteliais prismáticas, sem borda estriada (microvilos) (Hoar *et al.*, 1979).

Como mencionado anteriormente, diversos autores verificaram que o desenvolvimento das glândulas gástricas é o passo mais tardio do desenvolvimento

larval, junto com o desenvolvimento dos cecos pilóricos, marcando, desta forma, a fase de transição para o estado de alevino (Govoni, 1980; Fukuhara, 1987; Sarasquete *et al.*, 1995; Baglolle *et al.*, 1997; Hamlin *et al.*, 2000).

Conforme Dabrowski (1984), as larvas de peixe são divididas em três grupos, de acordo com o desenvolvimento, a morfologia do tubo digestivo e a extensão de secreção enzimática no tubo: (1) aquelas que possuem estômago funcional antes da transição da alimentação endógena para a exógena, (2) aquelas que não possuem estômago funcional e glândulas gástricas no estágio larval, mas que desenvolvem estas estruturas durante a metamorfose, e (3) aquelas que permanecem sem estômago na fase adulta.

Segundo Peña *et al.* (2003), as glândulas gástricas que caracterizam o estômago funcional, diferenciam-se na porção anterior do estômago e são formadas por células epiteliais cúbicas, não tendo sido verificadas na sua porção posterior, que está, por sua vez, relacionada com a digestão mecânica.

2.1.4. Intestinos médio, posterior e cecos pilóricos

A diversidade na estrutura intestinal de peixes é bem documentada, embora a relação entre esta diversidade e os hábitos alimentares ou a posição evolutiva ainda esteja obscura.

Estudos histológicos do intestino são úteis porque relacionam as características morfológicas com as funções fisiológicas, como digestão do alimento, assimilação de nutrientes e adaptação para mudanças de salinidade. Além disso, a histomorfologia também pode auxiliar avaliando estados de doença e condições de tensão nutricionais, que podem ser relacionados a dietas ou estressores ambientais, com referência particular para substâncias tóxicas (Cataldi *et al.*, 2002).

Em larvas de peixe recém eclodidas, o tubo digestivo apresenta-se retilíneo, com células de um único tipo e com o lúmen reduzido (Govoni *et al.*, 1986). Em adultos, o intestino pode ser mais curto e reto, ou disposto com pregas ou circunvoluções, o seu comprimento varia de um quinto a vinte vezes o tamanho

corporal, sendo maior nas espécies herbívoras e micrófagas (Bryan, 1979). Posteriormente no desenvolvimento, a mucosa intestinal é revestida por um epitélio simples prismático que possui borda estriada, típico em epitélios absorptivos (Sire e Vernier, 1992), e apresenta um grande número de células caliciformes dispersas (Bullock, 1979).

Segundo Gawlicka *et al.* (1995) e Reis *et al.* (2003), as diferenças quantitativas e qualitativas entre os três segmentos do intestino indicam especialização de cada um para os processos digestivos e absorptivos, em uma fase específica do desenvolvimento ontogenético. Essas diferenças envolvem o padrão de pregas de cada segmento, assim como a ultraestrutura dos enterócitos e a disposição do núcleo.

A presença de pregas e borda estriada, nos intestinos médio e posterior, indica que a digestão e absorção dos alimentos podem ser eficientes, assim mesmo a presença de fígado e pâncreas maduros auxilia na digestão do alimento, uma vez que eles podem produzir secreções e enzimas, respectivamente, que digerem lipídeos, proteínas e carboidratos (González *et al.*, 2002).

Govoni *et al.* (1986) propuseram que a atividade pinocítica e a digestão intracelular como os principais mecanismos para a absorção de proteínas durante o desenvolvimento inicial, enquanto não existir um estômago funcional. Desde então, alguns autores descreveram características citológicas deste processo (KjØrsvik e Reiersen, 1991; Sire e Vernier, 1992; Gawlicka *et al.*, 1995; Luizi *et al.*, 1999).

Evidências citológicas sugerem que os enterócitos presentes no intestino médio de larvas possuem capacidade de absorver lipídeos (Govoni *et al.*, 1986), enquanto os enterócitos do intestino posterior e do reto são capazes de absorver macromoléculas protéicas por absorção pinocítica (evidenciada por grânulos acidófilos supranucleares), onde são digeridas de forma intracelular (Govoni *et al.*, 1986; Sire e Vernier, 1992; Sarasquete *et al.*, 1995; Luizi *et al.*, 1999). Esse mecanismo pode vir a compensar uma digestão incompleta, permitindo a assimilação de macromoléculas protéicas em tubos digestivos não desenvolvidos de larvas e adultos desprovidos de

estômago, ou seja, agástricos (Gordon e Hecht, 2002), embora Sire e Vernier (1992) citem alguns trabalhos que verificaram estruturas supranucleares nos enterócitos em adultos de algumas espécies gástricas.

Segundo Gisbert *et al.* (2004), a existência de corpos supranucleares acidófilos no intestino pós-valvular de larvas de linguado da Califórnia (*Paralichthys californicus*), na fase de desenvolvimento inicial, indicou a presença de absorção pinocítica e digestão intracelular de proteínas. Pinocitose e digestão intracelular foram propostas como os mecanismos principais para absorção de proteínas em larvas, na ausência de um estômago funcional (Govoni *et al.*, 1986). Durante este período, o intestino médio foi descrito como a região principal do tubo digestivo larval para digestão extracelular proteolítica, em razão de seu pH alcalino e da presença de tripsina secretada pelo pâncreas exócrino (Walford e Lam, 1993; Zambonino Infante e Cahu, 2001).

Muitos Teleostei possuem tubos cegos conectados à porção anterior do intestino médio, podendo variar em número de um a mais de mil, e podem se apresentar pequenos e livres ou fundidos para formar uma massa compacta similar a uma glândula (Hoar e Randall, 1979), como em esturjões (*Acipenser*) (Gisbert *et al.*, 1999; Cataldi *et al.*, 2002). A estrutura e a ultraestrutura da mucosa dos cecos pilóricos são idênticas à do intestino (Elbal *et al.*, 2004). Seu estágio de diferenciação é um indicativo da transformação da fase larval em alevino, e também marca o completo desenvolvimento do tubo digestivo (Govoni *et al.*, 1986; Elbal *et al.*, 2004).

Hamlin *et al.* (2000) verificaram, em haddock (*Melanogrammus aeglefinus*), que a estrutura dos cecos começa a se desenvolver como uma saliência que divide a região anterior do tubo digestivo em estômago e intestino médio. Esta elevação desenvolve-se em projeções digitiformes revestidas por epitélio constituído com uma densa camada de microvilos.

Especificamente, os cecos pilóricos constituem uma das adaptações para ampliar a superfície de revestimento intestinal e, conseqüentemente, a capacidade de absorção de nutrientes pelo peixe (Buddington e Diamond, 1986).

De acordo com Gawlicka *et al.* (1995), os cecos pilóricos podem ser importantes para neutralizar a acidez da digesta vinda do estômago, visto que não há cecos nos peixes agástricos. Entretanto, é conhecido que muitas espécies portadoras de estômago diferenciado não apresentam cecos pilóricos, como por exemplo, espécies da Família Pimelodidae (Menin, 1988; Rodrigues, 2003).

2.1.5. Glândulas anexas – Fígado e pâncreas

Vários estudos, como os de Govoni (1980) com spot (*Leiostomus xanthurus*), Hamlin *et al.* (2000) com haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) e Peña *et al.* (2003) com robalo (*Paralabrax maculofasciatus*), mostraram que fígado e pâncreas diferenciam-se cedo nas larvas, e apresentam-se funcionais antes do término da absorção do vitelo.

KjØrsvik e Reiersen (1991) verificaram o desenvolvimento lento do fígado e do pâncreas em linguado do Atlântico (*Hippoglossus hippoglossus*), sendo que o fígado surgiu logo após a eclosão e diferenciou-se lentamente, enquanto o pâncreas evidenciou-se a partir do dia 20 após eclosão.

Fígado

O fígado de peixes é relativamente grande, podendo estar localizado na região anterior da cavidade peritonial ou, como em algumas espécies, ter processos relacionados a outras vísceras. Em algumas espécies é um órgão composto e forma o hepatopâncreas (Arana, 1995).

No que se refere à embriologia dessa glândula, ela se desenvolve a partir do divertículo hepático, derivado da endoderme (Gilbert, 1991), e se expande rapidamente na larva, envolvendo parcialmente o tubo digestivo, onde predomina na porção ventral (Govoni, 1980). Como em outros Vertebrata, os hepatócitos contêm numerosas mitocôndrias, retículo endoplasmático rugoso, complexo de Golgi, peroxissomos, além de depósitos de lipídeo e glicogênio (Hoar *et al.*, 1979).

O fígado torna-se ativo durante a fase larval, quando possui a capacidade de armazenar glicogênio (Hamlin *et al.*, 2000), e esta característica permanece ao longo da vida larval e juvenil. Sarasquete *et al.* (1995) detectaram, também, o acúmulo de proteínas e lipídeos no fígado, sendo o primeiro, armazenado nos hepatócitos, e o segundo, mais evidente, no sistema vascular hepático. Por outro lado, de acordo com Gonzalez *et al.* (2002), a arquitetura do fígado mostra que este órgão tem uma participação ao longo do desenvolvimento larval, sendo que nesta fase tem grande porte e ocupa a maior parte da cavidade peritoneal.

Souza (1999) verificou que a histologia do fígado de surubim (*Pseudoplatystoma coruscans*) permite realizar inferência sobre a capacidade do órgão em produzir secreções biliares, envolvidas na emulsificação de gorduras, as quais agem no lúmen do intestino.

Pâncreas

Na maioria dos Teleostei, o pâncreas exócrino é geralmente difuso, e consiste de túbulos ramificados ou ácinos dispersos no tecido conjuntivo da serosa intestinal, no mesentério entre os cecos pilóricos, ou dentro do fígado, constituindo o hepatopâncreas, ou no baço (Gammon *et al.*, 1972; Hinton e Pool, 1976). Entretanto, em algumas espécies de Teleostei, como nas da Subordem Siluroidei, o pâncreas apresenta uma porção compacta e outra difusa.

A porção endócrina do pâncreas é representada pelas ilhotas de Langerhans. Neste caso, uma ilhota é reconhecida só na parte anterior do parênquima pancreático, as células encontram-se bem diferenciadas da parte exócrina (González *et al.*, 2002). Segundo González *et al.* (2002), em razão da presença dessas ilhotas pode-se inferir que estas larvas podem assimilar os açúcares eficientemente.

2.2. Sistema sensorial de peixes

2.2.1. Quimiorrecepção – Gustação e olfação

Gustação – Corpúsculos gustativos

Os órgãos sensoriais das larvas de peixes estão incompletos no momento da eclosão e as suas células sensoriais se organizam progressivamente durante o seu desenvolvimento (Blaxter, 1986).

Segundo Kasumyan e Doving (2003), o sistema gustatório de peixes provê a avaliação sensorial final no processo de alimentação e, diferindo dos outros Vertebrata, pode ser dividido em dois subsistemas distintos, oral e extraoral, ambos mediando respostas comportamentais a itens alimentares expostos ao contato com o peixe. A abundância de corpúsculos gustativos é outra peculiaridade do sistema gustatório de peixes. Esses corpúsculos gustativos podem estar presentes não somente na boca e faringe, mas na cavidade branquial, nos arcos branquiais, nas nadadeiras e, em alguns peixes, também na superfície externa do corpo, nos barbilhões e no esôfago (Menin, 1988; Maciel, 1997). Nas mucosas da cavidade bucofaringiana, do esôfago proximal, da região pré-branquial e dos arcos branquiais, os corpúsculos gustativos são encontrados em profusão.

Fishelson *et al.* (2004) descreveram quatro tipos de corpúsculos gustativos e relataram que o número e tipo diferiram nos diversos locais encontrados e entre as espécies. Os tipos I e II, elevados em relação à superfície do epitélio circunvizinho, dominam nos lábios e na região anterior da cavidade bucal, enquanto os tipos III e IV, que tem a sua porção apical nivelada com a superfície do epitélio, são encontrados, em maior quantidade, na região posterior da faringe. Estes mesmos autores definiram o tipo IV como brotos muito pequenos, encontrados em alguns peixes cardeais, como nas espécies *Apogon angustatus* e *Apogon frenatus*. Eles ainda concluíram que o maior número de corpúsculos gustativos foi verificado em *Fowleria variegata*, espécie noturna típica, e o menor número em *Apogon cyanosoma*, espécie de hábito diurno, e *Cheilodipterus quinquestriatus*, de hábito crepuscular. Nessas espécies, as diferenças

observadas são acompanhadas por dentições distintas, principalmente, a vomeriana e as hipo e epifaringianas.

Segundo Hara (1992), em relação aos sensores químicos de algumas espécies de peixes estudadas, os Cyprinidae e Siluriformes são os que possuem o sistema gustatório mais desenvolvido dos Vertebrata.

Portanto, ao contrário dos animais terrestres, cujos receptores gustativos são estimulados por meio de substâncias alimentares dentro da boca, o que caracteriza a recepção por contato, em peixes, esses receptores podem ser estimulados por substâncias alimentares, até mesmo a distância, o que caracteriza uma das formas de telerrecepção (Maciel, 1997; Yamashita *et al.*, 2006). Assim, em oposição ao que geralmente é afirmado (Kasumyan e Doving, 2003), os peixes podem evitar ou rejeitar partículas alimentares desfavoráveis antes de serem levadas à cavidade bucal.

Outro aspecto interessante, abordado por Hara (1992), é que os corpúsculos gustativos são morfologicamente diferentes para os peixes pertencentes aos diferentes grupos sistemáticos.

Parece haver uma divisão nítida no sistema gustatório, com o sétimo nervo craniano (facial) inervando corpúsculos gustativos da superfície corporal e os nervos nono (glossofaríngeo) e décimo (vago), os da faringe (Bone *et al.*, 1995).

De acordo com Harvey e Batty (2002), em cada subsistema gustatório, os corpúsculos gustativos desempenham uma função no comportamento alimentar, por exemplo, os cutâneos atuam na detecção de alimento e os faringianos, na sua seleção.

A gustação é imediatamente associada com a alimentação, uma vez que, estímulos quimiossensoriais são importantes na busca e no reconhecimento do alimento, em particular para peixes que vivem em ambiente destituído de luz.

Os corpúsculos gustativos desempenham uma importante função no comportamento alimentar de muitas espécies de peixes também no estágio larval (Blaxter, 1986).

Em revisão sobre a preferência gustatória em peixes, Kasumyan e Doving (2003) concluíram entre bioensaios e dados eletrofisiológicos, que a excitabilidade do sistema gustatório não é sinônimo de palatabilidade. Esses autores afirmaram que as preferências gustatórias em peixes são altamente espécie-específicas, e que as diferenças entre espécies são aparentes ao comparar a amplitude e composição de espectros para substâncias estimulantes e inibidoras da percepção gustativa. Ainda relataram que existe semelhança nas preferências gustatórias entre populações de uma determinada espécie encontrada em regiões distintas geograficamente, embora, individualmente, possam apresentar variações expressivas. As respostas em gustação são mais estáveis para as substâncias palatáveis que para as de baixa palatabilidade.

A distribuição dos corpúsculos gustativos e sua variação ao longo do desenvolvimento larval de peixes foram descritas por Twongo e MacCrimmon (1977) para truta arco-íris (*Salmo gairdneri*), Govoni (1980) para spot (*Leiostomus xanthurus*), Komada (1993) para salmão (*Oncorhynchus rhodurus*), Maciel (1997) para trairão (*Hoplias cf. lacerdae*), Souza (1999) para surubim (*Pseudoplatystoma corruscans*), Carvalho (2001) para dourado (*Salminus maxillosus*) e Costa (2003) para jaú (*Paulicea luetkeni*).

Experimentos comportamentais e bioquímicos sobre preferências gustatórias indicaram que alguns compostos químicos, em especial, aminoácidos livres, betaína, nucleotídeos, nucleosídeos, aminas, açúcares e outros hidrocarbonetos, estimulatórios dos sistemas quimiorreceptores parecem desempenhar papel importante na indução alimentar (Hara, 1992; Bone *et al.*, 1995; Kasumyan e Doving, 2003).

De acordo com Yamashita *et al.* (2006), receptores gustativos específicos sensíveis para toxinas sugerem a existência de um mecanismo para evitar presas venenosas e substâncias que apresentam maior afinidade e adaptação a determinado receptor.

Segundo Hara (1992), as células intermediárias são estágios iniciais e intermediários que levam aos tipos celulares principais (sensoriais e sustentação). Da mesma forma, para este autor, as degenerativas são estágios finais das demais

células. Elas possuem núcleos pinocíticos e citoplasma claro, com mitocôndrias aumentadas, vesículas lobuladas e sistemas membranosos. Entretanto, Reutter (1992) relatou que as células intermediárias e degenerativas encontradas no corpúsculo gustativo não são tipos celulares distintos. Apesar das controvérsias, vale a pena destacá-las, uma vez que a renovação celular no corpúsculo gustativo, ainda não é compreendida.

Olfacção – Epitélio olfativo

As narinas dos peixes são orifícios localizados na parte anterior do focinho, que abrigam as coanas nasais e se relacionam com o sentido do olfato e, às vezes, ao do paladar. Não apresentam movimentos voluntários e a passagem da água por elas ocorre sempre de forma passiva, enquanto os odores são detectados pelo epitélio olfativo conectado ao nervo olfatório (I). O espectro de sensibilidade ao cheiro e sabor é diferente para as mesmas substâncias, pois algumas são detectadas apenas pelo odor, enquanto outras, pelo sabor, ou ainda, por ambos.

O epitélio olfativo é um neuroepitélio pseudoestratificado prismático, situado no interior das cavidades nasais, que contêm os quimiorreceptores da olfação, responsáveis pela sensibilidade olfativa. Ele é formado por três tipos celulares: as células olfativas (sensoriais), de sustentação e basais. As células de sustentação são prismáticas, largas no ápice e estreitas na base, e apresentam microvilos na sua superfície, que se projetam para dentro da cavidade olfatória. Essas células possuem um pigmento acastanhado responsável pela cor amarelo-castanho da mucosa olfativa. As células basais, pequenas e arredondadas, situam-se na porção basal entre as células olfativas e de sustentação, são as células-tronco (*stem cells*) do epitélio olfativo. As células olfativas são neurônios bipolares, que distinguem das células de sustentação por seus núcleos localizarem numa posição mais inferior, e por apresentarem dilatações elevadas nas extremidades (dendritos), de onde partem 6-8 cílios imóveis, que são quimiorreceptores excitáveis pelas substâncias odoríferas (Junqueira e Carneiro, 2004).

As células olfativas são características, pois, assim como os neurônios, prolongam-se do interior do bulbo olfatório até o sistema nervoso central, e podem ser substituídas. As células de sustentação encontram-se dispersas entre os milhares ou milhões de células olfativas. Ao contrário, os órgãos receptores dos demais Vertebrata dependem de fibras nervosas para a condução e propagação do estímulo recebido (Romer e Parsons, 1986, Hidelbrand, 1995).

Segundo Zaiden *et al.* (1998), existem controvérsias com respeito à atuação do sentido da olfação pelos peixes, como auxiliar no processo seletivo da alimentação.

O desenvolvimento da cavidade olfatória nos estágios iniciais de peixes foi descrito por diversos pesquisadores, dentre os quais, Dempsey (1978) para arenque do Atlântico (*Clupea harengus harengus*), Iwai (1980) para tilápia do Moçambique (*Tilapia mossambica*) e robalo (*Pagrus major*), O'Connell (1981) para anchova do Norte (*Engraulis mordax*), Appelbaum (1981) para carpa comum (*Cyprinus carpio*), Hansen e Zeiske (1993) para zebrafish (*Brachydanio rerio*), Zaiden *et al.* (1998) para tambaqui (*Colossoma macropomum*).

Hansen e Zeiske (1993) relataram que a diferenciação da placa olfatória em embriões e larvas de peixes é rápida e, posteriormente, esse processo é mais lento até sua completa formação.

Segundo Cole e Stacey (2006), muitos estudos realizados com olfação sugeriram que, geralmente, os peixes usam feromônios para mediar uma variedade de funções reprodutivas e não reprodutivas. Estes autores relataram ainda, que a resposta ventilatória poderia facilitar a descoberta de odores, pelo aumento do fluxo de água no epitélio olfativo.

De acordo com Yasmashita *et al.* (2006), a cisteína (Cis), aminoácido estimulante olfatório mais potente para diversas espécies, ativou respostas até mais fortes, sugerindo que estímulos olfatórios e gustatórios pudessem funcionar permutando ou complementando, iniciando uma sucessão de comportamentos alimentares. Esses autores relataram ainda que, além da gustação e olfação, outros

estímulos, como visual e táctil, podem ser requeridos para conclusão da sucessão inteira do comportamento alimentar.

2.2.2. Mecanorrecepção – Sistema de linha lateral e audição

Sistema de linha lateral - Neuromastos

O sistema de linha lateral, presente nos peixes e nas larvas aquáticas de anfíbios, parece funcionar como meio de determinação das mudanças de pressão e correntes na água. Os receptores consistem em papilas sensoriais, ou seja, neuromastos, dispostos em fileiras, sobre o corpo, que se encontram na superfície da pele ou em canais cobertos, que se abrem para o exterior por meio de pequenos poros (Orr, 1986).

Na maioria dos peixes, há uma fileira de neuromastos de cada lado do corpo, que se ramifica em partes, na região cefálica, onde esse sistema é estruturado e constituído, principalmente, pelos canais: supra-orbital, infra-orbital, pré-opercular, mandibular e temporal. Dos neuromastos desse sistema, alguns permanecem superficiais, particularmente, entre as narinas e nos canais infra e supra-orbitais.

Diaz *et al.* (2003) verificaram que quando as larvas de sea bass (*Dicentrarchus labrax*) podem escolher entre a presa viva, a congelada e partículas de alimentos revolvidas pelo movimento da água, elas preferencialmente ingerem a presa viva. Portanto, a vibração da água ocasionada pelo movimento da presa pode ser percebida pelos neuromastos superficiais.

A relação dos neuromastos com o comportamento alimentar é mais óbvia em algumas espécies cujas larvas podem se alimentar no escuro (Appelbaum, 1976; Jones e Janssen, 1992; Mukai *et al.*, 1994). O mesmo se aplica ao adulto de torrent fish (*Cheimarrichthys fosteri*) (Montgomery e Milton, 1993) e aos juvenis de alewife (*Alosa pseudoharengus*) (Janssen *et al.*, 1995), que não podem detectar a presa se o sistema linha lateral estiver bloqueado patologicamente.

Em geral, o primeiro primórdio de neuromasto é observado ainda no embrião sob a epiderme, entre as vesículas ótica e óptica, e desenvolve e emerge na superfície

antes da eclosão. Nesta fase, as células desse neuromasto primordial são pouco diferenciadas, e várias horas depois, este neuromasto torna-se uma massa discóide sub-epidérmica envolvida por células achatadas, que convergem em uma cavidade apical.

Segundo Nakatani *et al.* (2001), todas as larvas recém-eclodidas de peixes apresentam neuromastos na cabeça e no corpo.

Audição – Ouvido interno e otólitos

O ouvido interno de Teleostei consiste funcionalmente de duas regiões discretas, o utrículo e os três canais semicirculares, como a região vestibular, e o sáculo e a lagena, como a região auditiva (Hoss e Blaxter, 1982).

Pouco se conhece a respeito do desenvolvimento do ouvido interno em peixes, especialmente sua citologia e histologia (Blaxter, 1986; Hoss e Blaxter, 1982; Matsuoka, 2001), embora os otólitos estejam presentes á eclosão e são usados para identificar a idade nas larvas (Blaxter, 1986).

Provavelmente, todas as larvas têm um labirinto suficientemente bem desenvolvido para dar percepção de equilíbrio logo após a eclosão. Ainda há dúvida sobre qual dessas regiões está diretamente relacionada com a audição, mácula sacular ou utricular.

Dale (1984) descreveu o desenvolvimento dos otólitos em ovos e larvas de bacalhau do Atlântico (*Gadus morhua*) e relatou que, provavelmente, a mácula sensorial desenvolve-se ao mesmo tempo. Larvas de arenque do Atlântico (*Clupea harengus*), com 25-26 mm de comprimento, têm uma mácula utricular bem desenvolvida (Blaxter e Batty, 1985).

De acordo com Xie *et al.* (2005), o desenvolvimento de otólitos pode ser morfológicamente, dividido em quatro fases: 1) fase esférica, o eixo antero-posterior do otólito não é distinto e a sua forma é esférica; 2) fase alongada, o otólito prolonga-se ao longo do eixo antero-posterior e começa o desenvolvimento rostro-anterior; 3) fase de formação do primórdio secundário, caracterizada pelo desenvolvimento de

primórdios secundários ao redor do otólito, que é composto pela região de crescimento primária cercada por primórdios secundários, e pela região de crescimento marginal, localizada externamente aos primórdios secundários, em secção sagital. Na região de crescimento primário, este aumenta de forma concêntrica ao redor do nódulo, e na de crescimento marginal, incrementos são formados fora dos primórdios secundários. Este aumento nas duas regiões é conectado, e indica que, nessas regiões, os incrementos são formados diariamente na mesma proporção, durante esta fase. 4) fase de inclusão da região de crescimento primário pela de crescimento marginal, a região de crescimento marginal incluiu totalmente a de crescimento primário, exceto anteriormente. Nenhum primórdio secundário adicional é formado nas áreas dorsal, posterior e ventral, enquanto primórdios secundários anteriores continuam aumentando com o crescimento do otólito.

Segundo Neave (1984), turbot (*Scophthalmus maximus*), em estágio de desenvolvimento avançado, e larva vitelínica de solha (*Pleuronectes platessa*) têm uma sensibilidade luminosa dorsal que envolve o uso das informações gravitacionais do labirinto.

É possível que algumas espécies respondam ao som somente quando a bexiga gasosa encher com gás, mas este aspecto da biologia da larva tem recebido pouca atenção por parte dos pesquisadores (Matsuoka, 2001).

2.2.3. Visão – Olhos

A estrutura essencial do olho é o globo ocular, situado em um recesso, a órbita. As suas paredes são formadas por três camadas dispostas concetricamente: a externa, constituída pela esclerótica e córnea, a média ou túnica vascular, pela coróide, corpo ciliar e íris, e a interna ou retina, que comunica com o cérebro pelo nervo óptico. As duas primeiras se originam do mesênquima e atuam na sustentação e nutrição do olho, e a retina (dupla camada) representa a parte sensorial, onde os estímulos visuais são recebidos e transferidos para o cérebro. Internamente, há um conjunto de câmaras preenchidas com líquidos aquosos ou gelatinosos: a anterior,

situada entre a íris e a córnea, a posterior, entre a íris e o cristalino, e o espaço vítreo, posterior ao cristalino e circundado pela retina. Nas câmaras anterior e posterior existe um líquido proteico, o humor aquoso, e no espaço vítreo, uma substância viscosa e gelatinosa, o corpo vítreo. No interior do globo ocular, próximo a face anterior, situa-se o cristalino, estrutura esférica nos peixes (Romer e Parsons, 1986), e na face anterior, a esclerótica se modifica formando, com o tegumento que a recobre, a córnea transparente (Junqueira e Carneiro, 2004).

O olho é um órgão especializado para fotorrecepção, processo que envolve a conversão da energia luminosa em potenciais de ação nervosos. Os fotorreceptores são dendritos modificados de dois tipos de células nervosas, os bastonetes, que são integrados em um sistema que é receptivo à luz de diferente intensidade, e os cones, constituem o sistema pelo qual podem ser percebidas imagens coloridas e são de três tipos funcionais receptivos às cores azul, verde e vermelha (Vasques *et al.*, 1998).

O conhecimento morfológico e funcional dos olhos é importante para entender o estudo do comportamento entre espécies biologicamente iguais ou distintas, pois os olhos de peixes exibem adaptações específicas ao ambiente aquático, sendo uma delas a variedade de fotorreceptores que contém pigmentos visuais sensitivos (Vasques *et al.*, 1998).

As diferenças entre os olhos de peixes e de outros Vertebrata, em geral, referem-se aos métodos de acomodação ou a adaptações especiais a um modo de vida particular (Orr, 1986).

A visão é fundamental para a sobrevivência da maioria dos peixes durante e após a transição para alimentação exógena no desenvolvimento inicial, pois a maioria deles é consumidor visual e usa esse sentido para evitar predadores. Em qualquer fase do desenvolvimento, a visualização de uma imagem começa com a captura de fótons por pigmentos visuais dos fotorreceptores na retina, seguida por uma cascata de reações enzimáticas que ativam a fototransdução e a propagação de impulsos para centros superiores no cérebro (Carvalho *et al.*, 2004).

Diaz *et al.* (2003) verificaram que larvas jovens de sea bass (*Dicentrarchus labrax*) não se alimentam no escuro, pois, como na maioria de larvas de peixes, a visão parece ser essencial na localização da presa.

Na avaliação do envolvimento da mecanorrecepção e da visão no comportamento alimentar de croaker do Atlântico (*Micropogonias undulatus*), Poling e Fuiman (1997) notaram que a importância relativa destas duas funções variou durante a ontogênese e a visão tornou-se dominante nas larvas mais desenvolvidas.

A percepção visual das larvas de peixes tem componentes funcionais de resolução de espaço, que permite a discriminação de detalhes, e resolução temporal, relacionada à detecção de movimento. A resolução temporal é a capacidade para identificar imagens idênticas em separado quando presentes dentro do campo de visão de um animal estimulado a uma determinada frequência (Carvalho *et al.*, 2004).

Carvalho *et al.* (2004) relataram que, uma melhora significativa na acuidade visual comportamental ocorreu durante as fases iniciais de desenvolvimento de truta arco-íris (*Oncorhynchus mykiss*), contudo, não há relato que descreva as mudanças da função visual durante este período em relação ao espaço (acuidade), temporal (detecção de movimento) e aspectos de baixa sensibilidade à luminosidade nessa espécie ou em outros salmonídeos. Estes mesmos autores concluíram que, melhorias significativas nas funções visuais, como acuidade, percepção de brilho e limiares escotópicos, acontecem durante desenvolvimento inicial e que, adicionalmente, estas capacidades sensoriais aumentadas refletiram mudanças na concentração de retinóides envolvidos na fototransdução, como também na estrutura dos fotorreceptores retiniais, provendo uma perspectiva integrada da função visual durante o desenvolvimento inicial em truta arco-íris (*Oncorhynchus mykiss*). Uma melhor compreensão destes processos pode prover informações para o manejo de populações impactadas de peixes.

Outros aspectos do desempenho visual em relação à alimentação foram investigados, especialmente, a percepção da distância do alimento, que aumenta com o comprimento corporal. Neave (1984) fez um dos poucos estudos sobre mudanças na

acuidade visual com a idade. Usando resposta opticomotora para faixas de diferentes comprimentos de ondas, ele demonstrou que a acuidade visual em larvas de solha (*Pleuronectes platessa*) e turbot (*Scophthalmus maximus*) tornou-se mais precisa nos primeiros 30 dias de desenvolvimento.

2.2.4. Equilíbrio – Bexiga gasosa

A bexiga gasosa, ou natatória, pode estar localizada na parte dorsal do corpo, acima do centro de gravidade do animal. Este arranjo permite ao peixe manter a postura sem depender de esforço muscular (Hildebrand, 1995).

Uma das funções da bexiga gasosa é a recepção dos sons e de pressão. As vibrações sonoras recebidas devem ser transmitidas para o ouvido interno, a fim de serem percebidas. Isto é efetuado por um par de longas expansões da bexiga gasosa para dentro da porção posterior do crânio, como ocorre nos bacalhaus e arenques, ou por três ou quatro pares de ossículos (aparelho de Weber) que se encontram posteriormente sobre ela e anteriormente sobre a perilinfa do ouvido interno, como nos guarús (Família Poecillidae), bagres (Família Pimelodidae) e carpas (Família Cyprinidae).

Uma outra função desempenhada pela bexiga gasosa é a amplificação do som. Segundo Hildebrand (1995), o conceito generalizado de que os peixes são silenciosos não está totalmente correto; muitos peixes produzem zumbidos, ruídos estridentes, guinchos, estalos e outros sons que são utilizados nos comportamentos de agressão, advertência e reprodutivos. A bexiga gasosa pode servir de órgão ressonador dos sons produzidos pelo ranger dos dentes faringianos, ou atritando certos ossos entre si. As vibrações podem ser produzidas pela ação de músculos intrínsecos da própria bexiga gasosa e alguns fisóstomos produzem sons por meio do controle da passagem de ar entre a bexiga gasosa e o intestino anterior (esôfago).

Segundo Blaxter (1986), as larvas de muitas espécies enchem a bexiga gasosa logo após a eclosão, provavelmente, pela ingestão de ar na superfície. Outras espécies, como arenque do Atlântico (*Clupea harengus*), enchem a bexiga gasosa

quando atingem um comprimento corporal de 30 mm, muito após eclosão. Anchova do Norte (*Engraulis mordax*) infla a sua bexiga gasosa com cerca de 10 mm (Hunter e Sanchez, 1976) e menhaden do Golfo (*Bevoortia patronus*) com 13 mm (Hoss e Phonlor, 1984), com poucos dias ou semanas de idade. Larvas de anchova do Norte (*Engraulis mordax*), fisóstoma, e de menhaden do Golfo (*Bevoortia patronus*) mostraram um ritmo diário (circadiano), elas enchem a bexiga gasosa pela ingestão de ar na superfície à noite (Hunter e Sanchez, 1976 e Hoss e Phonlor, 1984).

De acordo com Blaxter e Batty (1985), as larvas de arenque do Atlântico (*Clupea harengus*) não têm respostas de alarme a sons até a cápsula auditiva encher com gás, ao comprimento corporal de 24 mm.

2.3. Sistema Respiratório de peixes

A maioria dos peixes respira através de brânquias, mas durante a fase larval as trocas gasosas ocorrem através da pele. Este processo é possível porque, na larva existe uma grande superfície em relação ao volume corporal e não há escamas ou outros tecidos que representem uma barreira contra a difusão de gases. As larvas de algumas espécies apresentam uma “camada vermelha”, rica em mioglobina, ao longo do corpo, logo abaixo da pele e, aparentemente, esta camada auxilia na captação de oxigênio (Baldisserotto, 2002).

Segundo Bone *et al.* (1995), a maioria das larvas de Teleostei eclode com pequenas dimensões e dependente da respiração cutânea. Essa forma de respiração é adequada, uma vez que, muitas dessas larvas são transparentes e habitam regiões pelágicas, onde o oxigênio é abundante, e a hemoglobina não requerida poderia torná-los visíveis aos predadores. Com o crescimento das larvas, duas mudanças ocorrem afetando a respiração: a relação superfície/volume torna-se menor, acarretando menor área respiratória cutânea, e as rotas de difusão de gases tornam-se mais distantes. O crescimento ocorre quando a respiração branquial (alimentando amplamente a área de

difusão) torna-se essencial para muitos peixes ativos. O desenvolvimento da hemoglobina, ao mesmo tempo ou mais tarde, aumenta a capacidade do sangue de transportar oxigênio.

Blaxter (1986) afirmou que a respiração cutânea das larvas de Teleostei torna-se inadequada após algum tempo depois da eclosão, então as brânquias se desenvolvem.

Os Teleostei possuem cinco pares de arcos branquiais que sustentam numerosos filamentos, os quais possuem lamelas secundárias, que estão situadas a um ângulo reto do eixo do filamento e representam a superfície funcional respiratória, por onde o oxigênio é absorvido e difundido aos tecidos e ao sangue (Jobling, 1994).

As lamelas branquiais são recobertas por células epiteliais, tendo em seu interior células pilares, células mucosas e, em peixes de ambientes marinhos, as células cloragógenas, responsáveis pela remoção de cloreto do sangue (Takashima e Hibiya, 1995). A circulação do sangue dentro da lamela se faz num sentido, e a circulação da água por fora da lamela ocorre no sentido contrário, formando um sistema de contracorrente (Baldisserotto, 2002).

As brânquias são estruturas vitais para a saúde dos peixes, pois além de serem o principal local de trocas gasosas, também estão envolvidas nos processos de osmorregulação, equilíbrio ácido básico e excreção de compostos nitrogenados. Estas desempenham ainda a função sensorial da gustação. Portanto qualquer alteração nessa estrutura certamente comprometerá a sobrevivência dos peixes (Morgan e Tovell, 1973; Leonardo *et al.*, 2001).

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Material

Este trabalho foi realizado com piracanjuba, espécie da bacia do rio Grande (Figura 1).



Figura 1. Piracanjuba, *Brycon orbignyana* Valenciennes (1849) (Characiformes, Characidae, Bryconinae) (Val *et al.*, 2000).

As larvas de piracanjuba, *Brycon orbignyana* Valenciennes (1849) (Characiformes, Characidae, Bryconinae), utilizadas para os estudos morfológicos,

morfométricos e comportamentais foram coletadas nas dependências da Estação de Pesquisa e Desenvolvimento Ambiental de Volta Grande – EPDA – VG (Figura 2), situada à jusante da Usina Hidroelétrica de Volta Grande – Companhia Energética de Minas Gerais (CEMIG), localizada no município de Conceição das Alagoas, MG.



Figura 2. Estação de Pesquisa e Desenvolvimento Ambiental de Volta Grande – EPDA – VG (CEMIG), Conceição das Alagoas, MG, em novembro de 2004.

Os exemplares foram obtidos por desova induzida, a 27°C, sendo os reprodutores, um macho e uma fêmea, hipofisados duas vezes, seguindo a rotina do laboratório, o que resultou em uma desova com, aproximadamente, 72.292 ovos (dados fornecidos pela equipe técnica da referida Estação).

A desova foi transferida para as incubadoras do Laboratório de Reprodução Induzida da referida Estação (Figura 3). A eclosão dos ovos ocorreu 18 horas após a desova, sendo o momento da eclosão considerado quando 50% dos ovos estavam eclodidos.

Seguindo a rotina do referido laboratório, para minimizar o canibalismo entre as larvas de piracanjuba, às 12 horas após a eclosão, uma desova de curimba

(*Prochilodus lineatus*), com 14 horas após eclosão, foi transferida para as incubadoras junto com as larvas de piracanjuba.



Figura 3. Laboratório de Reprodução Induzida da EPDA – VG (CEMIG), Conceição das Alagoas, MG, em novembro de 2004.

3.2. Métodos

3.2.1. Parâmetros físico-químicos da água das incubadoras

Os parâmetros físico-químicos da água das incubadoras, tais como, temperatura ($^{\circ}\text{C}$), pH, condutividade (mS/cm), oxigênio dissolvido (mg/l) e salinidade (%), foram monitorados a cada seis horas, no momento da respectiva coleta. Para a tomada das medidas dos referidos parâmetros foi selecionada uma incubadora e utilizada uma sonda multi-parâmetros HORIBA, modelo U20.

3.2.2. Coleta e fixação dos exemplares para os estudos histológicos

As coletas dos exemplares foram executadas com peneiras pequenas de malha fina e um pulsá de aquário.

A idade das larvas foi determinada em horas e minutos após a eclosão, de acordo com as amostragens realizadas.

Foram coletados 15 a 20 exemplares a cada meia hora, a partir do momento da eclosão (zero hora) até 48 horas. Após este período, as larvas foram coletadas a cada uma hora até 72 horas após eclosão. A partir daí, as coletas foram feitas a cada 24 horas até 172 horas após eclosão. Foram realizadas, no total, 113 amostragens.

Imediatamente após as coletas, os exemplares foram fixados, à temperatura ambiente, na solução de fluido de Bouin, pelo período de 6 a 8 horas (Maciel, 1997). Após esse período, os exemplares foram transferidos para solução de álcool 70%, em que permaneceram até o momento da confecção das lâminas histológicas.

3.2.3. Processamento do material

O material foi processado no Laboratório de Morfofisiologia Animal Comparada do Departamento de Biologia Animal, DBA/UFV, e as lâminas foram coradas no Laboratório de Biologia Estrutural do Departamento de Biologia Geral, DBG/UFV.

Desidratação, diafanização e inclusão

Para a realização de cortes histológicos, o material foi incluído em parafina (54-56°C), conforme o seguinte procedimento:

- Desidratação em concentrações crescentes de álcool (70, 80 e 95%, Absoluto I, II e III), por quarenta e cinco minutos em cada solução;
- Diafanização em xilol (I, II e III), por quarenta e cinco minutos em cada solução;
- Inclusão em parafina (temperatura de fusão em estufa a 60°C), por quarenta e cinco minutos.

Microtomia

Foram feitos corte semi-seriados de 4 a 5 µm de espessura, em micrótomo rotativo Olympus Cut 4055I.

Coloração

Os cortes foram submetidos às técnicas de desparafinização e hidratação, e em seguida, às de coloração:

- Desparafinização:

- 3 Banhos de soluções de xilol, por 10 minutos cada;
- 1 Banho da solução álcool-xilol, por 5 minutos;
- 2 Banhos em álcool absoluto, por 5 minutos cada.

- Hidratação:

- Banhos em soluções de álcool em concentrações decrescentes (absoluto, 95, 80 e 70%), por 10 minutos cada.

Técnica de coloração pela Hematoxilina - Eosina (Bancroft e Stevens, 1996):

Utilizada para realizar estudos panorâmicos de rotina.

- Hidratação em água destilada corrente, por 3 minutos;
- Coloração com Hematoxilina de Harris, por 3 minutos;
- Lavagem em água corrente, por 3 minutos;
- Banho em solução de álcool comum, por 2 minutos;
- Contra - coloração em Eosina, por 30 minutos;
- Lavagem em água rapidamente, por 3 minutos;
- Desidratação em soluções de álcool puro absoluto I, II e III, por 3 minutos cada;
- Diafanização em xilol I, II e III, por dois minutos cada;
- Montagem das lâminas e lamínulas com bálsamo-do-Canadá natural ou Entellan.

O tempo utilizado para cada procedimento foi adaptado para larvas, de acordo com Maciel (1997).

Técnica de coloração pelo Ácido Periódico-Schiff - PAS (Bancroft e Stevens, 1996): Utilizada para detectar células mucosas (tegumento, intestino cefálico e

intestino anterior – esôfago) e caliciformes (intestinos médio e posterior) secretoras de glicoproteínas neutras e algumas ácidas, sulfomucinas.

- Hidratação em água destilada, por 3 minutos;
- Coloração com ácido periódico, por 15 minutos;
- Lavagem em água destilada corrente, por 2 a 5 minutos;
- Imersão em reagente de Schiff, por 30 minutos;
- Lavagem em água corrente, por 8 minutos;
- Coloração com Hematoxilina de Harris, por 30 segundos;
- Lavagem em água destilada, por 3 minutos;
- Desidratação em soluções de álcool puro absoluto I, II e III, por 3 minutos cada;
- Diafanização em xilol I e II, por 2 minutos cada;
- Montagem das lâminas e lamínulas com bálsamo-do-Canadá natural ou Entellan.

Técnica de coloração pelo Alcian Blue - pH 2,5 (Bancroft e Stevens, 1996):

Utilizada para detectar células mucosas (tegumento, intestino cefálico e intestino anterior – esôfago) e caliciformes (intestinos médio e posterior) secretoras de polissacarídeos ácidos carboxilados.

- Hidratação em água destilada, por 3 minutos;
- Coloração com Alcian blue (pH = 2,5), por 30 minutos;
- Lavagem em água destilada corrente, por 2 a 5 minutos;
- Imersão em reagente Nuclear fast red, por 10 minutos;
- Lavagem em água corrente, por 10 minutos;
- Desidratação em soluções de álcool puro absoluto I, II e III, por 3 minutos cada;
- Diafanização em xilol I e II, por 2 minutos cada;
- Montagem das lâminas e lamínulas com bálsamo-do-Canadá natural ou Entellan.

3.2.4. Análise do material

As análises das lâminas histológicas foram realizadas no Laboratório de Imagens do Departamento de Zootecnia, DZO/UFV, com auxílio de fotomicroscópio de luz trinocular Olympus BX50, acoplado a um microcomputador contendo um software de análise de imagens (Image Pro-Plus, versão 4.0).

Foram consideradas as seguintes características histológicas: Tegumento; Tipo de epitélio do aparelho digestório; Estruturação do intestino cefálico: caracterização da mucosa e das estruturas anexas da cavidade bucofaringiana; Estruturação dos intestinos anterior, médio e posterior e dos cecos pilóricos: caracterização da mucosa; Estruturação das glândulas anexas: fígado e pâncreas; Estruturação do sistema respiratório; Estruturação do sistema sensorial.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Parâmetros físico-químicos da água das incubadoras

Os parâmetros físico-químicos da água das incubadoras mantiveram-se em níveis aceitáveis para espécies tropicais (Boyd, 1982) e seus valores médios foram $26,18 \pm 0,40$ °C, pH $6,62 \pm 0,17$, $6,42 \pm 0,17$ mg/l de O₂, 0,05 mS/cm, 0,00% de salinidade.

4.2. Região cefálica das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyanus*

4.2.1. Tegumento

Nas larvas recém eclodidas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*) (00:00), medindo $3,62 \pm 0,17$ mm de comprimento-padrão (CP), a cabeça era revestida por um delgado epitélio estratificado pavimentoso, constituído por três camadas de células. Às duas horas após eclosão (CP = $4,00 \pm 0,11$ mm), escassas células mucosas estavam

visíveis no epitélio da região rostral da cabeça (Figura 4A). Às quatro horas após eclosão (CP = $4,32 \pm 0,06$ mm), esse epitélio era continuado pelo epitélio dos lábios e constituído por uma camada intermediária de células cúbicas, com núcleo único, arredondado e central, e citoplasma róseo, nas preparações em HE, e as camadas basal e superficial por células pavimentosas. Nas horas seguintes, o epitélio tornou-se mais uniforme e o número de células mucosas permaneceu inalterado (Figura 4B).

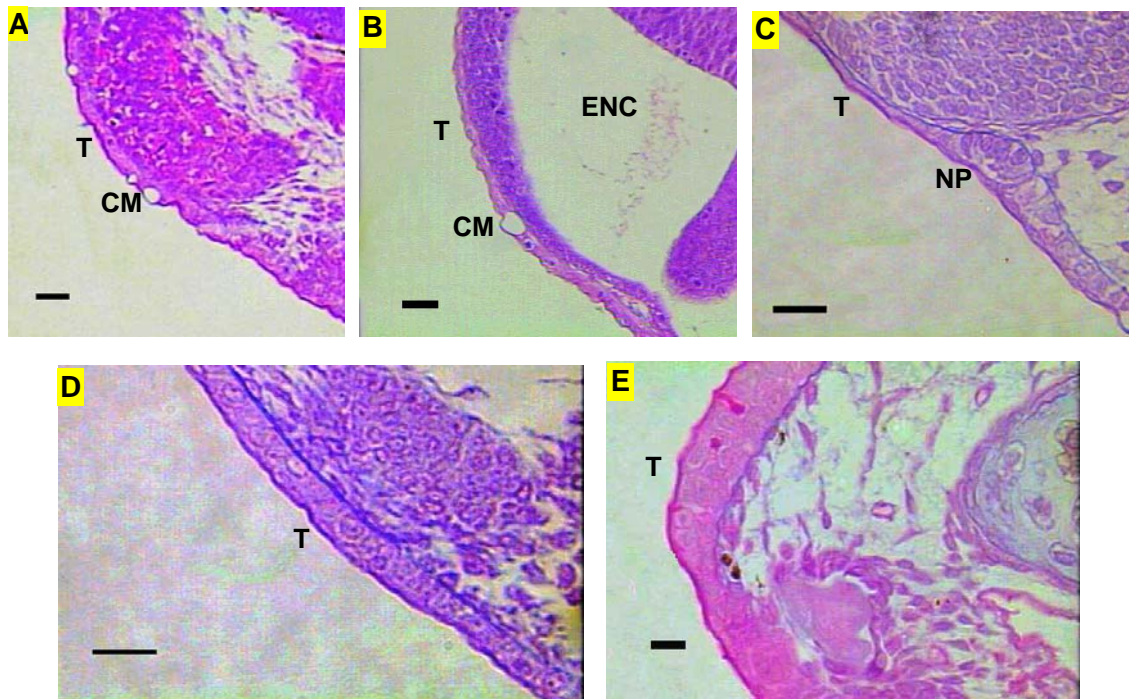


Figura 4. Região cefálica das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyanus* – Tegumento. Secções sagitais, HE. A – duas horas após eclosão; B - seis horas após eclosão; C - 15 horas após eclosão; D - 37 horas após eclosão; E – 56 horas após eclosão. CM - célula mucosa; ENC – encéfalo; NP – neuromasto primário; T – tegumento. (Barras = 20 μ m).

Nas larvas, às 15 horas após eclosão (CP = $5,42 \pm 0,18$ mm), as células das camadas basal e superficial permaneceram inalteradas e as da camada intermediária eram poliédricas tendendo a cúbicas e aumentaram em tamanho (Figura 4C). Algumas células mucosas, menores que as anteriormente descritas e em maior número, foram encontradas entremeadas às células epiteliais, assim como os corpúsculos gustativos e neuromastos primários, que se dispunham através das quatro camadas epiteliais (Figura 4C).

De acordo com Bone *et al.* (1995), os corpúsculos gustativos cutâneos podem desencadear o comportamento de investida sobre a presa, embora o alimento possa ser rejeitado após a percepção na cavidade bucofaringiana.

Nas larvas de piracanjuba, às 37 horas após a eclosão (CP = $7,31 \pm 0,20$ mm), o tegumento estava ainda mais estruturado e uniforme (Figura 4D) e o número de células mucosas aumentou na porção dorsal da região cefálica.

Segundo Twongo e MacCrimmon (1977), a presença de células mucosas na epiderme delgada e delicada das larvas, é uma proteção contra abrasão, que é requerida desde que a larva sai do córion e é exposta ao ambiente de areia granulosa e cascalho.

Às 56 horas após eclosão, nas larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*) (CP = $8,50 \pm 0,50$ mm), o número de camadas da epiderme que reveste a região cefálica variou entre quatro e cinco, sendo que, as camadas basal e superficial eram constituídas por células pavimentosas, e as intermediárias, por células cúbicas, com núcleo central (Figura 4E).

4.2.2. Aparelho digestório - Intestino cefálico

Padrão da mucosa

Nas larvas recém eclodidas (00:00) de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*) (CP = $3,62 \pm 0,17$ mm), o intestino cefálico encontrava-se fechado (Figura 5A), porém já delimitado por um delgado epitélio simples pavimentoso. Às quatro horas após eclosão (CP = $4,32 \pm 0,06$ mm), as porções mediana e posterior estavam abertas e eram revestidas por epitélio estratificado pavimentoso (Figura 5B). Entretanto, ainda não tinham conexão com o intestino anterior e a região anterior, assim como a boca, também estava fechada, e o epitélio era mais delgado nesta porção (Figura 5B). Às seis horas após eclosão (CP = $4,47 \pm 0,12$ mm), a cavidade bucal ampliava-se, a sua mucosa apresentava algumas ondulações (Figura 5C) e era possível distinguir três camadas epiteliais delgadas. As células da camada basal ou germinativa eram pavimentosas e formavam uma camada contínua, possivelmente, esta camada celular

corresponde aquele *stratum germinativum* descrito por Sarbahi (1940), Girgis (1952) e Maciel (1997), nas espécies por eles descritas.

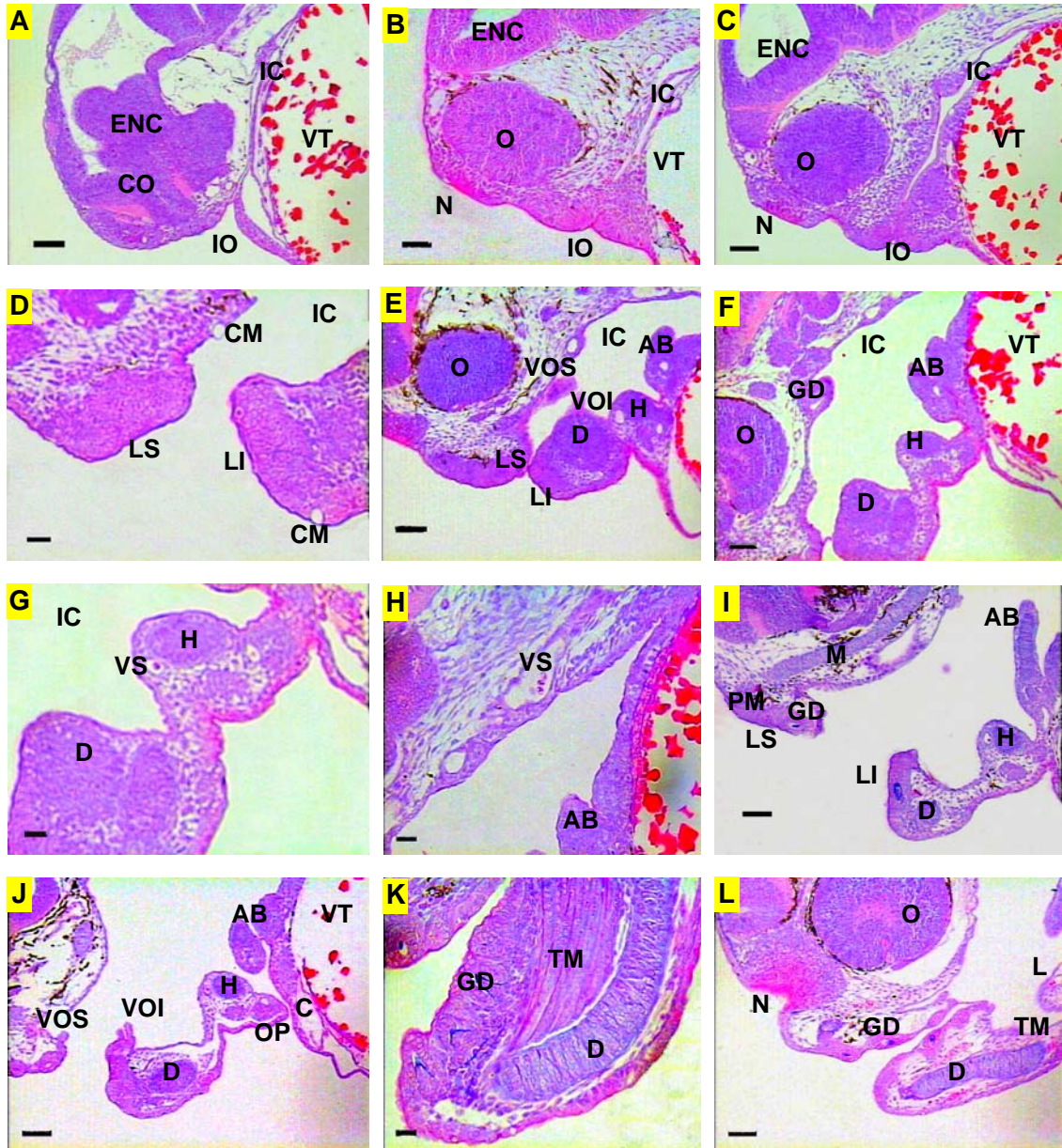


Figura 5. Região cefálica das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyanus* – Intestino cefálico (Cavidade bucofaringiana). Secções sagitais, HE. A – zero hora; B - quatro horas após eclosão; C - seis horas após eclosão; D - nove horas após eclosão; E – dez horas após eclosão; F, G e H – 13 horas após eclosão (G – assoalho porção anterior e H – porção posterior); I - 14 horas após eclosão; J – 15 horas após eclosão; K – 17 horas após eclosão; L – 19 horas após eclosão. AB – arcos branquiais rudimentares; C – coração; CM - célula mucosa; CO – cálice óptico; D – cartilagem do dentário; ENC – encéfalo; GD – germes dentários; H – cartilagem hióide; IO – incisura oral; IC – intestino cefálico; L – língua rudimentar; LI – lábio inferior; LS – lábio superior; M – cartilagem do maxilar; N – narinas em formação; O – olho em formação; OP – opérculo; PM – cartilagem do pré-maxilar; TM – túnica muscular; VOI – valva oral inferior; VOS – valva oral superior; VS – vaso sanguíneo; VT – vitelo. (Barras: A, B, C, E, F, I, J e L = 50 µm; D, G, H e K = 20 µm).

Entre oito e nove horas após eclosão (CP = $4,53 \pm 0,10$ a $4,70 \pm 0,08$ mm), com a abertura da boca, foram observadas as primeiras células mucosas no intestino cefálico, sendo encontradas na região anterior próxima ao lábio superior e no assoalho desta cavidade (Figura 5D).

Abaixo do epitélio, a lâmina própria era constituída por tecido conjuntivo frouxo, que se corava pela eosina, nas preparações de rotina. Podiam ser observados numerosos núcleos de fibroblastos que se coravam intensamente pelo corante básico, hematoxilina (Figuras 5A a 5L).

Nas larvas de piracanjuba, a partir das cinco horas após eclosão (CP = $4,39 \pm 0,08$ mm), foi verificado, na porção posterior do assoalho do intestino cefálico (faringe), rudimentos de arcos branquiais (Figura 5C). A partir das sete horas (CP = $4,51 \pm 0,17$ mm), na porção anterior, rudimentos da cartilagem do dentário foram visíveis (Figura 5D), e posteriormente, às 10 horas (CP = $4,79 \pm 0,13$ mm), estavam mais diferenciados, assim como rudimentos das cartilagens dos arcos branquiais e da cartilagem hióidea, que constituirá o suporte da língua, estavam evidentes (Figura 5E). Às 13 horas após eclosão (CP = $4,98 \pm 0,16$ mm), essas cartilagens estavam mais estruturadas e os germes dentários orais superiores (maxila superior) (Figuras 5F, G e H) e a vascularização dos arcos brânquias apareceram (Figura 5G), e na hora seguinte, às 14 horas (CP = $5,40 \pm 0,15$ mm), as cartilagens do pré-maxilar e do maxilar foram mais bem evidenciadas (Figura 5I). Na região anterior deste segmento, o epitélio não era uniforme, em razão da presença dos dentes orais em formação e da presença de células mucosas (Figura 5I).

Às 15 horas após eclosão (CP = $5,40 \pm 0,15$ mm), com a abertura do opérculo, iniciou a formação da câmara opercular, que será discutido posteriormente (Figura 5J). Às 17 horas após eclosão (CP = $5,54 \pm 0,16$ mm), a túnica muscular surgiu na porção anterior do assoalho do intestino cefálico (Figura 5K) e, às 19 horas (CP = $5,85 \pm 0,13$ mm), na língua (Figura 5L).

Nas larvas, às 22 horas após eclosão ($5,98 \pm 0,12$ mm de CP), os primeiros corpúsculos gustativos surgiram na superfície do II arco branquial, e às 24 horas,

estavam presentes também no I e IV arcos branquiais. Entretanto, até o momento da primeira alimentação (28 horas após eclosão), pouquíssimas células mucosas foram identificadas na mucosa do intestino cefálico. Nas horas posteriores, o número e o tamanho dos corpúsculos gustativos aumentaram na superfície dos arcos branquiais e em toda região posterior do intestino cefálico.

Nas larvas de piracanjuba (CP = $7,31 \pm 0,20$ mm), às 37 horas após eclosão, a camada muscular circular foi observada próxima ao arco branquial II e a longitudinal, mais espessa, após os dentes faringianos (Figura 6A). Às 43 horas (CP = $7,80 \pm 0,18$ mm), essas camadas estavam presentes próximas aos arcos branquiais (Figura 6B). A túnica muscular externa era longitudinal e a interna, circular. Estas túnicas eram formadas por fibras musculares estriadas esqueléticas, longas, com numerosos núcleos e, em secções longitudinais, apresentavam-se sob forma de faixas estreitas, com núcleos periféricos. Essas fibras apresentavam estriamentos claros e escuros, alternados e regulares. Os núcleos do tecido conjuntivo da lâmina própria, dispostos próximos aos núcleos das fibras musculares, eram distintos destes pelo tamanho e por apresentar a cromatina condensada e por uma coloração mais intensa que a dos núcleos das fibras musculares.

Às primeiras células mucosas secretoras de glicoproteínas ácidas carboxiladas (positivas para *Alcian Blue*, pH 2,5, e negativas para PAS) foram identificadas nos exemplares com 64 horas após eclosão (CP = $8,47 \pm 0,37$ mm), e até às 172 horas após eclosão (CP = $11,94 \pm 0,80$ mm), não se verificou nenhuma célula mucosa positiva para PAS. Às 148 horas após eclosão, no sexto dia, nas larvas medindo $11,11 \pm 0,33$ mm de CP, as células mucosas (AB+) eram numerosas na região posterior do intestino cefálico, em particular, no teto, entre os dentes faringianos, e na superfície dos arcos branquiais (Figuras 6C e D).

As células mucosas do epitélio de revestimento do intestino cefálico das larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*) eram glândulas unicelulares, encontradas isoladas ou agrupadas. A sua forma era muito variável, pois quando isoladas, eram arredondadas e, quando agrupadas, tinham a forma de frasco ou piriformes.

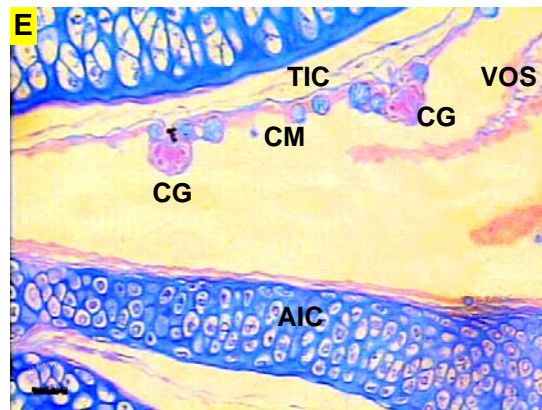
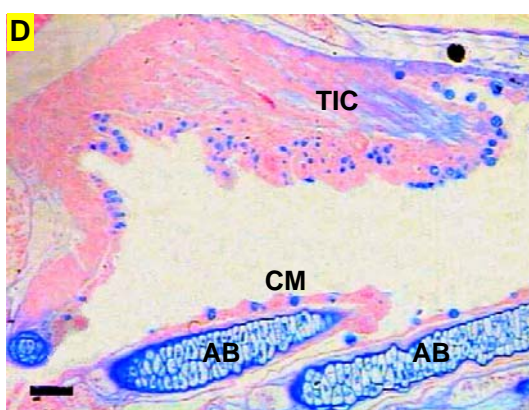
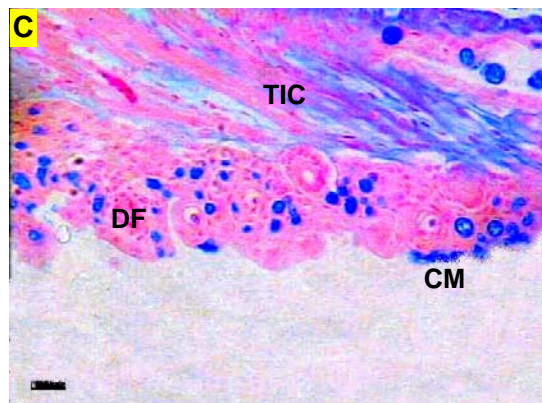
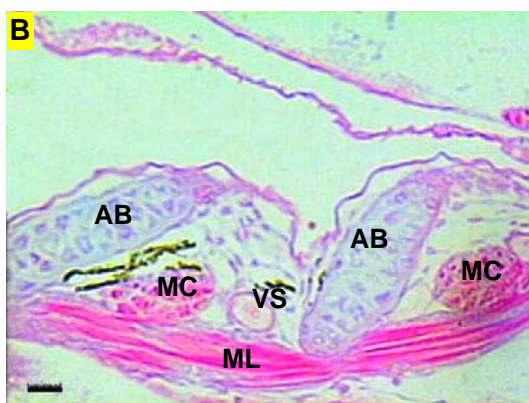
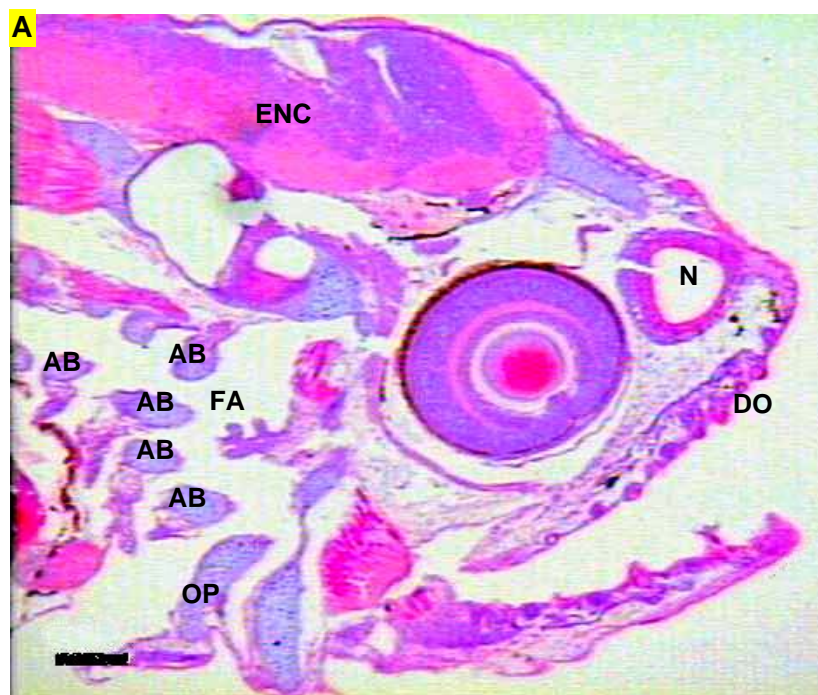


Figura 6. Região cefálica das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyianus* – Intestino cefálico: Túnica muscular, células mucosas e corpúsculos gustativos. Secções sagitais. A – 37 horas após eclosão (HE); B – 43 horas após eclosão (HE); C, D e E – 148 horas após eclosão (Alcian Blue). AB – arcos branquiais; AIC – assoalho do intestino cefálico; CG – corpúsculos gustativos; CM - célula mucosa; DF – dentes faringianos; DO – dentes orais; ENC – encéfalo; MC – túnica muscular circular; ML – túnica muscular longitudinal; N – narinas; O – olho; TIC – teto do intestino cefálico. (Barras: A = 100 μ m, B – E = 20 μ m).

Essas células eram mais estreitas no pólo apical, que se abria no lúmen desse segmento (cavidade bucofaringiana), entre as células epiteliais superficiais, por meio de um diminuto poro (Figura 6E). Essa descrição foi compatível com a de Twongo e MacCrimmon (1977) para as larvas de truta arco-íris (*Salmo gairdneri*) e de Maciel (1997) para as de trairão (*Hoplias cf. lacerdae*).

Vários autores, dentre eles Moitra e Sinha (1972) e Twongo e MacCrimmon (1977), sugeriram que o muco secretado pelas células mucosas é utilizado para agrupar partículas de alimentos, que serão filtradas pelo aparelho branquial, e, alternativamente, para proteger a mucosa de material áspero e auxiliar na deglutição do alimento.

Segundo Costa (2003), a presença das células mucosas distribuídas no epitélio da cavidade bucofaringiana indica a existência de uma camada protetora contra abrasões físicas, tanto de um suposto alimento, quanto de partículas inertes no meio ambiente.

Os corpúsculos gustativos presentes no intestino cefálico (cavidade bucofaringiana) das larvas de piracanjuba, eram estruturas isoladas, em forma de frasco, em geral, grandes e posicionados perpendicularmente ao epitélio (Figura 6E). No epitélio desse segmento, eles podiam ser vistos projetados no lúmen, quando apenas metade ou mais da sua altura dispõe-se entre as células das camadas mais superficiais (Figura 6E).

De acordo com Komada (1993), as diferenças no padrão de distribuição, densidade e tamanho desses corpúsculos na cavidade bucofaringiana podem estar associadas às diferenças de hábitos alimentares nas diferentes classes de tamanho.

Todos os corpúsculos gustativos observados no intestino cefálico das larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*) eram suportados por papilas dérmicas e aumentaram, em todas as regiões, em número e tamanho, principalmente em comprimento, com o crescimento do peixe, assim como a espessura do epitélio do intestino cefálico (Figura 6E).

Lábios

Nas larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), com duas horas após eclosão (CP = $4,00 \pm 0,11$ mm), os lábios estavam delimitados, entretanto, foram mais evidenciados às quatro horas após eclosão (CP = $4,32 \pm 0,06$ mm) (Figuras 5B e 7A). O epitélio do lábio superior era estratificado, constituído por seis camadas de células, sendo contínuo com o epitélio do rostro. A camada superficial possuía células pavimentosas, as intermediárias, tinham células que variavam de poliédricas, com núcleo central e arredondado, a pavimentosas, com núcleo único e lentiforme, e a camada basal ou germinativa era constituída, por sua vez, por pequenas células cúbicas. Entre seis e 13 horas após eclosão (CP = $4,47 \pm 0,12$ a $4,98 \pm 0,16$ mm), em secção sagital da região cefálica, o epitélio do lábio superior era mais espesso e proeminente (Figuras 5C a 5H). Entretanto, a partir das 15 horas (CP = $5,42 \pm 0,18$ mm), com a formação dos dentes orais, o epitélio do lábio superior tornou-se mais delgado que o do inferior (Figura 5J). Às 20 horas após eclosão (CP = $5,88 \pm 0,12$ mm), corpúsculos gustativos foram encontrados isolados, em forma de barril, no lábio superior (Figura 7D).

Segundo Souza (1999), a presença de corpúsculos gustativos nos lábios de surubim (*Pseudoplatystoma coruscans*) indica uma relação com a forma de localização e seleção do alimento.

A partir de 29 horas após eclosão, nas larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*) (CP = $6,40 \pm 0,11$ mm), o epitélio dos lábios superior e inferior era estratificado, constituído por número variado de camadas, que diminuía gradativamente no sentido da região cranial do intestino cefálico e da comissura labial (Figura 7E). Às 56 horas após eclosão (CP = $8,50 \pm 0,50$ mm), a porção rostral dos lábios era mais espessa, formada por oito camadas de células; nas porções laterais, o epitélio era mais delgado, constituído de três a cinco camadas de células, sendo contínuo com o epitélio do rostro (Figuras 7B e 7C). As células da camada superficial e a maioria das células da camada basal eram pavimentosas, com núcleo único e lentiforme, e as células das camadas intermediárias eram poliédricas, com a maioria

delas possuindo um núcleo central e arredondado (Figuras 7B e 7C). Internamente à camada basal do lábio inferior, encontrava-se a cartilagem de Meckel, em formação (Figura 7C). Abaixo do epitélio, a lâmina própria de tecido conjuntivo frouxo e a cartilagem hialina estavam em formação. As células mucosas, assim como corpúsculos gustativos, não foram observadas no epitélio do lábio superior até 172 horas após eclosão (CP = 11,94 ± 0,80 mm), entretanto, às 56 horas após eclosão, observou-se um corpúsculo gustativo no lábio inferior (Figura 7C). O epitélio dos lábios das larvas de piracanjuba era, portanto, do tipo estratificado pavimentoso, sem células mucosas (Figuras 7A a 7C).

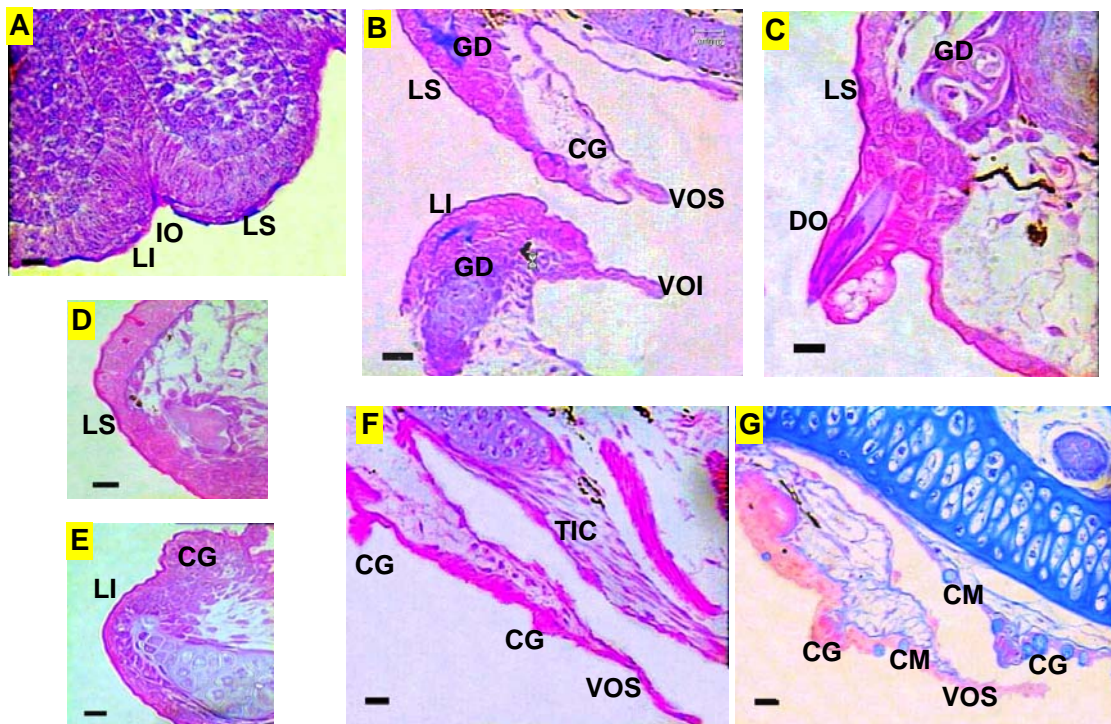


Figura 7. Região cefálica das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyanus* – Intestino cefálico: Lábios e valvas orais. Seções sagitais. A – quatro horas após eclosão (HE); B – 20 horas após eclosão (HE); C - 29 horas após eclosão (HE); D e E – 56 horas após eclosão (HE); F – 43 horas após eclosão e G – 148 horas após eclosão (Alcian Blue). CG – corpúsculo gustativo; CM - célula mucosa; DO – dentes orais; GD – germe dentário; IO – incisura oral; LI – lábio inferior; LS – lábio superior; TIC – teto do intestino cefálico; VOI – valva oral inferior; VOS – valva oral superior (Barras: A, B, C, F e G = 20 µm; D e E = 10 µm).

De acordo com Agrawal e Mittal (1992), os lábios e as estruturas relacionadas a eles apresentam adaptações à natureza do alimento e aos hábitos alimentares.

Abertura e posição da boca

Nas larvas de piracanjuba, com uma hora após eclosão (CP = $3,85 \pm 0,20$ mm), surgiu próximo e anterior ao vitelo e ventralmente ao corpo, uma incisura oral (Figura 5A), sendo esta evidenciada na hora seguinte. Entretanto, entre três e quatro horas após eclosão (CP = $4,27 \pm 0,06$ e $4,32 \pm 0,06$ mm), ocorreu um espessamento no epitélio desta região. Posteriormente, esta incisura oral começou a deslocar-se para a região anterior da cabeça, verificando assim, o início da migração da boca para a posição definitiva e característica da espécie (Figura 5B).

A boca das larvas de piracanjuba abriu entre as oito e nove horas após eclosão ($4,54 \pm 0,17$ e $4,53 \pm 0,10$ mm) (Figura 5D), foi quando se verificou a primeira célula mucosa na cavidade bucal, já citada anteriormente (Figura 5D). Os lábios superior e inferior possuíam um epitélio contínuo com o epitélio da cabeça (Figuras 5B a 5E). A boca continuou migrando (Figuras 5E a 5L) e às 20 horas após a eclosão (CP = $5,88 \pm 0,12$ mm), alcançou a posição definitiva. Na espécie *Brycon orbignyanus* (Valenciennes, 1849), a boca é terminal (Figuras 5L e 6A).

Maciel (1997) relatou que, em larvas de trairão (*Hoplias cf. lacerdae*), aos dois dias após eclosão, a boca tinha a posição semiventral e, aos três dias após eclosão, assumia a posição terminal característica da espécie. Nas larvas de jaú (*Paulicea luetkeni*), Costa (2003) observou que a fenda bucal surge ventralmente a partir de 8 horas após eclosão, e ao longo do desenvolvimento, ainda não funcional, a boca ocupa a posição semiventral, às 26 horas, e a posição terminal, até 28 horas após eclosão. De acordo com Gisbert *et al.* (2002), este evento acontece em consequência do crescimento e da diferenciação do esplancnocrânio.

Carvalho (2001) verificou que, em larvas de dourado (*Salminus maxillosus*), a boca encontrava-se aberta e pode ser chamada de sub-terminal, às 16 horas após a eclosão, mas, apesar da presença de dentes orais e germes dentários, não se pode

afirmar que ela estivesse funcional, e às 18 horas após a eclosão, ela estava estruturada e ocupava a posição terminal definitiva.

Valvas orais

As valvas orais das larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyianus*) surgiram a partir das 10 horas após a eclosão (CP = $4,79 \pm 0,13$ mm), como um prolongamento da mucosa próximo dos lábios para o interior da cavidade bucal (Figura 5E). Às 15 horas após eclosão (CP = $5,42 \pm 0,18$ mm), as valvas orais inferior e superior estavam em formação (Figura 5J), e às 20 horas (CP = $5,88 \pm 0,12$ mm), estavam completamente estruturadas (Figura 7D). Elas eram constituídas por epitélio dorsal e ventral, entre os quais se interpunha a lâmina própria, de tecido conjuntivo frouxo, em que eram encontradas poucas fibras musculares lisas dispersas. Alguns corpúsculos gustativos estavam dispostos no epitélio ventral da valva oral superior (Figuras 7D, F e G), sendo que, nas larvas, com 43 horas após eclosão (CP = $7,80 \pm 0,15$ mm), o número dessas estruturas aumentou no epitélio ventral da valva oral superior e no dorsal da inferior (Figura 7F).

Nas larvas de piracanjuba, os epitélios dorsal da valva oral superior e o ventral da valva oral inferior eram similares, histologicamente, ao ventral da valva superior e ao dorsal da inferior, mas possuíam, aproximadamente, a metade da sua espessura e não foram encontrados, em sua superfície, corpúsculos gustativos e células mucosas (Figuras 7F e G).

No sexto dia após eclosão (148 horas), nas larvas de piracanjuba com $11,11 \pm 0,33$ mm de CP, os corpúsculos gustativos presentes nas valvas orais eram sustentados por papilas dérmicas de tecido conjuntivo, e as células mucosas secretavam glicoproteínas ácidas (*Alcian Blue* - pH 2,5 positivas) (Figura 7G).

As valvas orais de peixes Teleostei são tidas como dobras simples da mucosa bucal, em forma de meia-lua. Essas valvas, epitélio-conjuntivas, são formadas, em parte, por fibras elásticas e musculares lisas. Contraídas, elas se aplicam sobre a

parede bucal e são quase invisíveis, dilatadas, elas se tocam ao contraírem-se borda a borda e fecham inteiramente a boca. Esse fato é que lhes dá o nome de “lábios internos” (Bértin, 1958).

Maciel (1997) verificou, em larvas de trairão (*Hoplias cf. lacerdae*), que as valvas orais funcionavam para evitar o refluxo de água durante a fase expiratória do ciclo respiratório, desta forma, direcionando o fluxo de água para a cavidade branquial onde ocorre a troca gasosa. Entretanto, pode-se inferir que nas larvas de piracanjuba, em estudo, além desta função, elas também auxiliam na seleção do alimento, em razão da presença e disposição dos corpúsculos gustativos encontrados em seu epitélio.

Dentições oral e faringiana

Entre 15 e 16 horas após eclosão (CP = $5,42 \pm 0,18$ e $5,51 \pm 0,13$ mm), após a formação das cartilagens do dentário (10 horas após eclosão, CP = $4,79 \pm 0,13$ mm) (Figura 5E), e do pré-maxilar e maxilar (14 horas, CP = $5,40 \pm 0,15$ mm) (Figura 5I), os germes dentários das maxilas superior e inferior encontravam-se em desenvolvimento (Figuras 5L e 8A). Às 17 horas após eclosão (CP = $5,54 \pm 0,16$ mm), eles estavam dispostos ordenadamente em fileiras e podiam ser diferenciados, com o ápice pontiagudo nas respectivas maxilas (Figura 8B).

Nas larvas, em estudo, às 22 horas após eclosão (CP = $5,98 \pm 0,12$ mm), os dentes orais emergiram do epitélio e tornaram-se funcionais (Figura 8C). Eles estavam estruturados, podendo, a partir deste momento, seus tecidos serem distintos (Figuras 8E e 9A).

Em larvas de piracanjuba, com 13 horas após eclosão (CP = $4,98 \pm 0,16$ mm), foi encontrado o aparelho dentário superior faringiano em formação, sendo observados seus germes dentários (Figura 8G). Às 19 horas após eclosão (CP = $5,85 \pm 0,13$ mm), as áreas dentíferas faringianas superior e inferior estavam estruturadas. Às 23 horas (CP = $5,98 \pm 0,12$ mm), esse aparelho estava mais constituído, quando foi verificado que os dentes eram do tipo cônico, com ápice pontiagudo. Assim sendo, as

dentições oral e faringiana estavam formadas às 22 horas após eclosão, ou seja, antes da primeira alimentação, que se deu às 28 horas após eclosão (CP = 6,35 ± 0,13 mm).

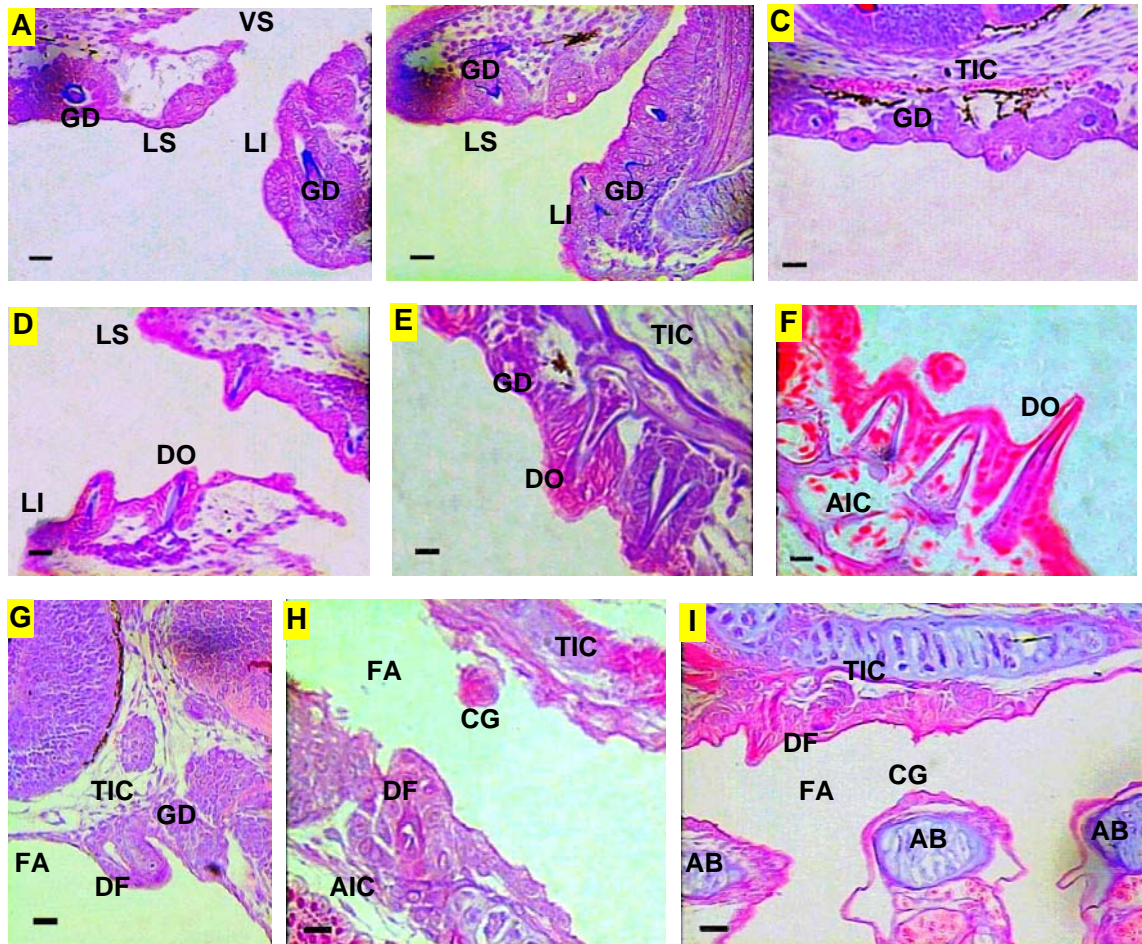


Figura 8. Região cefálica das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyanus* – Dentições oral e faringiana. Secções sagitais, HE. Dentição oral: A – 16 horas após eclosão; B – 17 horas após eclosão; C – 22 horas após eclosão; D – 24 horas após eclosão; E – 37 horas após eclosão; e F – 172 horas após eclosão. Dentição faringiana: G – 13 horas após eclosão; H – 43 horas após eclosão; e I – 124 horas após eclosão. AB – Arcos branquiais; AIC – Assoalho do Intestino céfalo; CG – Corpúsculo gustativo; DF – Dentes faringianos; DO – Dentes orais; FA – Faringe; GD – Germe dentário; LI – Lábio inferior; LS – Lábio superior; TIC – Teto do intestino céfalo, VS – Valva oral superior (Barras: A, B, C, D, G e I = 20 µm; E, F e H = 10 µm).

Com o desenvolvimento das larvas, às 43 horas após eclosão (CP = 7,80 ± 0,15 mm), verificaram-se corpúsculos gustativos presentes entre os dentes faringianos e opostos a eles (Figuras 6F e 8H).

A partir das 37 horas após eclosão, nas larvas de piracanjuba (CP = 7,31 ± 0,20 mm), em estudo, o aparelho dentário faringiano passou a mostrar uma estrutura definida (Figura 8I), ou seja, apresentou dentículos cônicos, que ocupavam a superfície dos faringobranquiais IV e dos ceratobranquiais V, modificados.

Nas larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), em estudo, a estrutura histológica dos dentes orais e faringianos era uniforme (Figura 9A). A polpa ocupava a porção central e era constituída, principalmente, por tecido conjuntivo, sendo aberta em sua base. Os odontoblastos, dispostos externamente a ela, contornam internamente a ortodentina, que, constituía a quase totalidade do dente (Figura 9A). A vitrodentina ou hialodentina, que reveste a ortodentina na porção correspondente à

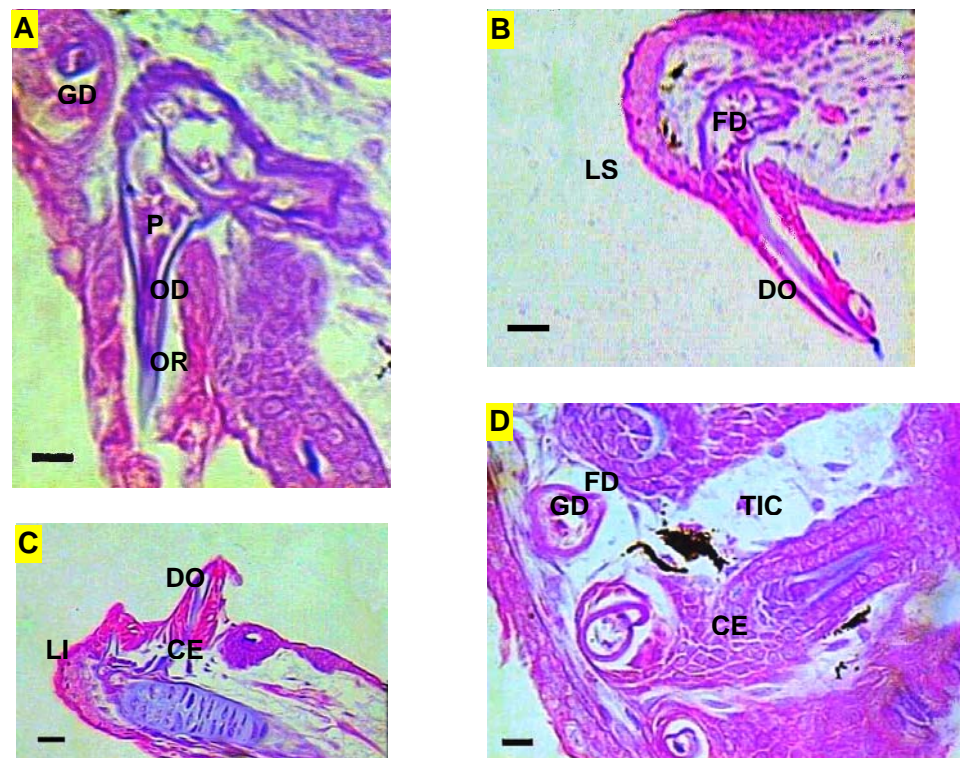


Figura 9. Região cefálica das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyanus* – Estrutura e família dentária. HE. Dentes orais: A – 30 horas após eclosão (Secção sagital); B – 31 horas após eclosão (Secção sagital); C – 32 horas após eclosão (Secção sagital); D – 68 horas após eclosão (Secção longitudinal). CE – Cordão epidérmico; DO – Dentes orais; GD – Germe dentário; LI – Lábio inferior; LS – Lábio superior; P – Polpa; OD – Odontoblasto; OR – Ortodentina; TIC – Teto do intestino céfalo (Barras: A e D = 10 µm; B e C = 20 µm).

coroa, nos peixes Teleostei, não foi identificada nos dentes dessa espécie, pois segundo Maciel (1997), a solução fixadora utilizada neste estudo tem ação descalcificante, e, de acordo com Hibiya (1982), os fixadores ácidos tornam a vitrodentina difícil de ser observada.

Segundo Bértin (1958), a ortodentina tem aparência de massa homogênea, possui canalículos nos quais se encontram os prolongamentos protoplasmáticos (fibras de Tomes) dos odontoblastos, sendo desprovida de canais pulpaes e vasculares.

As famílias dentárias foram evidenciadas nas larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*) (Figuras 9B, C e D), como descritas para lúcio (*Esox lucius*) por Bértin (1958) e trairão (*Hoplias lacerdae*) por Maciel (1997). Segundo esses autores, os germes dentários funcionais de cada família dentária são formados lado a lado nas superfícies oral e faringiana, independentes uns dos outros. De cada um deles desenvolve-se um cordão epidérmico, que é enviado à derme subjacente, do qual nascem dentes de substituição das diversas famílias dentárias.

Língua

Nas larvas de piracanjuba, às 10 horas após eclosão (CP = $4,79 \pm 0,13$ mm), os rudimentos das cartilagens que servirão de suporte para a língua surgiram na região anterior (cavidade bucal) do assoalho do intestino cefálico (Figura 5E). Às 13 horas (CP = $4,98 \pm 0,16$ mm), eles estavam mais evidentes, anteriores aos arcos branquiais, que, por sua vez, ainda eram rudimentares (Figuras 5F e G). Os condrócitos dessas cartilagens puderam ser observados nos exemplares a partir das 14 horas após eclosão (CP = $5,40 \pm 0,15$ mm) (Figura 5I). Até 172 horas após eclosão (CP = $11,94 \pm 0,80$ mm), o epitélio de revestimento da língua era delgado, formando como um cordão celular estreito de células pavimentosas e não foram encontrados corpúsculos gustativos. Entre os epitélios das faces dorsal e ventral da língua, dispunha-se tecido conjuntivo frouxo, formando a lâmina própria, que era mais celular próximo ao epitélio dorsal (Figuras 10A). Na base e no ápice da língua, as cartilagens

que formarão os ossos glossohial e hial estavam em desenvolvimento (Figura 10B). Abaixo do epitélio do dorso da língua, encontravam-se vasos sanguíneos (Figura 10B).

Segundo Maciel (1997), nas larvas de trairão (*Hoplias cf. lacerdae*), com três dias após eclosão, a língua surgiu a partir da extremidade cranial do esboço do ramo inferior do arco branquial I, com a musculatura anexa que se dirigiu oblíqua e cranialmente sob a mandíbula, formando um espessamento bucal. Nessas larvas, com nove dias após eclosão, a língua estava estruturada, e entre 10 a 30 dias, era retangular, com as bordas laterais livres, e sustentada pela cartilagem glossohial.

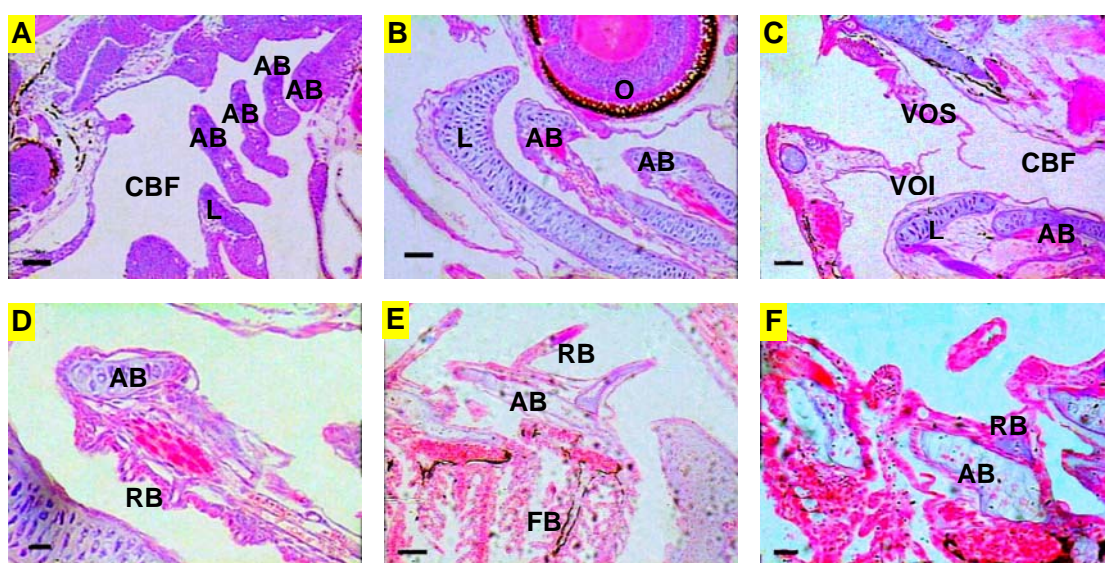


Figura 10. Região cefálica das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyianus* – Língua e Aparelho filtrador branquial. Secções sagitais, HE. Língua: A – 16 horas após eclosão; B – 44 horas após eclosão; e C – 46 horas após eclosão. Aparelho filtrador branquial: D – 48 horas após eclosão; E e F – 172 horas após eclosão. AB – Arco branquial; CBF – Cavidade bucofaringiana; FB – Filamentos branquiais; L – Língua; O – Olho; RB – Rastros branquiais; VOI – Valva oral inferior; VOS – Valva oral superior (Barras: A, B, C e E = 50 μ m; D e F = 20 μ m).

Aparelho filtrador branquial - Rastros branquiais

O aparelho branquial filtrador é constituído pelo conjunto de rastros branquiais, que se encaixam com os arcos adjacentes formando um filtro. Nas larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyianus*), os rastros branquiais desenvolvidos foram primeiramente encontrados na fase externa do arco branquial I, no segundo dia após eclosão, 48 horas (CP = 8,50 \pm 0,17 mm) (Figura 10C). Estes rastros eram robustos,

triangulares e pontiagudos e, provavelmente, atuam na proteção dos filamentos branquiais, que aparecem mais tarde no desenvolvimento (Figura 10C). No 7º dia após eclosão, às 172 horas (CP = 11,94 ± 0,80 mm), além dos rastros descritos anteriormente, também foi verificada a presença de rastros branquiais mais longos e filiformes (Figuras 10C e 10E). O encaixe entre rastros de arcos adjacentes forma um filtro que protege os filamentos branquiais e evita a perda de partículas alimentares, como tem sido relatado para espécies onívoras como pirá (*Conorhynchus conirostris*) (Rodrigues e Menin, 2005), matrinchã (*Brycon lundii*) e piau-três-pintas (*Leporinus reinhardti*) (Menin e Mimura, 1991c).

Segundo Menin e Mimura (1992), à medida que os indivíduos se desenvolvem, aumenta a eficácia seletiva para a captura do alimento, havendo, com a crescente complexidade do aparelho branquial filtrador, um refinamento na retenção de partículas.

4.2.3. Sistema Respiratório

O início da formação dos arcos branquiais em larvas piraicanjuba (*Brycon orbignyanus*) foi observado às cinco horas após a eclosão (CP = 4,39 ± 0,08 mm). Células se agruparam no assoalho do intestino cefálico, o que foi evidenciado por ondulações nesta região (Figura 5C). Rudimentos de cartilagens dos arcos branquiais estavam visíveis no assoalho da região posterior do intestino cefálico (faringe) dessas larvas entre sete e nove horas após eclosão (CP = 4,51 ± 0,17 a 4,70 ± 0,08 mm), sendo que, às dez horas após eclosão (CP = 4,79 ± 0,13 mm), estavam mais evidentes, mas ainda eram rudimentares. Nessa fase, uma pequena vascularização foi encontrada nesses rudimentos (Figura 5E). Posteriormente, com o crescimento das larvas, às 16 horas após eclosão (CP = 5,51 ± 0,13 mm), os cinco pares de arcos branquiais estavam distintos na faringe (Figura 11A).

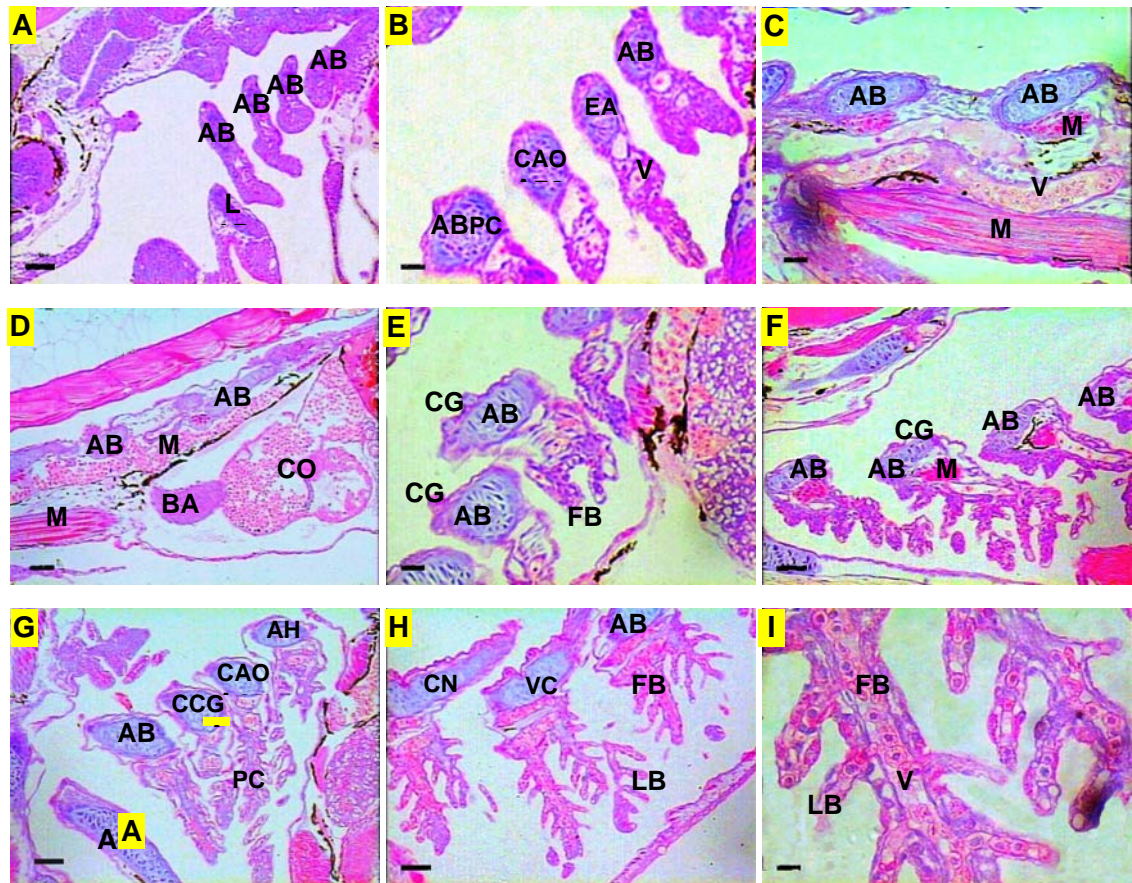


Figura 11. Região cefálica das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyanus* – Sistema respiratório: Arcos branquiais. Seções sagitais, HE. A – 16 horas após eclosão; B – 24 horas após eclosão; C – 28 horas após eclosão; D – 35 horas após eclosão; E – 36 horas após eclosão; F – 47 horas após eclosão; G – 60 horas após eclosão; H e I – 72 horas após eclosão. AB – Arcos branquiais; BA – Bulbo arterial; CO - Coração; CG – Corpúsculo gustativo; FB – Filamentos branquiais; LB – Lamelas branquiais; M – Túnica muscular; V – Vaso sanguíneo (Barras: A, D, F, G e H = 50 µm; B, C e E = 20 µm; I = 10µm).

Nas larvas de piracanjuba, em estudo, às 24 horas após a eclosão ($CP = 6,14 \pm 0,12$ mm), encontrava-se em formação nos arcos branquiais, uma dupla fileira de curtos filamentos branquiais (Figura 11B), que, às 36 horas ($CP = 6,96 \pm 0,16$ mm), estavam mais desenvolvidos e vascularizados (Figuras 11C e D). Aproximadamente, às 43 horas após eclosão ($CP = 7,80 \pm 0,18$ mm), partindo perpendicularmente a estes filamentos, as lamelas branquiais encontravam-se em formação. Os filamentos e as lamelas branquiais estavam voltados caudalmente para a cavidade opercular, sendo sustentados pelo arco branquial (Figura 11F).

Nessa fase, os arcos branquiais possuíam um eixo cartilaginoso, no qual penetrava a artéria branquial e inseriam-se feixes de fibras musculares (Figuras 11C a 11I), que darão funcionalidade e motilidade aos arcos branquiais.

Segundo Costa (2003), a presença de filamentos branquiais sugere que as larvas já possuem aparato respiratório mais eficiente, uma vez que a aquisição da respiração branquial permite aumento da área respiratória (Blaxter, 1986).

Os arcos branquiais dividem a faringe em duas câmaras: a branquial, entre o assoalho e teto e a face interna dos arcos branquiais, e a opercular, entre a face externa dos arcos branquiais e o opérculo. Menin e Mimura (1991a) consideram ainda a faringe mastigatória e a respiratória, mas ressaltaram que esta divisão é meramente didática, pois os ossos que sustentam os dentes faringianos são partes do esqueleto visceral e nos arcos branquiais ocorrem placas dentíferas.

Os arcos branquiais, revestidos por epitélio simples pavimentoso, em geral, é constituído de, pelo menos, quatro tipos celulares: células pavimentosas, mucosas, de cloro e neuroepiteliais (Leonardo *et al.*, 2001). Abaixo do epitélio, o tecido conjuntivo das brânquias é constituído por tecidos de sustentação (cartilagens), os quais penetram nos filamentos branquiais, e levam consigo ramos da artéria branquial com sangue rico em hemácias nucleadas, facilmente visíveis. Em larvas de piracanjuba, esse eixo foi observado a partir das nove horas após eclosão (CP = $4,70 \pm 0,08$ mm) (Figura 5E). Estas arteríolas branquiais do filamento capilarizam-se e emitem seus ramos capilares para as lamelas branquiais (Figuras 11H e I). Tais capilares têm fluxo inverso ao da corrente da água externa, o que permite a troca de gases por um mecanismo de contracorrente.

As brânquias recebem o sangue do pelo bulbo arterial (Figuras 11C e D), que é bastante elástico e ajuda a manter o fluxo do sangue nas artérias durante o relaxamento ventricular, para ser oxigenado, seguindo para a circulação sistêmica. Esse fato foi observado nas larvas de piracanjuba, aproximadamente, às 24 horas após eclosão (CP = $6,14 \pm 0,12$ mm) (Figura 11B).

Nos exemplares de *Brycon orbignyanus*, a partir das 24 horas após a eclosão (CP = 6,14 ± 0,12 mm), podiam ser observados corpúsculos gustativos desenvolvidos e grandes, em profusão, no epitélio que reveste os arcos branquiais (Figuras 11B e 11E), que aumentavam em número e tamanho com o desenvolvimento da larva.

Os arcos branquiais das larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*) eram protegidos pelo opérculo. Nos exemplares com 15 horas após eclosão (CP = 5,42 ± 0,18 mm), o opérculo se abriu para o exterior e a sua margem livre formou a cavidade opercular, que, posteriormente, abrigou os filamentos branquiais (Figura 5J). Às 36 horas após eclosão (CP = 6,96 ± 0,16 mm), opérculo cobriu totalmente os arcos branquiais (Figura 12A). O opérculo era constituído por músculos, tecido conjuntivo e tegumento (Figura 12B).

A constituição precoce das estruturas da cavidade parece estar relacionada à exigências mecânicas com funções biológicas como a respiração e alimentação (Vanderwalle *et al.*, 1992).

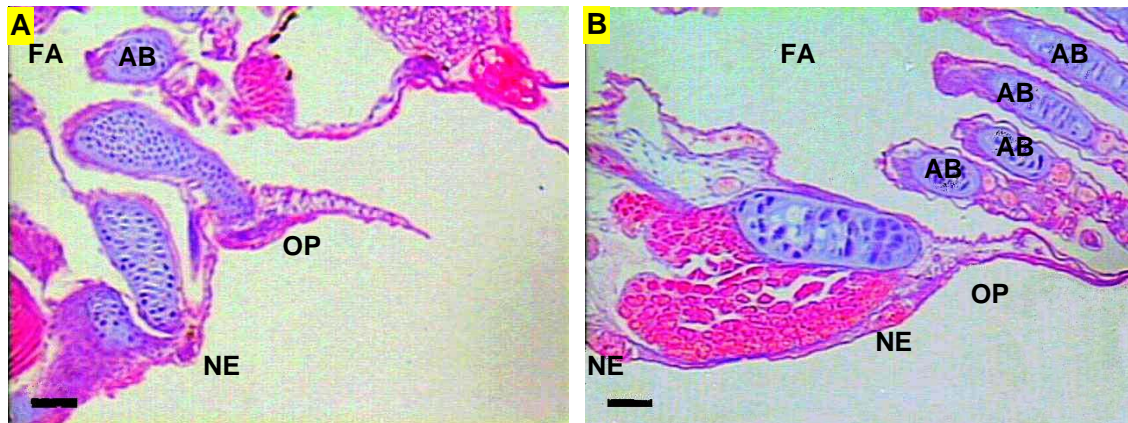


Figura 12. Região cefálica das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyanus* – Sistema respiratório: Opérculo. HE. A – 36 horas após eclosão (Secção sagital); B – 68 horas após eclosão (Secção longitudinal). AB – Arcos branquiais; FA – Faringe; NE – Neuromastos; OP – Opérculo (Barras = 50 µm).

A figura 13 mostra a região cefálica de uma larva de piracanjuba, *Brycon orbignyanus*, com 35 horas após a eclosão, alimentando-se com uma presa, e evidencia as principais estruturas dessa região em formação.

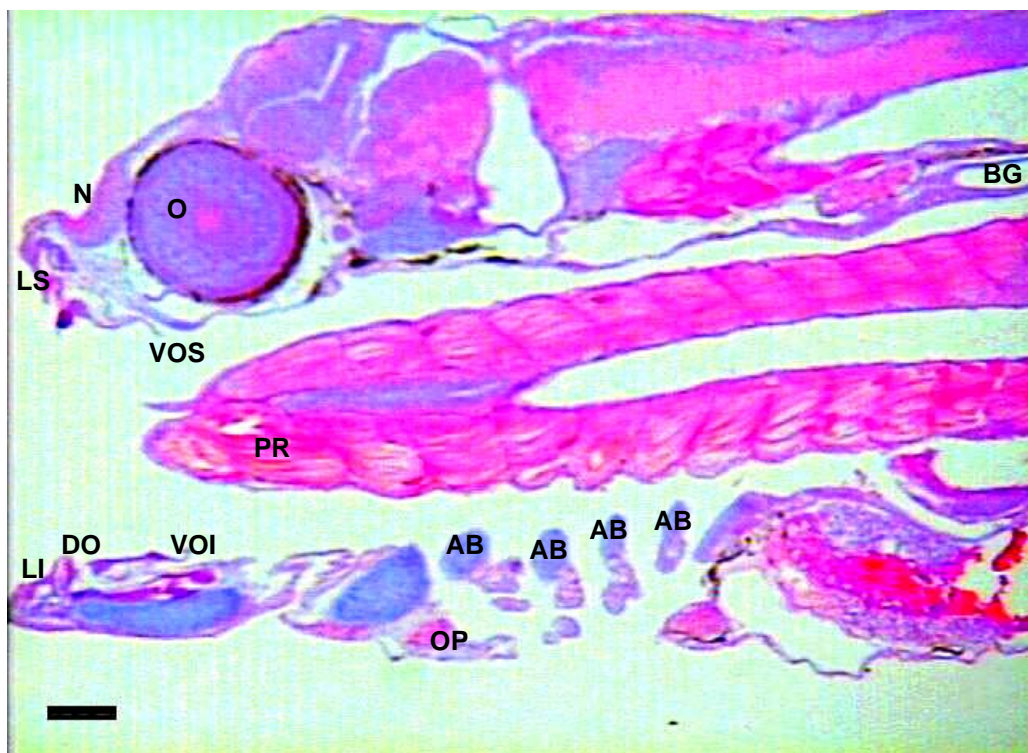


Figura 13. Larva de piracanjuba *Brycon orbignyanus* – Região cefálica. Secção sagital, HE. 35 horas após eclosão. AB – Arcos branquiais; BG – Bexiga gasosa; DO – Dente oral; LI – Lábio inferior; LS – Lábio superior; O – Olho; OP – Opérculo; N – Narina; PR – Presas; VOI – Valva oral inferior; VOS – Valva oral superior (Barra = 100 µm).

4.2.4. Sistema sensorial cefálico

4.2.4.1. Quimiorrecepção: Gustação e olfação

Gustação – Corpúsculos gustativos

Nas larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), as células que constituíam o corpúsculo gustativo eram alongadas, paralelas entre si e perpendiculares ao epitélio (Figuras 14A e B). O corpúsculo gustativo era constituído por células sensoriais (claras) e de sustentação (escuras). As células intermediárias e degenerativas que, em geral, são encontradas nos corpúsculos gustativos, não foram visualizadas em razão das preparações utilizadas neste trabalho. As paredes laterais dos corpúsculos gustativos eram convexas e a basal, achatada. A extremidade apical é estreita e abria-se na cavidade bucofaringiana por meio de uma região denominada campo receptor ou poro gustativo (Figura 14B).

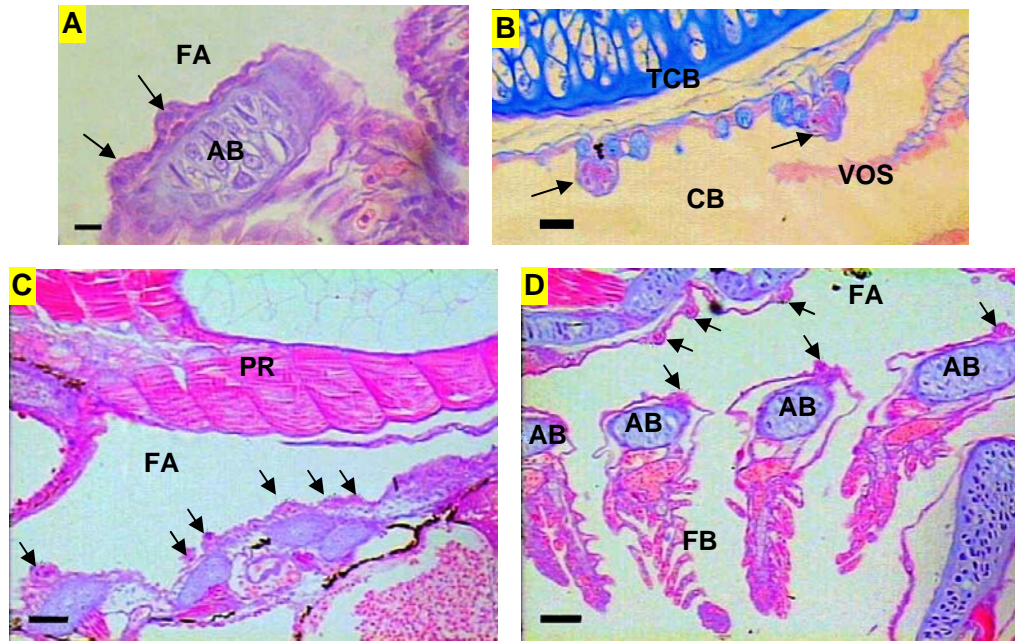


Figura 14. Região cefálica das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyana* – Quimiorrecepção: Gustação. Secções sagitais. A - 30 horas após eclosão (HE); B - 148 horas após eclosão (AB); C - 34 horas após eclosão (HE); D - 124 horas após eclosão (HE). AB – Arcos branquiais; CB – Cavidade bucal; CG – Corpúsculo gustativo; CM – Célula mucosa; FA – Faringe; FB – Filamentos branquiais; PR – Presa; TCB – Teto da cavidade bucal, VOS – Valva oral superior. Setas = Corpúsculos gustativos (Barras: A = 10 μ m; B = 20 μ m; C e D = 50 μ m).

As células sensoriais (claras) eram mais largas na região nuclear, o citoplasma era claro e o núcleo, elíptico, irregularmente lobulado, com grânulos cromatínicos (hetero ou eucromatina). Em secção transversal, essas células eram arredondadas e, com a coloração de rotina (HE) utilizada, seus corpos celulares apareceram azulados e os processos, avermelhados. As células de sustentação (escuras) circundavam ou entremeavam as sensoriais, eram pequenas, delgadas e numerosas, e estendiam-se da base até o campo receptor.

O primeiro rudimento de corpúsculo gustativo das larvas de piracanjuba (*Bycon orbignyana*) foi observado na valva oral superior, às 20 horas após eclosão (CP = 5,88 \pm 0,12 mm) (Figura 7E). A partir das 22 e 24 horas após eclosão (CP = 5,98 \pm 0,12 mm), esses corpúsculos encontravam-se mais desenvolvidos, principalmente na superfície dos arcos branquiais (Figura 11B). Às 25 horas após

eclosão (CP = $6,20 \pm 0,19$ mm), encontravam-se projetados entre as células epiteliais do esôfago. Alguns corpúsculos gustativos foram observados no epitélio que reveste a cabeça, sendo estes nivelados com as células epiteliais.

Os corpúsculos gustativos, encontrados nas larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), em estudo, foram vistos projetados na cavidade bucofaringiana (intestino cefálico) e no lúmen do intestino anterior – esôfago, em particular, na faringe sobre os arcos branquiais, e sustentados por papilas dérmicas elevadas de tecido conjuntivo, sendo que cada papila sustentava um único corpúsculo gustativo. Estes corpúsculos gustativos se projetavam na cavidade bucofaringiana (Figuras 7E, 7F, 7G, 10B, 10E, 10H e 12A a 12D).

Com o crescimento das larvas de piracanjuba, os corpúsculos gustativos aumentaram em número e tamanho, principalmente em comprimento, assim como a espessura do epitélio de revestimento desse segmento (Figuras 7G, 13A a 13D).

Komada (1993) verificou que, em salmão (*Oncorhynchus rhodurus*), espécie carnívora, os corpúsculos gustativos estavam presentes desde a fase inicial de desenvolvimento até no adulto. Este autor relatou que as diferenças do padrão de distribuição, da densidade e do tamanho dos corpúsculos gustativos na cavidade bucofaringiana, nas diferentes fases de desenvolvimento de uma espécie, podem estar associadas com as diferenças de hábitos alimentares nas diferentes classes de tamanhos. Fishelson *et al.* (2004), por sua vez, relataram que diferenças no número total e na distribuição dos corpúsculos gustativos na cavidade bucofaringiana de várias espécies de peixes cardeais (Apogonidae) indicam possíveis diferenças nos mecanismos de seleção e captura do alimento.

Matsuoka (2001), não observou corpúsculos gustativos nas larvas de sardinha japonesa (*Sardinops melanostictus*), até a fase da primeira-alimentação. Ele relatou que, os primeiros corpúsculos gustativos completos foram encontrados nas larvas com 16 dias após eclosão. Kawamura e Ishida (1985) verificaram que os primeiros corpúsculos gustativos em larvas de japonese flounder (*Paralichthys olivaceus*) surgiram aos 12 dias após a eclosão, e em dourada do Japão (*Pagrus*

major), conforme descrito por Iwai (1985), aos 15 dias após eclosão. Ishida e Kawamura (1985) sugeriram que a gustação não é requerida para a primeira alimentação de alguns peixes.

Segundo Twongo e MacCrimmon (1977) e Fishelson *et al.* (2004), os corpúsculos gustativos tornam-se mais numerosos e funcionais à medida que a larva se desenvolve, e Govoni (1980) relatou que o desenvolvimento funcional dos corpúsculos gustativos deve ajudar na seleção de alimentos exógenos.

Olfacção – Epitélio olfativo

As larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), recém eclodidas (zero hora) (CP = $3,62 \pm 0,17$ mm), apresentaram um par de áreas ectodérmicas espessadas na região rostral da cabeça, que definiriam o epitélio olfativo (Figura 15A). Às duas horas após a eclosão (CP = $4,00 \pm 0,11$ mm), estes espessamentos, denominados placas olfatórias, estavam evidentes (Figura 15B) e, entre as seis e oito horas após eclosão, tornaram-se convexas (Figuras 15C e D). Às 10 horas (CP = $4,79 \pm 0,13$ mm), eram planos (Figura 15E), e às 13 horas após a eclosão (CP = $4,98 \pm 0,16$ mm), passaram a ser, novamente, convexas (Figura 15F).

Com a formação e migração da boca nessas larvas, que ocupou a posição terminal, a placa olfatória também migrou em sentido dorsal e situou-se acima do focinho (Figura 15D).

Nas larvas de piracanjuba, às 19 horas após eclosão (CP = $5,85 \pm 0,13$ mm), as placas olfatórias tornaram-se côncavas (Figura 15G) e aprofundaram-se gradualmente (Figuras 15H e I) formando as cavidades olfatórias direita e esquerda (fossas nasais). Assim, o epitélio olfativo, que formou a placa olfatória, passou a constituir o assoalho e as paredes da cavidade olfatória (Figura 15I).

Segundo Lobo *et al.* (1969) e Romer e Parsons (1986), este evento ocorre, não somente, pela proliferação do mesênquima circundante que forma as proeminências nasais mediais e laterais, mas também pela subsequente expansão das fossetas olfatórias primitivas em direção látero-distal.

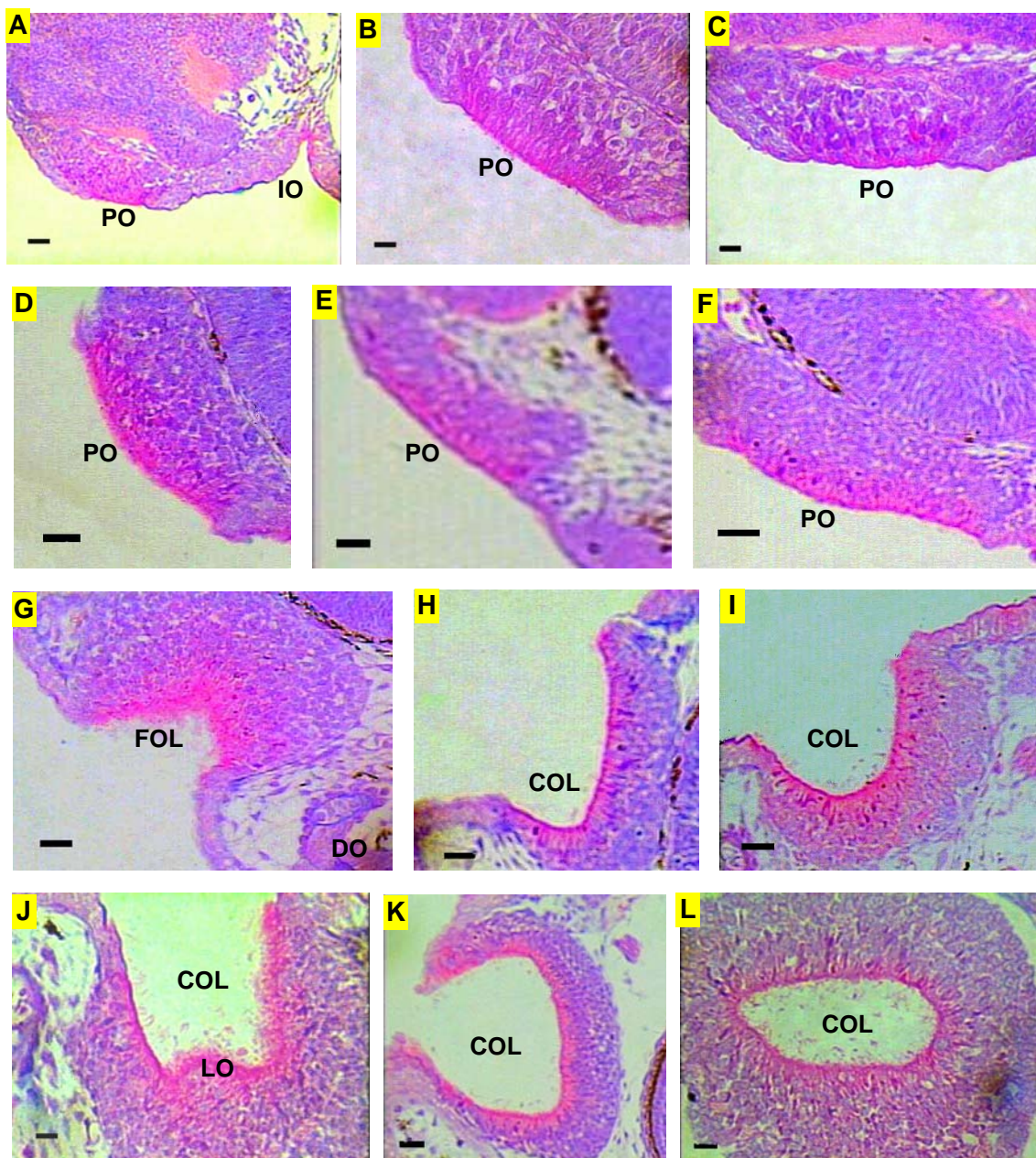


Figura 15. Região cefálica das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyana* – Quimiorrecepção: Olfacção. HE. Secções sagitais: A – zero hora; B – quatro horas após eclosão; C – seis horas após eclosão; D – oito horas após eclosão; E – dez horas após eclosão; F – 13 horas após eclosão; G – 19 horas após eclosão; H - 25 horas após eclosão; I – 30 horas após eclosão; J – 31 horas após eclosão; e K – 36 horas após eclosão. Secção transversal: L - 60 horas após eclosão. COL – Cavidade olfatória; DO – Dente oral superior; FOL – Fossa olfatória; IO – Incisura oral; LO – Lamela olfativa; PO – Placa olfatória (Barras: A, B, C, J e L = 10 μ m; D, E; G, H, I e K = 20 μ m; F = 50 μ m).

Com o desenvolvimento das larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyana*), às 30 horas após a eclosão (CP = 6,73 \pm 0,16 mm), as paredes da cavidade olfatória

elevaram-se e iniciaram a formação da primeira lamela olfativa, no assoalho das cavidades olfatórias (Figura 15J). Essas regiões eram revestidas de um epitélio simples prismático, constituído por células olfativas interpostas com as de sustentação (Figura 15J). Às 36 horas após a eclosão (CP = $6,96 \pm 0,16$ mm), as cavidades olfatórias eram amplas e arredondadas (Figura 15H). Em secção transversal, o epitélio olfativo era uniforme e revestia toda a cavidade olfatória (Figura 15I). Entretanto, até o final deste estudo, às 172 horas após a eclosão (CP = $11,94 \pm 0,80$ mm), as lamelas olfativas ainda não estavam formadas.

Matsuoka (2001) relatou que, no órgão olfatório de larvas de sardinha japonesa (*Sardinops melanostictus*), às quatro horas após eclosão, foram encontradas células receptoras ciliadas e de microvilos, o que também foi observado em larvas de dover sole (*Solea solea*), entre 1–2 dias, por Alpeubaum *et al.* (1983), em larvas recém-eclodidas de ishida (*Oplegnathus fasciatus*) por Ishida e Kawamura (1985), de large mouth bass (*Micropterus salmoides*), com três dias, e em larvas de tilápia do Nilo (*Oreochromis niloticus*), com 1,5 dias, por Kawamura e Washiyama (1989).

O número e a forma das lamelas olfativas estão relacionados com a espécie e idade da larva, e supõe-se que essas controlem o fluxo de água de uma maneira vantajosa (Hidelbrand, 1995). Desta forma, em peixes, as lamelas olfativas aumentam em número, durante a ontogenia, para atingir o total típico da espécie. Yamamoto e Ueda (1978) informaram que sardinha japonesa (*Sardinops melanostictus*), com 12 cm de comprimento, tinha 24 lamelas.

Segundo Kawamura (1991), as cavidades olfatórias ampliam-se e então o sentido da olfação torna-se funcional, em uma fase de vida mais inicial, que a pigmentação da retina e abertura da boca em peixes. Assim, o sistema olfatório de larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), em estudo, parece funcionar logo após eclosão, como reportado para anchova do norte (*Engraulis mordax*) por O'Connell (1981) e para sardinha japonesa (*Sardinops melanostictus*) por Matsuoka (2001).

Na maioria dos Teleostei, a água penetra em cada cavidade olfatória por meio de uma abertura comprimida, construída de modo que um fluxo contínuo atravessa o epitélio olfativo (Hidelbrand, 1995).

O movimento dos cílios das células olfativas conduz a água pelo órgão olfatório durante o estágio larval inicial, com menor mobilidade, e estes cílios podem diminuir em número com o aumento da atividade natatória e quando o sistema de ventilação adicional pelo saco nasal for desenvolvido (Kawamura e Washiyama, 1989).

4.2.4.2. Mecanorrecepção: Sistema de linha lateral e audição

Porção cefálica do sistema de linha lateral – Neuromastos

Nas larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), o neuromasto primordial estava presente na região cefálica, entre as vesículas ótica e óptica. Às 17 horas após eclosão, ele já havia rompido a epiderme e possuía uma cúpula diferenciada, eram formados por células sensoriais ciliadas e de suporte, radialmente organizadas. Este neuromasto cresceu rapidamente, e suas células sensoriais possuíam cinetocílios mais longos (Figuras 16A e B).

Santos (1991) verificou que larvas de sea bass (*Dicentrarchus labrax*) eclodem com neuromastos, situados na cabeça e no tronco, e que estas estruturas são provavelmente funcionais, pois possuem cúpula. Segundo este autor, essas larvas quando eclodem estão aptas a reconhecer estímulos químicos e outros estímulos sensoriais, importantes para o reconhecimento do ambiente circundante.

Segundo Miyake *et al.* (1997), provavelmente, os neuromastos primordiais originaram da placa ou vesícula ótica e foram denominados neuromastos óticos.

Nas larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), o número de neuromastos na cabeça cresceu com seu o desenvolvimento. Nessas larvas, às 28 horas após eclosão (CP = $6,73 \pm 0,16$ mm), um neuromasto foi verificado rostralmente na região cefálica (Figura 16C), às 30 horas, dois neuromastos foram observados nesta região

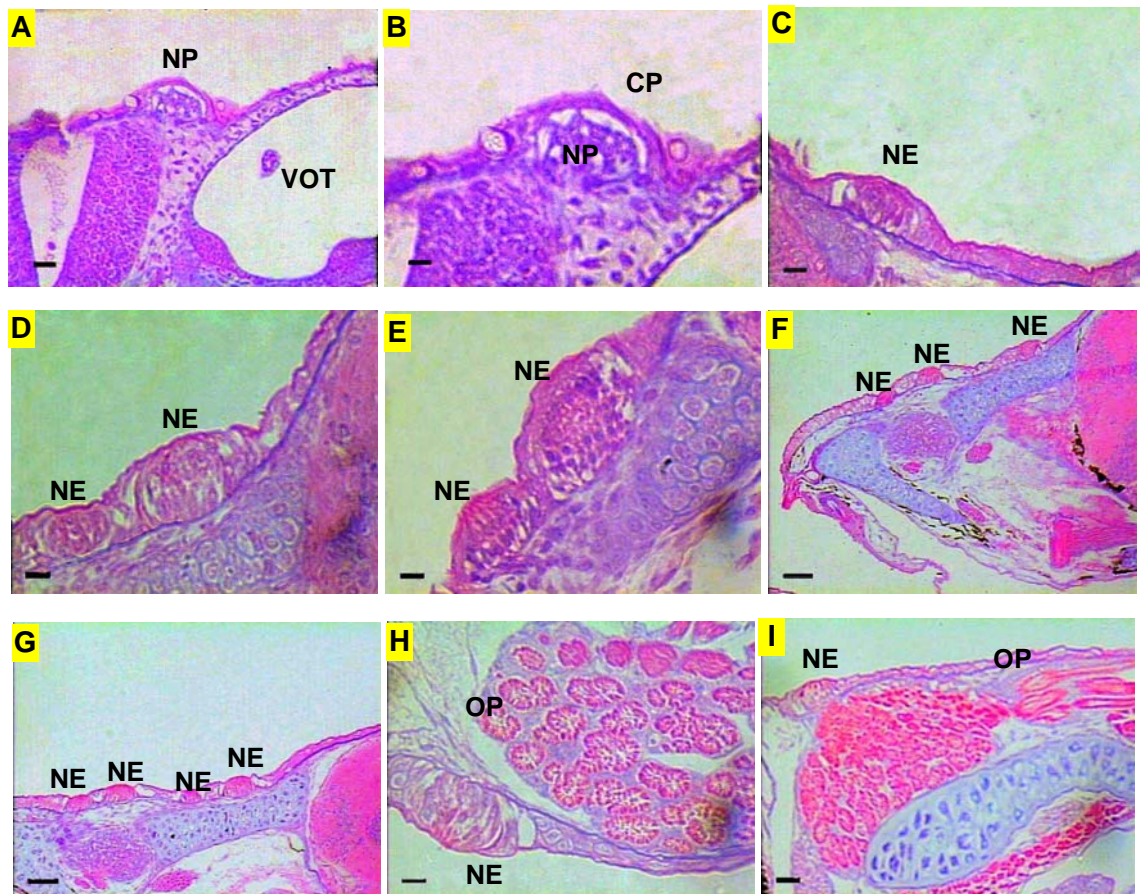


Figura 16. Região cefálica das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyana* – Mecanorrecepção: Linha lateral. Secções sagitais (HE). A e B – 17 horas após eclosão; C – 28 horas após eclosão; D – 30 horas após eclosão; E – 36 horas após eclosão; F – 46 horas após eclosão; G – 64 horas após eclosão; H e I – 68 horas após eclosão. CP – Cúpula; NP – Neuromasto primordial; NE – Neuromasto, OP – Opérculo; VOT – Vesícula ótica (Barras: A e I = 20 μ m; B, C, D, E e H = 10 μ m; F e G = 50 μ m).

(Figuras 16D e 16E). Às 46 horas (CP = $8,09 \pm 0,22$ mm), três neuromastos nivelados com a epiderme e alinhados entre si na região rostral da região cefálica da cabeça formavam uma fileira supra-orbital (Figura 16F), e às 64 horas após eclosão (CP = $8,47 \pm 0,37$ mm), já podiam ser identificados quatro neuromastos livres alinhados nesta região, e, provavelmente, farão parte de um dos canais orbitais (Figura 16G). Também foram observados neuromastos livres no epitélio opercular das larvas de piracanjuba, em estudo, às 56 horas após eclosão (CP = $8,5 \pm 0,17$ mm) (Figuras 16H e I).

Segundo Matsuoka (2001), os neuromastos livres formam pequenas cúpulas com um ápice mais ou menos cônico e quando estão inclusos em canais possuem

uma cúpula em forma de pirâmide que cobre a área sensorial em forma de losango, o que não foi verificado nas larvas deste estudo, até 172 horas após eclosão.

Nas larvas de sardinha japonesa (*Sardinops melanostictus*), o canal de linha lateral da região cefálica começou a formar em larvas com 20,9 mm de CP, quando os neuromastos livres começaram a aprofundar nos canais e a formação dos canais infra-orbital e mandibular precedeu ao dos canais supra-orbital e pré-opercular, que estavam completos em larvas com 32,5 mm de CP (Matsuoka, 2001).

A relação dos neuromastos com o comportamento alimentar é mais óbvia em algumas espécies cujas larvas podem se alimentar no escuro (Appelbaum, 1976; Jones e Janssen, 1992; Mukai *et al.*, 1994), o mesmo também se aplica aos adultos de torrent fish (*Cheimarrichthys fosteri*) (Montgomery e Milton, 1993) e aos juvenis de alewife (*Alosa pseudoharengus*) (Janssen *et al.*, 1995), que não podem detectar a presa se o sistema linha lateral estiver bloqueado patologicamente.

Audição – Otólitos e ouvido interno

As larvas recém-eclodidas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), com $3,62 \pm 0,17$ mm de CP, possuíam uma cavidade ótica estruturada, de forma oval, ampla e oca (Figura 17A).

Nas larvas recém eclodidas de japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) (Kawamura e Ishida 1985), largemouth bass (*Micropterus salmoides*) (Kawamura e Washiyama, 1989), marble goby (*Oxyeleotris marmoratus*) (Senoo *et al.*, 1994) e de sardinha japonesa (*Sardinops melanostictus*) (Matsuoka, 2001), o ouvido interno é uma vesícula auditiva oval com dois otólitos.

Segundo Blaxter (1986), provavelmente, todas as larvas recém-eclodidas têm um labirinto suficientemente desenvolvido para dar a percepção de equilíbrio, entretanto ainda não se pode afirmar se elas ouvem usando a mácula sacular ou utricular.

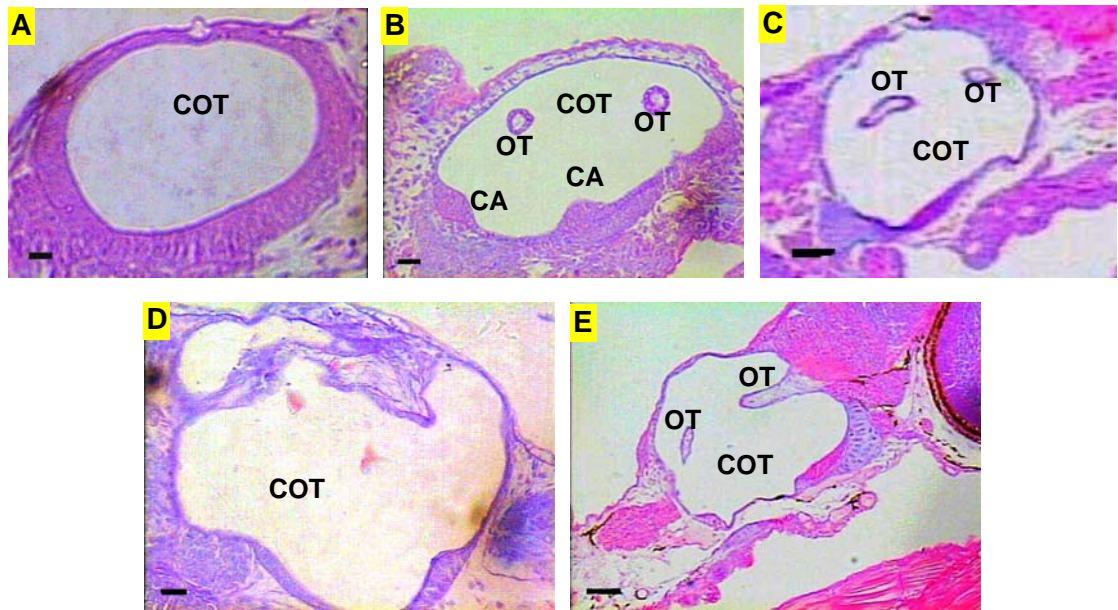


Figura 17. Região cefálica das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyus* – Mecanorrecepção: Audição. Secções sagitais. A – zero hora (HE); B – 17 horas após eclosão (HE); C e D – 24 horas após eclosão (HE e PAS); E – 32 horas após eclosão (HE). CA – Crista ampular; COT – Cavidade ótica; OT – Otólitos (Barras: A = 10 μ m; B e D = 20 μ m; C e E = 50 μ m).

Nas larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyus*), em estudo, às 17 horas após eclosão, medindo $5,54 \pm 0,16$ mm de CP, dois otólitos esféricos puderam ser evidenciados, alinhados lado a lado na cavidade ótica (Figura 17B), e a partir deste momento, na porção ventral desta cavidade, cristas ampulares com células sensoriais estavam visíveis (Figura 17B). Às 24 horas após eclosão, nas larvas com $6,14 \pm 0,12$ mm de CP, estes otólitos apresentaram-se em forma mais alongada (Figura 17C), e às 32 horas após a eclosão (CP = $6,82 \pm 0,15$ mm), estes otólitos estavam mais alongados e um já se comunicava com a borda anterior da cavidade ótica (Figura 17E).

Neste estudo, as larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyus*), de zero a 172 horas após eclosão (CP = $3,62 \pm 0,17$ a $11,94 \pm 0,80$ mm), o desenvolvimento dos otólitos apresentou três fases: esférica, alongada e de formação dos primórdios secundários (Figuras 17B, 17C e 17F), não completando as fases morfológicas distintas definidas por Xie *et al.* (2005).

Xie *et al.* (2005) verificaram que em jack mackerel (*Trachurus japonicus*), o tamanho máximo e a idade das larvas com otólitos esféricos foram 5,2 mm de CP e 16 dias. Enquanto os otólitos alongados variaram de 4,3 a 11,9 mm de CP e 11-25 dias. Esses autores encontraram otólitos formando primórdios secundários em larvas com 11,8 a 25,7 mm de CP e 24-50 dias, e com a região de crescimento primário, 20,2 mm CP e 33 dias.

Segundo Hibiya (1982), otólitos são estruturas calcificadas de origem ectodérmica, que podem ser constituídos de carbonato de cálcio, proteínas tipo queratina e mucopolissacarídeos. Nas larvas de piracanjuba, em estudo, provavelmente, os otólitos sejam constituídos por mucopolissacarídeos neutros, o que foi verificado às 24 horas após eclosão (CP = $6,14 \pm 0,12$ mm), com a reação positiva ao PAS (Figura 17D).

As larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyianus*) da eclosão até 172 horas após eclosão (CP= $11,94 \pm 0,80$ mm) apresentaram o desenvolvimento dos otólitos precoce, em comparação com o descrito por Xie *et al.* (2005) para larvas de jack mackerel (*Trachurus japonicus*).

Dale (1984) descreveu o desenvolvimento dos otólitos em embriões e larvas de bacalhau (*Gadus morhua*) e relatou que, provavelmente, a mácula sensorial desenvolveu ao mesmo tempo.

Nas larvas de sardinha japonesa (*Sardinops melanostictus*), às 79,5 horas, Matsuoka (2001) relatou que os três canais semicirculares com cristas tinham sido formados, e a partir desse momento, elas posicionaram horizontalmente e começaram a nadar para frente. Segundo este autor, a formação desses canais parece ser necessária para o equilíbrio do corpo dessas larvas, em que a bula pro-ótica estava cheia de gás e conectada com o utrículo, nos exemplares medindo 20,9 mm de CP.

Segundo Matsuoka (2001), o sáculo, a lagena e o sistema de bula auditiva-bexiga gasosa são importantes para a audição, e esta habilidade pode aumentar nas fases larvais posteriores e juvenis. Este autor relatou ainda que, a lagena, último órgão do ouvido interno a ser formado, foi primeiramente observada nas larvas de sardinha

japonesa (*Sardinops melanostictus*), medindo 20,90 mm de CP, e o sáculo estava completamente formado nos exemplares com 32 mm de CP.

4.2.4.3. Visão – Olhos

Em uma larva de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), de zero aos 30 minutos após eclosão (CP = $3,73 \pm 0,18$ mm), o cálice óptico, de parede dupla, estava evidente no mesênquima da cabeça. Este cálice era contínuo com o encéfalo anterior na sua extremidade distal expandida (Figura 18A). Ele possuía uma abertura grande, neste momento, e começava a envolver o primórdio do cristalino, que era um espessamento do ectoderma (Figuras 18A e B). A ligação do cálice óptico com o encéfalo se constringiu e formou o pedúnculo óptico. Uma hora após (1:30 após eclosão), nas larvas medindo $3,92 \pm 0,15$ mm de CP, a borda do cálice óptico envolveu totalmente a vesícula do cristalino, que já havia perdido sua ligação com o ectoderma. Neste momento, a fissura óptica, que se formou na superfície do cálice óptico e ao longo do pedúnculo óptico, estava visível (Figura 18C). Nesta fissura formarão os vasos sanguíneos.

Nos exemplares, em estudo, com cinco horas após eclosão (CP = $4,39$ mm \pm 0,08), a artéria hialóide estava visível e, provavelmente, irrigava a camada interna e o mesênquima do cálice óptico e a vesícula do cristalino (Figura 18D).

Com o desenvolvimento das larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), a fissura óptica permaneceu aberta e por ela projetou-se uma estrutura vascular alongada, o processo falciforme, que tem a função de nutrir a parte interna do globo ocular (Figura 19B). Segundo Lobo *et al.* (1969), na margem anterior deste processo, formará um pequeno músculo retrator do cristalino, o qual se prenderá à borda inferior do cristalino e o movimentará.

Desenvolvimento da retina

Nas larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), nas primeiras horas após eclosão, verificou-se que, na retina, originada das paredes do cálice óptico (projeção

do encéfalo anterior) (Figuras 18A e B), a camada externa formou o epitélio pigmentar, e a interna, a retina nervosa (Figuras 18D a 18L), com o descrito por Moore e Persaud (2000).

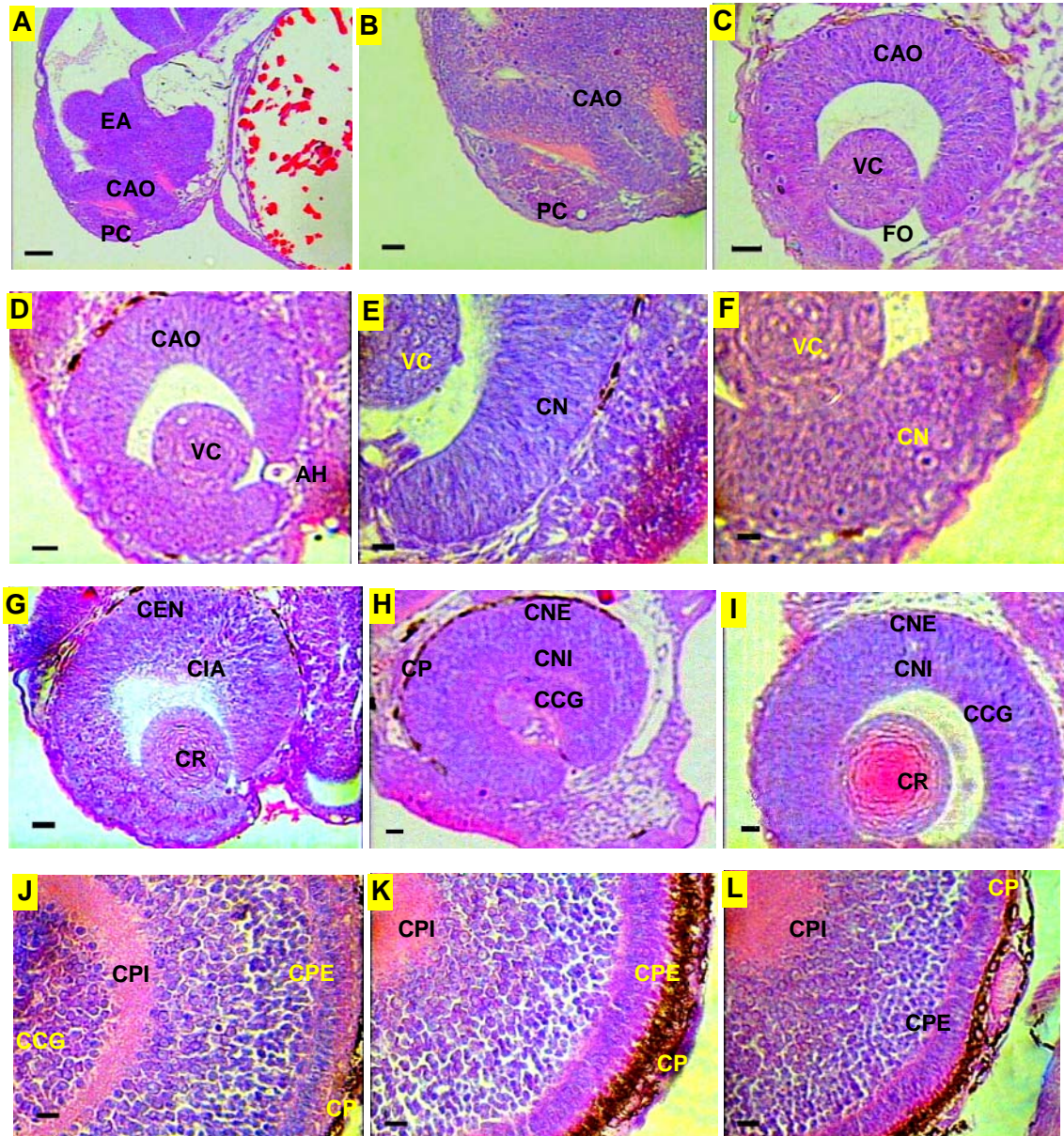


Figura 18. Região cefálica das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyanus* – Visão: Retina. Secções sagitais, HE. A e B – zero hora; C – uma hora e 30 minutos após eclosão (HE); D e E – cinco horas após eclosão; F – seis horas após eclosão; G - oito horas após eclosão; H - 13 horas após eclosão; I - 17 horas após eclosão; J - 25 horas após eclosão; K - 30 horas após eclosão; L - 32 horas após eclosão. AH – Artéria hialóide; CCG – Camada de células ganglionares; CEN – Camada externa nucleada; CIA – Camada interna anucleada; CN – Camada nuclear; CNI e CNE – Camada neuroblástica interna e externa; CAO – Cálice óptico; CPG – Camada pigmentar; CR – Cristalino; EA – Encéfalo anterior; FO – Fissura óptica; PC – Primórdio do cristalino; VC – Vesícula do cristalino (Barras: A = 50 μ m; B, C, D, G, H e I = 20 μ m; E, F, J, K e L = 10 μ m).

Nessas larvas, a região destinada a formar a área fotossensível da retina (porção óptica) encontrava-se uniformemente nucleada (Figuras 18D e E). Entre seis e oito horas após eclosão ($CP = 4,47 + 0,12$ mm), observaram-se mudanças na organização destas células, com a formação de uma camada interna anucleada (CIA) e outra externa nucleada (CEN) (Figuras 18F e G). A camada interna correspondeu à camada secundária da parede do cérebro, e a externa à do revestimento, que continha neuroblastos e espongioblastos jovens. Algumas das células dessa camada externa migram para o centro e estendem-se rapidamente por toda a sua extensão (Moore e Persaud, 2000).

Nos exemplares de piracanjuba, às 13 horas após eclosão ($CP = 4,98$ mm \pm 0,16), verificou-se a formação da região celular interna diferenciada e a constituição da camada neuroblástica interna (CNI), separada por uma delgada região anuclear (camada transitória de Chievitz, descrita por Lobo *et al.* (1969)) de células que não migraram e formaram a camada neuroblástica externa (CNE) (Figura 18H).

Segundo Lobo *et al.* (1969), algumas células grandes da camada neuroblástica interna deslocam-se para o interior e formam uma camada independente de células ganglionares (CCG), que foi verificada nas larvas de piracanjuba, a partir das 15 horas após eclosão ($CP = 5,42 \pm 0,18$ mm) (Figura 18I). Essas células enviam largos axônios para a superfície interna da retina. À medida que estas células nervosas convergem seus pontos de origem para o pedúnculo óptico, forma-se camada fibrosa no interior da camada de células ganglionares. Em continuidade com o pedúnculo óptico, estas células deixam o globo ocular e, juntas, ao longo do pedúnculo, formam o nervo óptico. A migração de células da camada neuroblástica externa para a interna oblitera gradualmente a camada transitória de Chievitz (Lobo *et al.*, 1969).

Nas larvas de piracanjuba, em estudo, às 17 horas após a eclosão ($CP = 5,54$ mm + 0,16), podia-se reconhecer três regiões nucleadas definidas, separadas entre si por regiões de caráter fibrilar. De dentro para fora, estas regiões foram: camada de células ganglionares (CCG), camada neuroblástica interna (CNI) e camada neuroblástica externa (CNE) (Figura 18I).

Segundo Patten (1969), as células grandes da camada de células ganglionares (CCG) são elementos condutores e, a partir das células da camada nuclear interna (CNI) originará neurônios bipolares, que transmitem impulsos procedentes dos bastonetes e cones para as células ganglionares. Nesta camada também se encontram núcleos das células de Sôsten, elementos fusiformes de origem neurógica (células de Muller), e células que enviam prolongamentos horizontalmente, comunicando entre si os grupos de células fotossensíveis. Os núcleos da camada nuclear externa (CNE) pertencem às células fotorreceptoras, cones (CO) e bastonetes (BA), sendo que os bastonetes são as últimas células a completar sua diferenciação. A camada interna do cálice óptico prolifera e forma o neuroepitélio, espesso, sob a influencia do cristalino em desenvolvimento. Subseqüentemente, estas células diferenciam-se na retina nervosa, região sensível á luz, que contém fotorreceptores (bastonetes e cones) e corpos celulares dos neurônios (células bipolares e ganglionares).

Nas larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), as células ganglionares e suas fibras nervosas, estenderam-se para os centros visuais do cérebro e foram as primeiras células a si diferenciar, fato que ocorreu às 20 horas após eclosão (CP = $5,88 \pm 0,12$ mm). Das células fotossensíveis, os cones foram observados em torno das 22 horas após eclosão, nos exemplares medindo $5,98 \pm 0,12$ mm de CP (Figuras 18J, K e L), e os bastonetes, últimas estruturas que adquiriram sua conformação definitiva, foram visíveis às 60 horas após eclosão (CP = $8,20 \pm 0,34$ mm) (Figura 19E). De acordo com Blaxter (1986), este fato significa que, quando os cones encontraram-se em condições de funcionar, os elementos de transmissão e o complexo mecanismo já estavam formados e preparados para entrar imediatamente em ação.

Uma retina constituída por cones na fase da primeira alimentação foi verificada em várias espécies, como goldfish (*Carassius auratus*) (Johns, 1982) e anchova do Norte (*Engraulis mordax*) (O'Connell, 1981) e, somente, um anguilídeo e um macrorídeo possuíam uma retina constituída por bastonetes. Nas larvas de zebra danio (*Danio rerio*), os bastonetes foram identificados aos 9 dias após eclosão

(Branchek e Bremiller, 1984), e de salmão do Pacífico (*Oncorhynchus* spp.), espécie que eclode em estágio mais avançado, alguns bastonetes foram verificados à eclosão (Ali, 1959).

Kuntz *et al.* (1983) relataram que, em larvas de guppy vivíparo (*Poecilia reticulata*), uma retina dupla bem diferenciada foi verificada ao nascimento e os bastonetes estavam presentes inclusive nos embriões. Segundo estes autores, em peixes, os bastonetes estão, possivelmente, envolvidos na percepção de movimentos e, talvez sejam importantes, no escape de predadores. Eles consideraram que guppy (*Poecilia reticulata*) recém nascidos necessitam evitar a predação da mãe e possuem bastonetes na retina ao nascimento.

Os bastonetes foram encontrados nas larvas de dourada japonesa (*Pagrus major*), ishidai (*Oplegnathus fasciatus*) (Ishida e Kawamura, 1985) e japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) (Kawamura e Ishida, 1985), e estas células não foram observadas nas larvas de largemouth bass (*Micropterus salmoides*) e tilápia do Nilo (*Oreochromis niloticus*) (Kawamura e Washiyama, 1989), truta de arco-íris (*Oncorhynchus mykiss*) (Zielinski e Hara, 1988) e sardinha japonesa (*Sardinops melanostictus*) (Matsuoka, 2001).

Nas larvas de piraicanjuba, aproximadamente às 10 horas após eclosão (CP = $4,79 \pm 0,13$ mm), externamente à camada sensorial da retina, e aderida a ela, formou-se a camada pigmentada (CP) (camada externa primitiva das paredes do cálice óptico) (Figuras 18H a 18L), constituída por células cúbicas, que desenvolveram prolongamentos longos (Figura 18L), que envolviam as extremidades externas dos cones e bastonetes (Figuras 19K e L). Estes prolongamentos das células pigmentares envolveram externamente toda a retina. De acordo com Moore e Persaud (2000), a migração de grânulos de pigmentos para estes prolongamentos protege parcialmente as células fotossensíveis.

Segundo Patten (1969), quando a luz é pouco intensa, estes pigmentos se afastam das extremidades dos cones e bastonetes, permitindo que chegue até eles toda a luz disponível. O intervalo de tempo necessário para que se produza esta

migração do pigmento é fator de importância no tempo que o olho necessita para adaptar-se à luz pouco intensa, depois da exposição a uma luz intensa.

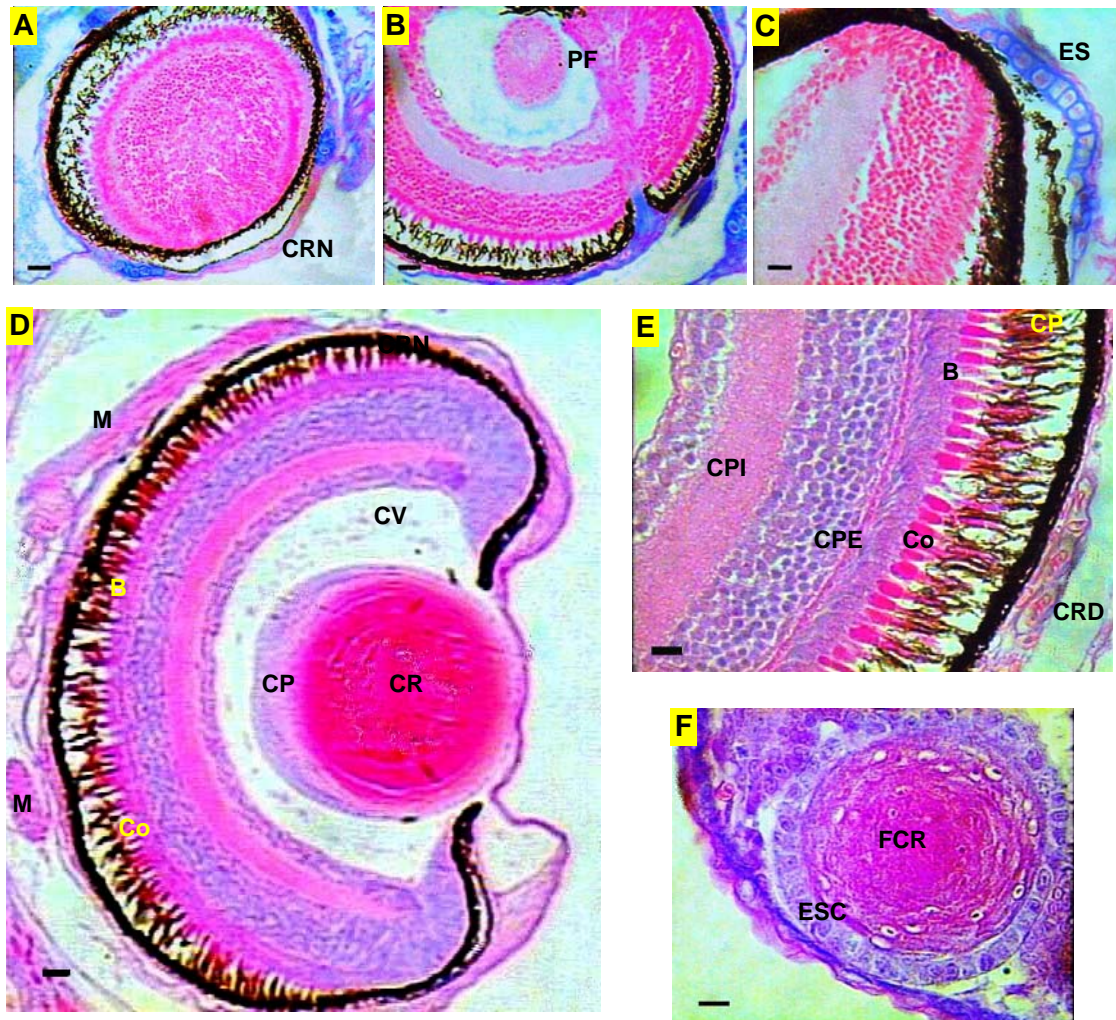


Figura 19. Região cefálica das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyanus* – Visão. Secções sagitais. A e B- 64 horas após eclosão (AB); C – 172 horas após eclosão (AB); D - 68 horas após eclosão (HE); E – 124 horas após eclosão (HE); F – 28 horas após eclosão (HE). B – Bastonetes; CC – Células cúbicas; CRD – Coróide; CRN – Córnea; Co – Cones; CP – Células prismáticas; CR – Cristalino; CV – Corpo vítreo; ES – Esclerótica, ESC – Epitélio subcapsular; FCR – Fibras do cristalino; IR – Íris; M – Músculo; PF – Processo falciforme (Barras: A, B e D = 20 μ m; C, E e F = 10 μ m).

Desenvolvimento da coróide, esclerótica e íris

Nas larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), às 32 horas após eclosão (CP = 6,82 \pm 0,15 mm), verificou-se que externamente ao cálice óptico, as células mesenquimáticas se unem, concentram-se em uma região (Figura 18L), que se

diferenciou, e formaram uma camada interna muito vascularizada, a coróide (Figura 19E), e outra externa de tecido conjuntivo denso, a esclerótica (Figuras 19A e 19D). Com o desenvolvimento dessas larvas verificou-se que a esclerótica foi reforçada pelo desenvolvimento de uma cartilagem (Figuras 19A a 19C), estrutura que provavelmente proporcionara um ponto firme para a inserção dos músculos que moveram o olho para dentro da órbita. Esta característica difere a esclerótica de peixes Teleostei da dos demais Vertebrata (George *et al.*, 1998).

A esclerótica é uma membrana resistente que preserva a forma do globo ocular, uma vez que o envolve completamente, e a coróide, assim como a retina, é incompleta na região voltada para o exterior (Figura 19D). Desta forma, externamente, a coróide e a retina são fundidas e modificadas. Elas prolongam-se na região anterior, paralelamente ao cristalino, para formar a íris (Figura 19D).

Desenvolvimento da córnea

Nas larvas de piracanjuba verificou-se que, mais adiante e contínuo com a esclerótica, formou-se a parte do olho que abriu sobre o cristalino e a íris, a córnea (Figuras 19A a 19D). Sabe-se (Lobo *et al.*, 1969) que, a camada externa da córnea derivou-se do ectoderma da superfície e localizou-se sobre a vesícula do cristalino. A estrutura principal constituinte da córnea era uma camada fibrosa densa, a lâmina própria, que teve a mesma origem que a esclerótica. Logo elas se modificaram e suas fibras tornaram-se transparentes formando a lente frontal do olho que, juntamente com o cristalino, levarão o foco dos raios luminosos à retina.

Collin e Collin (2005) estudaram as influências ambientais e evolutivas na estrutura e função do epitélio da córnea dos olhos de Vertebrata e verificaram que a superfície lisa da córnea é mantida por um filme aquoso que adere a uma variedade de micro-projeções ou micro-sulcos que aumentam a área superficial das células. Segundo esses autores, estas microprojeções ou micro-sulcos melhoram os transportes de oxigênio, nutrientes e metabólitos pelas membranas celulares externas, e são bem desenvolvidos somente em Teleostei que vivem em ambientes de

osmolaridades altas, como o mar e estuários. As diferenças inter-específicas evidentes na estrutura da superfície da córnea de Vertebrata sugerem plasticidade adaptável, além de algumas tendências filogenéticas.

Desenvolvimento do cristalino

Nas larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), o cristalino originou-se da vesícula do cristalino (Figura 18A), e se desenvolveu mais pela parede posterior que pela anterior (Figura 19D). As células da parede anterior eram cúbicas e não se alterou sua forma, de modo notável, ao se tornar o epitélio subcapsular do cristalino, o que ocorreu às cinco horas após eclosão ($CP = 4,39 \pm 0,08$ mm) (Figura 18D). A parede posterior do cristalino, por sua vez, era formada por células prismáticas (Figura 19D), que se alongaram consideravelmente, seus núcleos se degeneraram, e terminaram por formar as fibras primárias do cristalino, altamente transparentes. Estas fibras cresceram e obliteraram gradualmente a cavidade da vesícula do cristalino (Figura 19F).

Nessas larvas, a parte distal da artéria hialóide irrigou o cristalino em desenvolvimento (Figura 18D). Com a degeneração desta artéria, o cristalino dependia da difusão proveniente do humor aquoso da câmara anterior do olho e do humor vítreo (Figura 19D).

O corpo vítreo formou-se dentro da cavidade do cálice óptico (Figura 19D). Segundo Lobo *et al.* (1969), o corpo vítreo era composto pelo humor vítreo, uma massa avascular de substância intercelular gelatinosa, transparente, que provinha de células mesenquimatosas da crista neural.

Nos peixes, o cristalino é esférico, o que lhe confere o maior poder possível, e localiza-se no globo ocular, mais para fora, para que haja a máxima distância para a convergência dos raios sobre a retina (Romer e Parsons, 1986).

O cristalino possui uma forma definida sendo resistente às distorções e é formado pela cápsula do cristalino, epitélio subcapsular e por fibras cristalinas alongadas (algumas anucleadas) dispostas de maneira complexa em camadas

concêntricas (Figuras 18F e 19F). Ele possui excelentes propriedades ópticas, sendo completamente transparente (Moore e Persaud, 2000).

4.3. Tronco das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyana*

4.3.1. Tegumento

Nas larvas recém eclodidas de piracanjuba (*Brycon orbignyana*) (CP = $3,62 \pm 0,17$ mm), o corpo era revestido por um epitélio estratificado pavimentoso, constituído por duas camadas de células, com núcleo grande e lentiforme. Verificou-se ainda nesse epitélio, a presença de células mucosas grandes, mas pouco numerosas no epitélio que reveste o corpo da larva (Figura 20A). A partir de 29 horas e 30 minutos após eclosão (CP = $6,52 \pm 0,11$ mm), as células mucosas do epitélio corporal foram positivas para *Alcian Blue* e negativas para PAS, ou seja, secretaram glicoproteínas ácidas carboxiladas (Figura 20E).

Durante o desenvolvimento das larvas, poucas modificações foram verificadas nesse epitélio que reveste o corpo (Figuras 20A a 20E). Alguns corpúsculos gustativos foram encontrados na superfície do corpo ao longo do desenvolvimento dessas larvas, até 172 horas após eclosão (CP = $11,94 \pm 0,80$ mm). Esses corpúsculos eram achatados e nivelados com a superfície epitelial.

Maciel (1997) verificou, nas larvas de trairão (*Hoplias* cf. *lacerdae*), com um dia após eclosão, que a epiderme corporal era formada por duas camadas de células pavimentosas com núcleo lentiforme, e com o desenvolvimento das larvas, observou-se aumento no número de camadas epiteliais, células mucosas e corpúsculos gustativos.

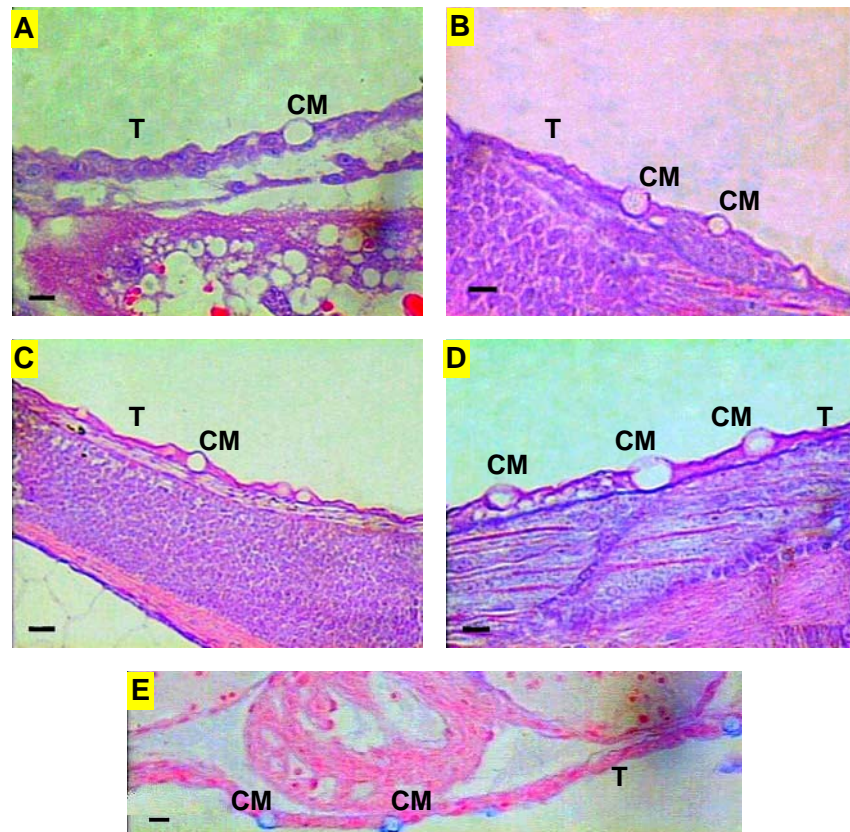


Figura 20. Tronco das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyanus* – Tegumento. Secções sagitais. A – zero hora (HE); B – 20 horas após eclosão (HE); C e D – 29 e 30 horas após eclosão (HE); E – 29 horas e 30 minutos após eclosão (AB). CM – Célula mucosa; T – Tegumento (Barras: A, B, D e E = 10 μ m; C = 20 μ m).

4.3.2. Aparelho digestório

4.3.2.1. Intestino anterior – Esôfago e estômago

As larvas recém-eclodidas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*) (CP = 3,62 \pm 0,17 mm) não apresentavam um esôfago diferenciado (Figura 5A). Na hora seguinte (CP = 3,85 \pm 0,20 mm), ele apareceu delimitado e, às duas horas após eclosão (CP = 4,00 \pm 0,11 mm), era um tubo curto e contínuo com a cavidade bucofaringiana e revestido por um cordão celular fino de células pavimentosas (Figura 5B). Nas larvas, entre cinco e seis horas após a eclosão (CP = 4,39 \pm 0,08 e 4,47 \pm 0,12 mm), o esôfago, com lúmen pouco amplo, estava estruturado e delimitado por epitélio simples cúbico, mas sua conexão com o restante do tubo digestivo não estava estabelecida

(Figura 5C), estando a sua parede, nessa região, colabada e, portanto o seu lúmen não era contínuo ao do intestino médio.

Nas larvas, com 20 horas após eclosão (CP = $5,88 \pm 0,12$ mm), o esôfago apresentava-se como um típico órgão tubular conectando o intestino cefálico ao intestino médio (Figura 21A). Nesta fase, o epitélio era do tipo estratificado prismático. Às 25 horas (CP = $6,20 \pm 0,19$ mm), células mucosas começavam a diferenciar na região terminal do esôfago e pôde-se observar a formação de uma prega longitudinal na junção entre a sua região posterior e o intestino médio. (Figura 21B). Às 27 horas, corpúsculos gustativos foram encontrados no ápice das pregas (Figura 21C).

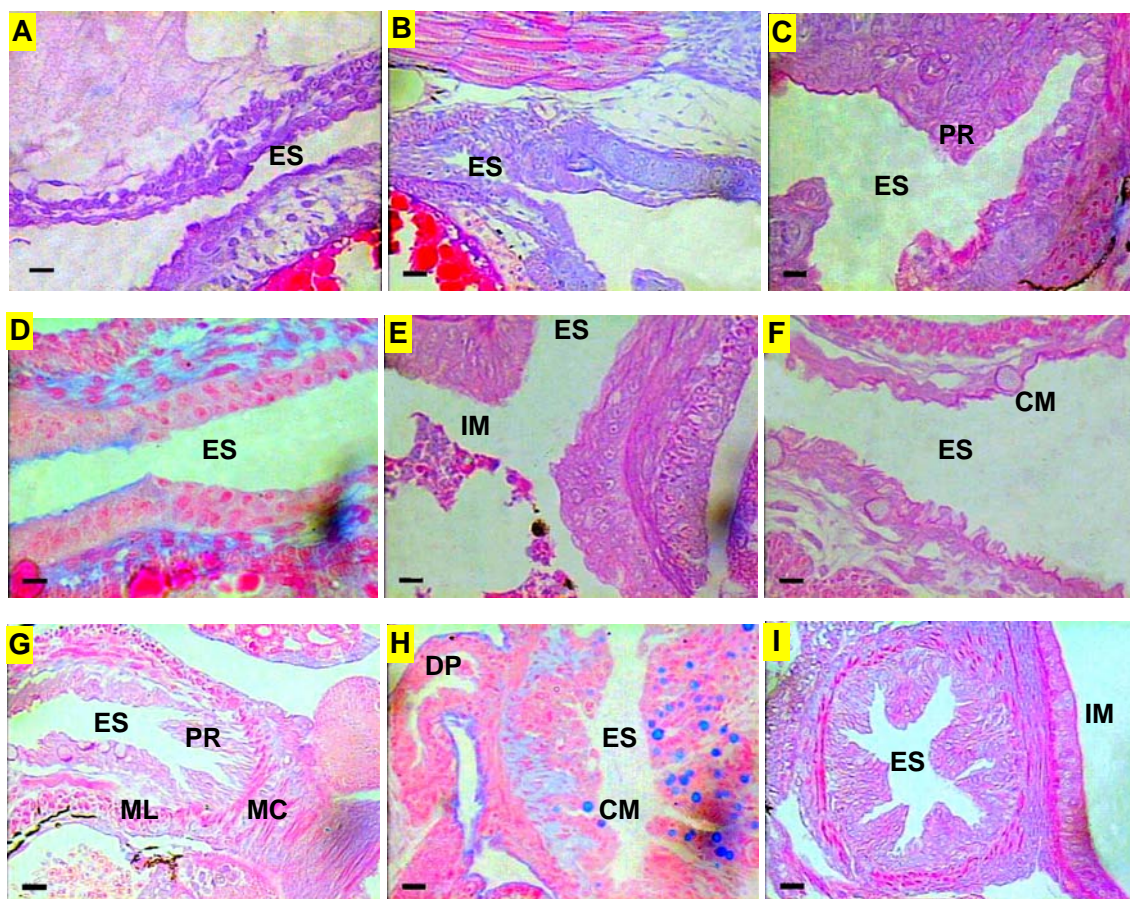


Figura 21. Tronco das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyanus* – Intestino anterior: Esôfago. Secções sagitais: A – 20 horas após eclosão (HE); B – 25 horas após eclosão (HE); C – 27 horas após eclosão (HE); D – 29 horas após eclosão (AB); E e F – 43 horas após eclosão (HE); G – 56 horas após eclosão (HE, Secção longitudinal); H – 64 horas após eclosão (AB, Secção transversal); I – 68 horas após eclosão (HE, Secção transversal). CM – Célula mucosa; DP – Ducto pneumático; ES – Esôfago; IM – Intestino médio; MC – Muscular circular; ML – Muscular longitudinal; PR – Pregas (Barras: A, C, D, E e F = 10 μ m; B, G, H e I = 20 μ m).

Segundo Sire e Vernier (1992) e Luizi *et al.* (1999), essa proliferação celular é importante para a distensão do órgão durante a deglutição, bem como para aumentar a superfície de contato com o alimento (Ferraris *et al.*, 1987). Murray *et al.* (1994) sugeriram que o aumento da superfície luminal do esôfago pode refletir uma função de digestão inicial.

Com o desenvolvimento das larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), as pregas esofágicas aumentaram em número e complexidade (Figura 21C). Imediatamente após a primeira alimentação, às 29 horas após eclosão, secreções ácidas, provavelmente vindas do intestino médio, foram observadas na porção posterior deste órgão (Figura 21D). O epitélio era estratificado cúbico constituído por duas camadas de células uniformemente distribuídas (Figura 19D). Entretanto, a partir do momento da primeira alimentação (28 horas após eclosão, CP= $6,35 \pm 0,13$ mm), sinais de abrasão e descamação de células epiteliais que revestem o esôfago foram observados (Figura 21F).

Às 29 horas após eclosão (CP = $6,40 \pm 0,11$ mm), também foi possível observar uma espessa camada muscular circular estriada esquelética, em continuidade com a respectiva túnica da faringe (Figura 21D). Este evento marca o início da diferenciação da túnica muscular propriamente dita, que contribui para os movimentos peristálticos, necessários para a condução do alimento exógeno ao intestino médio. Às 45 horas (CP = $7,89 \pm 0,27$ mm), podia-se verificar a presença das duas túnicas musculares, a longitudinal (interna) e a circular (externa) (Figura 21G).

As células mucosas encontradas nas larvas de piracanjuba, em estudo, antes das 64 horas após eclosão (CP = $8,38 \pm 0,35$ mm) estavam desprovidas de seu conteúdo glicoprotéico (PAS e *Alcian Blue* negativas) (Figuras 21A a 21G). Até este momento, a porção anterior desse órgão apresentou mais células mucosas. A partir das 64 horas após eclosão (CP = $8,47 \pm 0,37$ mm), essas células mucosas passaram a secretar glicoproteínas ácidas carboxiladas (*Alcian Blue* positivas) (Figura 21H). Neste momento, o esôfago era composto por uma mucosa organizada em dobras

longitudinais, uma submucosa formada de tecido conjuntivo frouxo, uma túnica muscular espessa e uma serosa delgada (Figura 21H).

Em secção transversal, verificou-se o esôfago com um lúmen irregular delimitado por epitélio estratificado prismático, com células com núcleo com contorno irregular, e desorganizado em função da presença de células mucosas (Figura 21I).

Às 43 horas após eclosão (CP = $7,80 \pm 0,18$ mm), verificou-se uma diferenciação na porção posterior do esôfago, com a transição do epitélio estratificado para uma camada única de células prismáticas em direção ao intestino médio, que foi se espessando com o desenvolvimento (Figura 21E), e na porção anterior, o epitélio era delgado com sinais de abrasão. Entretanto, até 172 horas após a eclosão (7 dias) (CP = $11,94 \pm 0,80$ mm), não foi verificada a formação do estômago, assim como das glândulas gástricas, nas larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), em estudo.

Segundo Ferraris *et al.* (1987), a ausência de glândulas gástricas durante o desenvolvimento inicial deve ser considerada por ocasião da formulação de dietas para larvas de peixes. Conforme Watanabe e Kiron (1994), antes do desenvolvimento das glândulas gástricas, os peixes contam apenas com a capacidade de seleção do alimento apropriado, a digestão mecânica e enzimas pancreáticas e intestinais, que agem em meio alcalino, para compensar a falta de enzimas gástricas.

Para Galvão *et al.* (1997), o desenvolvimento tardio das glândulas gástricas retarda a digestão das larvas em meio ácido.

As primeiras glândulas gástricas produtoras de enzimas digestivas apareceram em torno de 10 dias nas larvas de turbot (*Scophthalmus maximus*) (Cousin e Laurencin, 1985), aos 22 dias em linguado legítimo (*Solea solea*) (Boulhic e Gabaudan, 1992), 31 dias em summer flounder (*Paralichthys dentatus*) (Bisbal e Bengtson, 1995), 38 dias em tainha (*Mugil platanus*) (Galvão *et al.*, 1997).

4.3.2.2. Intestino médio, intestino posterior e cecos pilóricos

Nas primeiras horas após eclosão, as larvas recém eclodidas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*) apresentaram intestino rudimentar reto, revestido por epitélio

simples prismático, com borda estriada, sem células caliciformes (Figura 22A). Às cinco horas após eclosão (CP = $4,39 \pm 0,08$ mm), o intestino se encontrava com lúmen amplo e a região apical dos enterócitos com borda estriada espessa (Figura 22B). Às 13 horas (CP = $4,98 \pm 0,16$ mm), surgiram pequenas ondulações ao longo da mucosa intestinal (Figura 22C), e às 19 horas (CP = $5,85 \pm 0,13$ mm), estas ondulações se evidenciaram formando dobras na porção caudal (Figura 22D). Inicialmente, o lúmen intestinal era estreito e foi se ampliando com o desenvolvimento da larva (Figuras 22A a 22E e 22J a 22L). Ao longo do processo de diferenciação, o epitélio intestinal apresentou-se caracterizado por intensa proliferação celular, além de não apresentar diferenciação celular. A porção posterior apresentava mais ondulada que a anterior (Figuras 22D e E).

Nas larvas de piracanjuba, ao longo do desenvolvimento do tubo digestivo, as dobras intestinais mucosas aumentaram em comprimento e número (Figuras 22D e 22E), sendo possível distinguir três regiões histologicamente distintas no segmento intestinal médio. A porção anterior do intestino médio era constituída por um epitélio simples cúbico sem dobras (Figura 22G), na porção mediana, a mucosa intestinal era retilínea com dobras curtas e espaçadas entre si (Figura 22H), e a porção posterior, com dobras regulares e bem definidas (Figura 22H).

Nessas larvas, antes da primeira alimentação, observou-se uma constrição da mucosa intestinal, semelhante a uma válvula, que dividiu o intestino médio do posterior (Figura 22I). Esta constrição manteve-se até o final deste estudo, ou seja, até nos exemplares com 172 horas após eclosão (Figuras 22J a 22L), sendo visível, inclusive, externamente. Inicialmente, nenhuma diferença histológica foi observada entre os intestinos médio e posterior, ambos eram revestidos por epitélio simples prismático com borda estriada (Figura 22I), enterócitos com núcleos basais, citoplasma ligeiramente basófilo e borda estriada eosinófila proeminente. O intestino posterior terminou em uma região retal curta coberta com epitélio cúbico, sem dobras mucosas e células caliciformes (Figuras 22J a 22K e 23D).

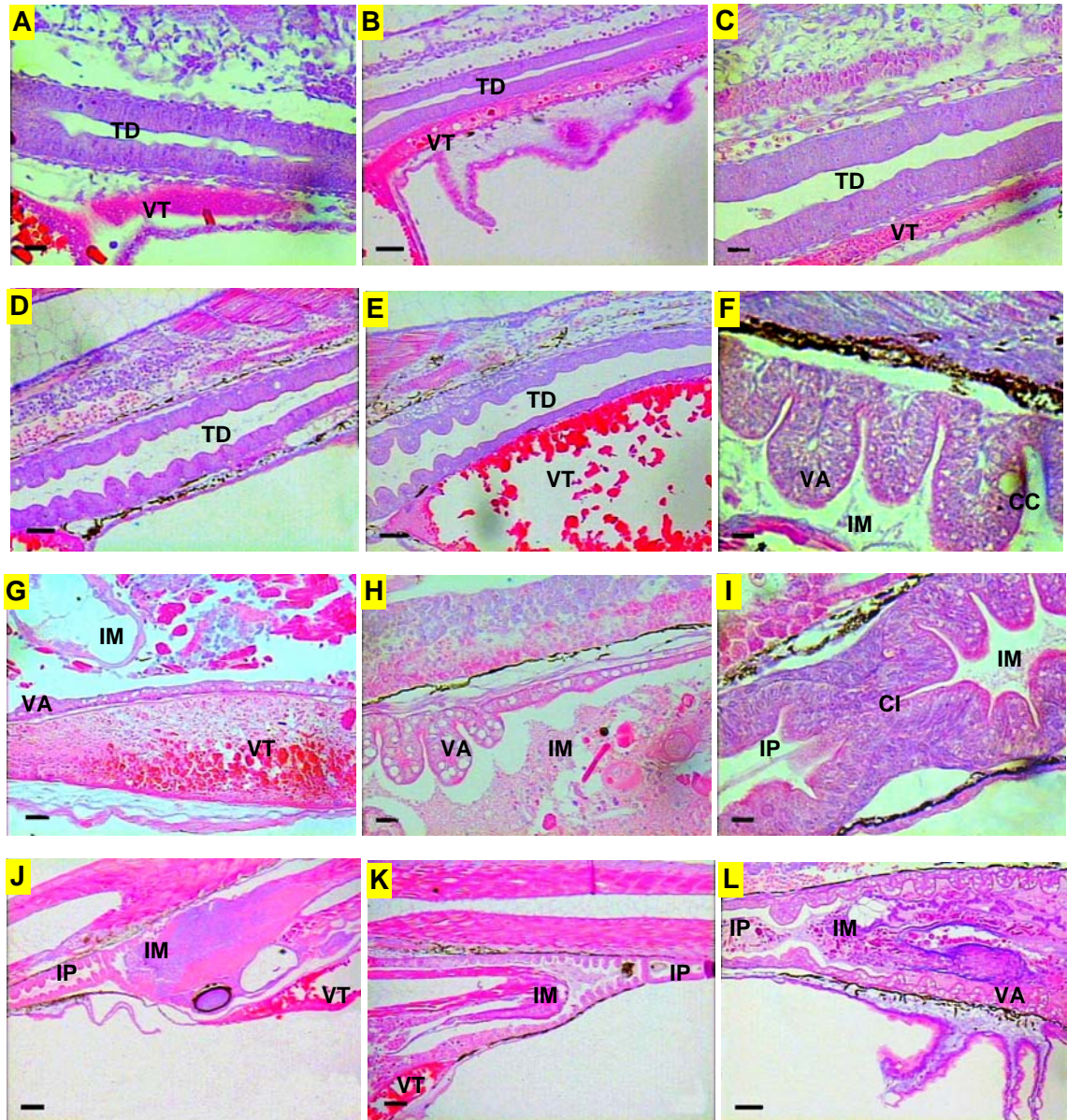


Figura 22. Tronco das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyanus* – Intestinos médio e posterior 1. Secções sagitais, HE. A – uma hora após eclosão; B – cinco horas após eclosão; C – 13 horas após eclosão; D – 19 horas após eclosão; E – 25 horas após eclosão; F – 29 horas após eclosão; G – 45 horas após eclosão; H – 48 horas após eclosão; I e J – 32 horas após eclosão; K – 35 horas após eclosão; L – 36 horas após eclosão. CC – Célula caliciforme; CI – Constrição intestinal; IM – Intestino médio; IP – Intestino posterior; TD – Tubo digestivo; VA – Vacúolos; VT – Vitelo (Barras: A, C, G e H = 20 µm; B, D, E e L = 50 µm; F e I = 10 µm; J e K = 100 µm).

Esta constrição intestinal também foi verificada em outras larvas de peixes como em turbot (*Scophthalmus maximus*) (Segner *et al.*, 1994), sea bream (*Sparus aurata*) (Sarasquete *et al.*, 1995; Calzada *et al.*, 1998; Elbal *et al.*, 2004), tainha (*Mugil*

platanus) (Galvão *et al.*, 1997), sea bass (*Dicentrarchus labrax*) (García Hernandez *et al.*, 2001) e bullseye puffer (*Sphoeroides annulatus*) (García Gasca *et al.*, 2006).

Em algumas espécies esta constrição originou a válvula intestinal (Galvão, 1997), o que não ocorreu com as larvas piraicanjuba (*Brycon orbignyianus*), até 172 horas após eclosão, e nos juvenis e adultos como descrito por Seixas Filho *et al.* (2000), que estudaram a anatomia funcional dos intestinos e cecos pilóricos.

A primeira alimentação aconteceu às 28 horas após a eclosão (CP = $6,35 \pm 0,13$ mm), quando a porção cranial da mucosa do intestino médio ainda continuava lisa, o que facilitou a entrada e a passagem do alimento (presa), pois esta alimentação foi caracterizada por um intenso canibalismo e predação, com a ingestão de presas inteiras (Figuras 22J, 22K e 24).

Em larvas de Teleostei, com o tubo retilíneo, os materiais ingeridos passam rapidamente para a porção caudal do intestino médio, onde ficam acumulados (Iwai e Tanaka, 1968).

O lúmen do intestino médio das larvas de piraicanjuba (*B. orbignyianus*) ampliou-se e passou a funcionar como local de armazenagem de alimentos (Figura 22J). Esta característica também foi verificada em larvas de outros Teleostei, como relatado por Govoni *et al.* (1986).

De acordo com Iwai (1963), a capacidade de armazenamento do alimento é diretamente proporcional ao tamanho do lúmen intestinal não podendo haver distensão desta parede, e em larvas de piraicanjuba (*Brycon orbignyianus*), em estudo, esta se mostrou ampla, como mencionado anteriormente.

Às 29 horas após eclosão (CP = $6,40 \pm 0,11$ mm), poucas células caliciformes foram observadas ao longo dos intestinos médio e posterior (Figura 22F), contudo, isto já sugere alguma atividade secretora de muco. Às 32 horas (CP = $6,82 \pm 0,15$ mm), verificou-se, em todos os exemplares analisados histologicamente, a presença da presa inteira no aparelho digestório, sendo que algumas se apresentaram dobradas (Figuras 22J, 22K e 24). Neste momento, as células caliciformes eram mais abundantes no intestino médio, sendo verificado a formação de dobras também no

intestino posterior (Figura 22J). Às 35 horas após eclosão, as larvas já evacuavam e o epitélio do intestino posterior era espesso (Figura 23D), e às 36 horas (CP = $6,96 \pm 0,16$ mm), aumentou consideravelmente o número de células caliciformes nestes segmentos (Figuras 22L e 23A) e o processo digestivo era intenso (Figura 22L).

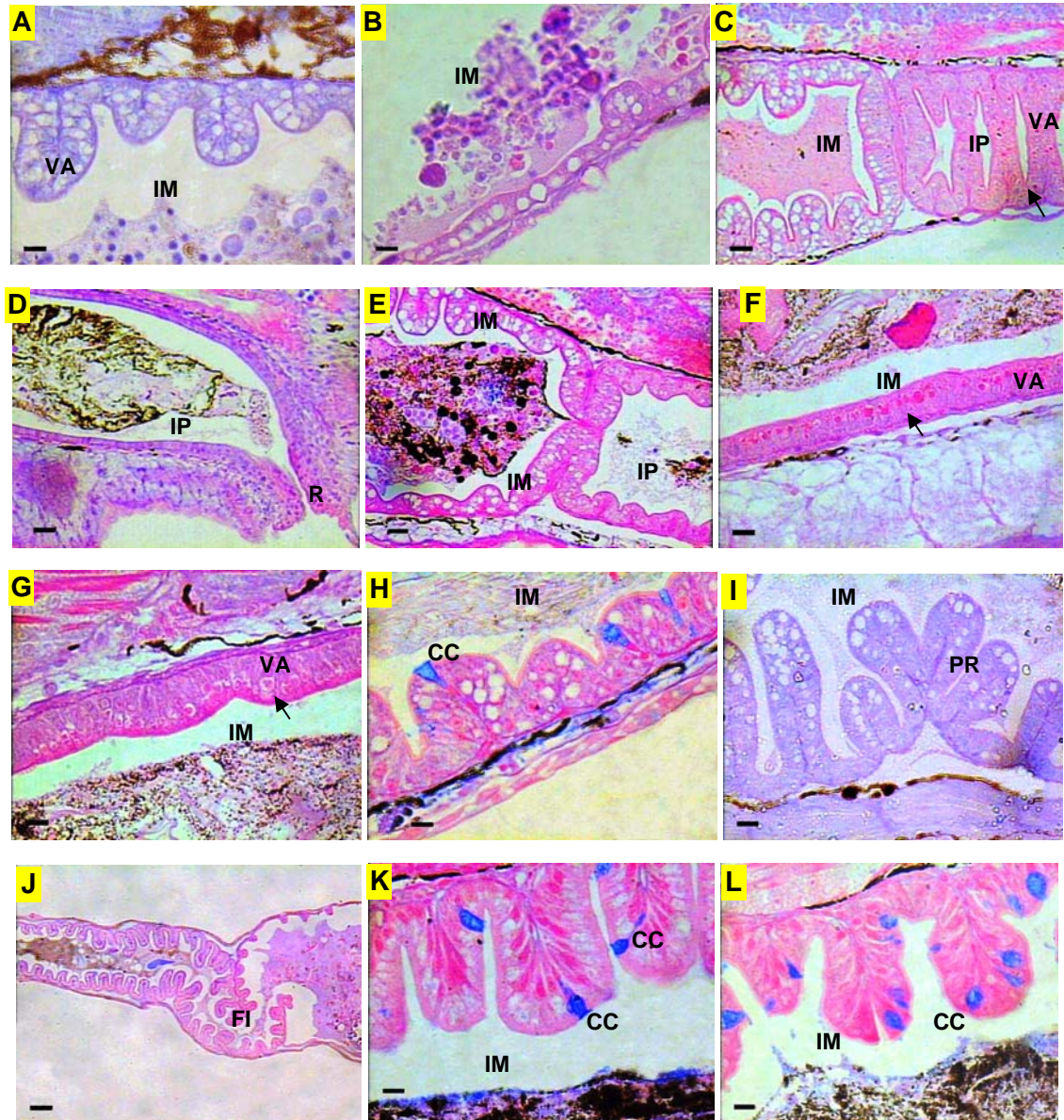


Figura 23. Tronco das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyanus* – Intestinos médio e posterior 2. Secções sagitais. A – 36 horas após eclosão (PAS); B – 38 horas após eclosão (HE); C – 46 horas após eclosão (HE); D – 35 horas após eclosão (HE); E – 45 horas após eclosão (HE); F e G – 56 horas após eclosão (HE); H e I – 72 horas após eclosão (AB e PAS); J – 68 horas após eclosão (AB); K e L – 124 horas após eclosão (AB). CC – Célula caliciforme; FI – Flexão intestinal; IM – Intestino médio; IP – Intestino posterior; PR – Pregas; R – Reto; VA – Vacúolos; Setas = Corpos supranucleares (Barras: A, B, F, G, H, K e L = 10 μ m; C, D, E e I = 20 μ m; J = 100 μ m).

A partir de, aproximadamente, 34 horas após eclosão (CP = $6,85 \pm 0,12$ mm), foram observados numerosos vacúolos supra e infra-nucleares na região apical dos enterócitos. Estes foram principalmente encontrados na porção proximal do intestino posterior e na porção distal do intestino médio, embora alguns também estivessem presentes na porção proximal do intestino médio, e distribuíam-se ao longo da superfície das dobras mucosa (Figuras 22L e 23). No mesmo dia, a partir das 38 horas (CP = $7,48 \pm 0,23$ mm), a vacuolização se intensificou nos enterócitos do intestino médio. Estes aumentaram em tamanho e número junto com o desenvolvimento da larva e alcançaram um tamanho máximo às 45 horas após eclosão (CP = $7,89 \pm 0,27$ mm) (Figura 23E), e eventualmente começaram a diminuir em tamanho e número, principalmente na região proximal do intestino posterior.

Às 56 horas (CP = $8,50 \pm 0,50$ mm), os vacúolos reduziram em tamanho na porção proximal do intestino médio, mas ainda eram intensos na região distal, onde começaram a reduzir em tamanho em torno das 72 horas após eclosão (CP = $9,13 \pm 0,18$ mm) (Figura 23). Posteriormente, eles foram encontrados apenas nos ápices das dobras da mucosa, mas até às 172 horas após eclosão (CP = $11,94 \pm 0,80$ mm), estas estruturas não havia desaparecidos completamente.

Em função da intensa proliferação celular, às 68 horas após eclosão (CP = $8,57 \pm 0,26$ mm), uma flexão intestinal foi formada para acomodar o comprimento crescente da área digestiva dentro da cavidade peritoneal reduzida (Figura 23J).

Segundo González *et al.* (2002), a presença de pregas e microvilosidades nos intestinos médio e posterior indica que a digestão e absorção dos alimentos podem ser eficientes, mesmo assim a presença de fígado e pâncreas maduros ajuda na digestão do alimento, uma vez que eles podem produzir secreções digestivas que digerem as proteínas, as gorduras e os açúcares. Tanto a ingestão como a eliminação de resíduos pode ser realizada de forma eficiente, pois é apresentado um intestino cefálico desenvolvido, como também um orifício anal aberto.

Nas larvas de piraicanjuba, às 46 horas após eclosão (CP = $8,09 \pm 0,22$ mm), verificou-se que os enterócitos do intestino posterior apresentaram grandes inclusões

esféricas eosinófilas na região supranuclear (Figura 23C), denominadas corpos supranucleares. Estas inclusões são resultantes da pinocitose de macromoléculas protéicas (Sire e Vernier, 1992; Takashima e Hibya, 1995; Galvão *et al.*, 1997).

Conforme Sarasquete *et al.* (1995), a pinocitose tem sido sugerida como um caminho alternativo para a digestão de proteínas em larvas de Teleostei, uma vez que o aparelho digestório é ainda pouco desenvolvido. Nas larvas de *Brycon orbignyanus*, em estudo, a digestão e absorção devem ocorrer de modo semelhante. Albertini-Berhaut (1988) investigou as características ultra-estruturais e citológicas dos enterócitos intestinais e verificou que a pinocitose de proteínas acontece na porção posterior do intestino, em larvas, estendendo-se à região anterior em adultos.

Segundo Gisbert *et al.* (2004), nas larvas de linguado da Califórnia (*Paralichthys californicus*), corpos supranucleares foram observados no intestino posterior e diminuíram em número com a diferenciação do estômago e a ocorrência da digestão extracelular. Para estes autores, a redução de corpos supranucleares pode ser devida a uma mudança no mecanismo da digestão de proteína.

Na porção anterior do intestino médio das larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), às 56 horas após eclosão, observaram-se inclusões nos vacúolos supranucleares dos enterócitos (Figuras 23F e 23G), que, provavelmente, sejam resultantes da absorção de lipídeos (Sire e Vernier, 1992; Takashima e Hibya, 1995; Galvão, 1997). Vacúolos semelhantes foram descritos para outras larvas de peixes por Kjorsvik *et al.* (1991), Boulhic e Gabaudan (1992), Sarasquete *et al.* (1995) e Galvão (1997).

Segundo Albertini-Berhaut (1988), a absorção de lipídeos efetua-se, essencialmente, na porção anterior do intestino médio, e ele também verificou, que nessa região, o núcleo é central, e na porção posterior, ele é basal.

Peña *et al.* (2003) relacionaram a presença de vacúolos supranucleares na porção anterior do intestino médio ao armazenamento de lipídios. Após a digestão luminal, os lipídios são absorvidos por enterócitos como ácidos graxos e monoglicerídeos. Dentro do enterócitos, eles são ressintetizados, armazenados e

transportados para fora da célula como lipoproteínas de densidade muito baixa (VLDL) e quilomícrons. Porém, Loewe e Eckmann (1988) sugeriram que lipídios são armazenados em enterócitos devido a uma deficiência no transporte, entretanto Rösch e Segner (1990) concluíram que não há evidência para considerar o acúmulo de lipídio como um sinal de uma condição patológica.

Nas larvas de piracanjuba, as células caliciformes, produtoras de muco, a partir das 48 horas após eclosão (CP = $8,50 \pm 0,17$ mm), apresentaram reação positiva a *Alcian Blue* (pH 2,5) e negativa ao reativo de Schiff (PAS), indicando a presença de uma mistura de glicoproteínas ácidas carboxiladas (Figuras 23H e I). As células caliciformes aumentaram em número e tamanho com o crescimento das larvas de piracanjuba e distribuíram-se em maior número na porção mediana e posterior desse segmento (Figuras 23K a 23L).

Em larvas de salmon herring (*Chanos chanos*), as células caliciformes proliferaram-se durante a metamorfose e apresentaram apenas glicosaminoglicanas ácidas (Ferraris *et al.*, 1987). Em curimatá (*Prochilodus scrofa*), o muco das células caliciformes era, inicialmente, ácido e tornou-se misto (ácido e neutro) com a idade (Hernandez-Blazquez *et al.*, 1991). Em dover sole (*Solea solea*), estas células apareceram no 3º dia e continham glicosaminoglicanas ácidas e neutras. Nas larvas de tainha (*Mugil platanus*), verificou-se a presença de mucinas ácidas sulfatadas, não sulfatadas e neutras, aos 9 dias (Galvão *et al.*, 1997).

Até 148 horas após eclosão (6º dia), nas larvas com $11,11 \pm 0,33$ mm de CP, não foi observado o início da formação dos cecos pilóricos. Entretanto, verificou-se outra flexão na porção anterior do intestino médio no sétimo dia, às 172 horas após eclosão (CP = $11,94 \pm 0,80$ mm), assim como, pregas acentuadas e numerosos cecos pilóricos nesta região (Figuras 24A a 24F). Estes cecos possuíam o mesmo tipo de epitélio do intestino, apresentaram lumens arredondados e estreitos, estando ausentes as células caliciformes (Figuras 24C e 24F).

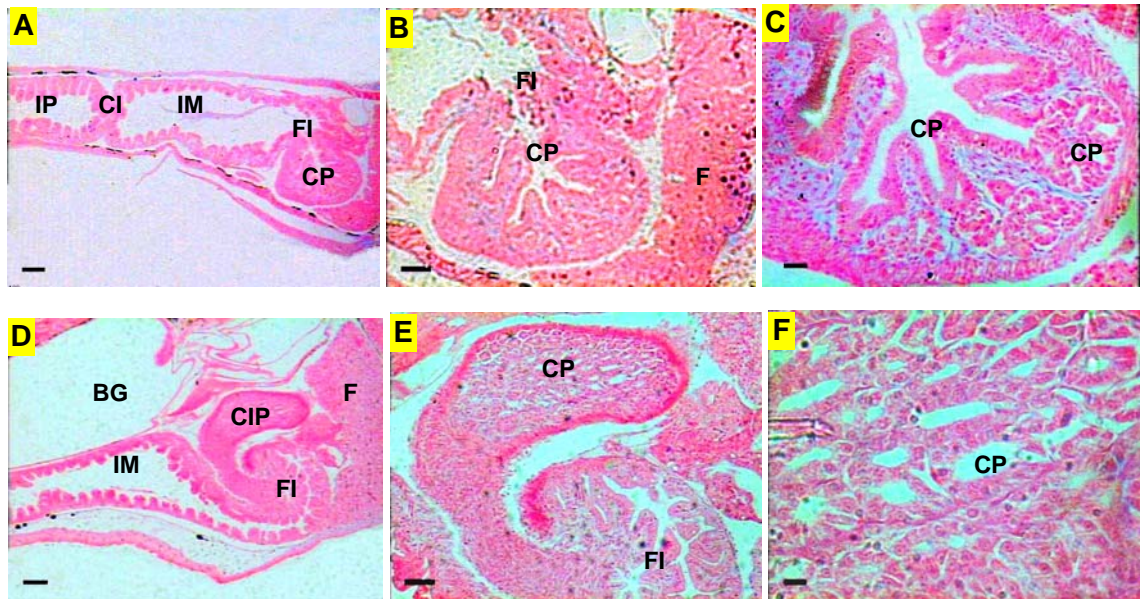


Figura 24. Tronco das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyanus* – Intestino médio e cecos pilóricos. 172 horas após eclosão. A, B e C: Secções sagitais; D, E e F: Secções longitudinais. BG – Bexiga gasosa; CI – Constricção intestinal; CP – Cecos pilóricos; F – Fígado; FI – Flexão intestinal; IM – Intestino médio; IP – Intestino posterior (Barras: A e D = 100 µm; B e E = 50 µm; C = 20 µm; F = 10 µm).

Santin *et al.* (2004) relataram que, nas larvas de peixe canivete (*Apareidon affinis*), os cecos pilóricos apareceram no início do estágio de pós-flexão na porção inicial do intestino médio e sugeriram que eles servem para aumentar a área de absorção desse órgão, além de contribuir também para o armazenamento do alimento, tornando a digesta alcalina e assim deixando-a pronta para ser rapidamente aproveitada desde a porção inicial do intestino médio (Zavala-Camin, 1996). Entretanto, segundo Silva *et al.* (2005), a função dos cecos pilóricos é ainda muito discutida, embora para a maioria dos autores, essas estruturas ampliam a superfície interna do intestino, aumentando a absorção de nutrientes.

Segundo Tanaka (1971) e Neves (1996), os cecos pilóricos só se desenvolvem após a diferenciação morfológica e funcional do estômago. Elbal *et al.* (2004) relataram que, em larvas de seabream (*Sparus aurata*), a diferenciação das glândulas gástricas é simultânea ao desenvolvimento dos cecos pilóricos. Entretanto, nas larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), em estudo, como observado em larvas de sea

bass (*Dicentrarchus labrax*) (García Hernandez *et al.*, 2001), os primeiros cecos pilóricos foram encontrados antes do aparecimento das glândulas gástricas.

A estrutura e ultraestrutura da mucosa dos cecos pilóricos são similares às do intestino médio, e eles contribuem com a absorção (Elbal *et al.*, 2004). Esta diferenciação intestinal normalmente é associada com mudanças na forma de corpo da larva e com o começo do período de alevino (Tanaka, 1971; Govoni *et al.*, 1986).

O início de formação dos cecos pilóricos difere entre as espécies, sendo verificado aos 9 dias em traira (*Hoplias malabaricus*) (Matkovic e Pisanó, 1989), 10 dias em dourado (*Salminus maximus*) (Cousin e Baudin-Laurencin, 1985), 25 dias em trairão (*Hoplias lacerdae*) (Neves, 1996), 27 dias em sea bass (*Dicentrarchus labrax*) (Tue, 1976). Nas larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), em estudo, o aparecimento dos cecos pilóricos foi mais precoce que nas espécies citadas na literatura, ou seja, aos 7 dias após eclosão (CP = 11,94 ± 0,80 mm).

Seixas Filho *et al.* (2000) relataram que juvenis e adultos de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*) apresentaram alguns cecos pilóricos monotubulares e outros compostos por um pedúnculo comum na base e ramificações no ápice que variaram em número de duas a seis, o que também foi observado na fase larval às 172 horas após eclosão (CP = 11,94 ± 0,80 mm) (Figura 24).

4.3.2.3. Glândulas anexas – Fígado e pâncreas

Nas larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), ao eclodir, as glândulas anexas ao tubo digestivo, fígado e pâncreas, estavam ausentes e tornaram-se histologicamente distintas em exemplares de piracanjuba, às 17 horas após eclosão, medindo 5,54 ± 0,16 mm de CP.

Gisbert *et al.* (2004) verificaram que, nas larvas de linguado da Califórnia (*Paralichthys californicus*), recém eclodidas, as glândulas anexas estavam ausentes e começaram a diferenciar entre 1 e 2 dias após, a partir de dois agrupamentos de células esféricas com núcleos basófilos e citoplasma levemente eosinófilo.

Conforme Govoni (1980) a histologia do fígado e do pâncreas constitui uma das características que permite inferir a respeito da funcionalidade do tubo digestivo durante a fase absorviva.

Fígado

Nas larvas, em estudo, o fígado surgiu dorsalmente ao saco vitelino e ventralmente ao tubo digestivo em desenvolvimento, e às 17 horas após eclosão (CP = $5,54 \pm 0,16$ mm), podia ser identificado como um tecido compacto de hepatócitos poliédricos, basófilos, com núcleo central e citoplasma homogêneo e reduzido (Figura 25A). Com o crescimento das larvas, o fígado continuou diferenciando (Figura 25B) e deslocou-se anteriormente ao intestino médio, e às 38 horas, os hepatócitos foram organizados em lâminas e formaram os sinusóides hepáticos (Figura 25C) e o ducto biliar surgiu revestido por epitélio cúbico simples. Veias e artérias também estavam presentes (Figura 25D).

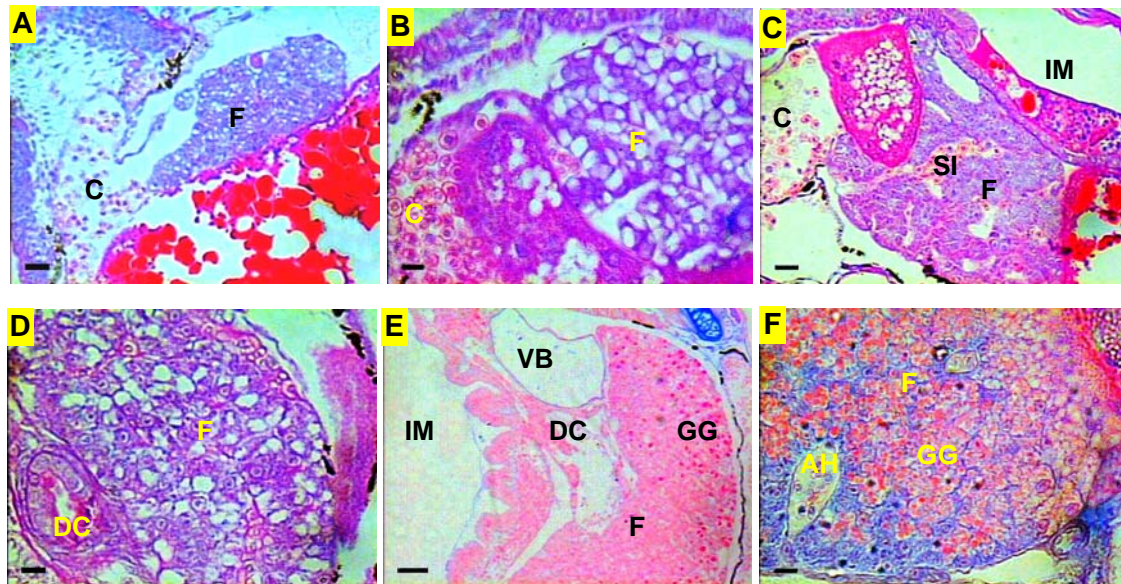


Figura 25. Tronco das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyanus* – Glândulas anexas: Fígado. Secções sagitais. A – 17 horas após eclosão (HE); B – 30 horas após eclosão (HE); C – 38 horas após eclosão (HE); D – 60 horas após eclosão (HE); E – 148 horas após eclosão (AB); F – 148 horas após eclosão (PAS). AH – Artéria hepática; C – Coração; DC – Ducto colédoco; F – Fígado; GG – Grânulos de glicogênio; IM – Intestino médio; SI – Sinusóides; VB – Vesícula biliar; VT – Vitelo (Barras: A e C = 20 μ m; B, D e F = 10 μ m; E = 50 μ m).

Segundo Gisbert *et al.* (2004), nas larvas de linguado da Califórnia (*Paralichthys californicus*), o fígado apareceu ventral ao intestino em desenvolvimento e, morfologicamente, podia ser identificado como uma massa de tecido branca não lobular, e, histologicamente, como um tecido compacto de hepatócitos poliédricos basófilos, com núcleos centrais e citoplasma reduzido. Com o crescimento das larvas, o fígado continuou diferenciando e aos 5 dias ph (3.0+0.1 mm), os hepatócitos foram organizados ao redor de sinusóides hepáticos e o ducto biliar surgiu coberto com um epitélio cúbico simples.

O fígado apresentou uma reação positiva ao PAS, nas larvas com 11,11 ± 0,33 mm, às 148 horas após eclosão (Figura 25F) (6º dia), como um sinal de armazenamento de glicogênio.

Alguns autores verificaram que os hepatócitos possuem atividade de armazenar glicogênio na fase larval (Boulhic e Gabaudan, 1992; Sarasquete *et al.*, 1995; Luizi *et al.*, 1999; Hamlin *et al.*, 2000; Peña *et al.*, 2003; Micale *et al.*, 2006). Entretanto, Boulhic e Gabaudan (1992) e Hamlin *et al.* (2000) consideraram o armazenamento de glicogênio no fígado como um sinal do início da funcionalidade dos hepatócitos que permanecem ao longo dos estágios larvais e juvenis.

À medida que se seguia o desenvolvimento das larvas de piracanjuba, o fígado foi aumentando de volume gradativamente apresentando-se como uma massa envolvendo parcialmente o intestino anterior e parte do intestino médio, sendo que a maior parte se encontrava ventralmente ao tubo digestivo. Às 172 horas após eclosão, no final da flexão da notocorda, o fígado ocupava grande parte da cavidade peritoneal (Figura 25E).

Pâncreas

O pâncreas das larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*) era extra-hepático (Figuras 26A a 26F) e, às 20 horas após eclosão (CP = 5,88 ± 0,12 mm), as regiões exócrinas e endócrinas estavam estruturadas e distintas (Figura 26B).

As células pancreáticas exócrinas estavam organizadas em ácinos arredondados típicos e ductos pancreáticos foram distintos (Figuras 26A e B). Vários agrupamentos de células pancreáticas basófilas (parte exócrina), contendo grânulos de zimogênio acidófilos (HE, PAS positivo), foram observados (Figuras 26A a 26E). Esta característica confirma a potencialidade de secreção do pâncreas em larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*) antes da absorção completa do vitelo, fato este importante, visto que a formação das glândulas gástricas acontece em uma etapa mais tardia do desenvolvimento, e não foi observada neste estudo.

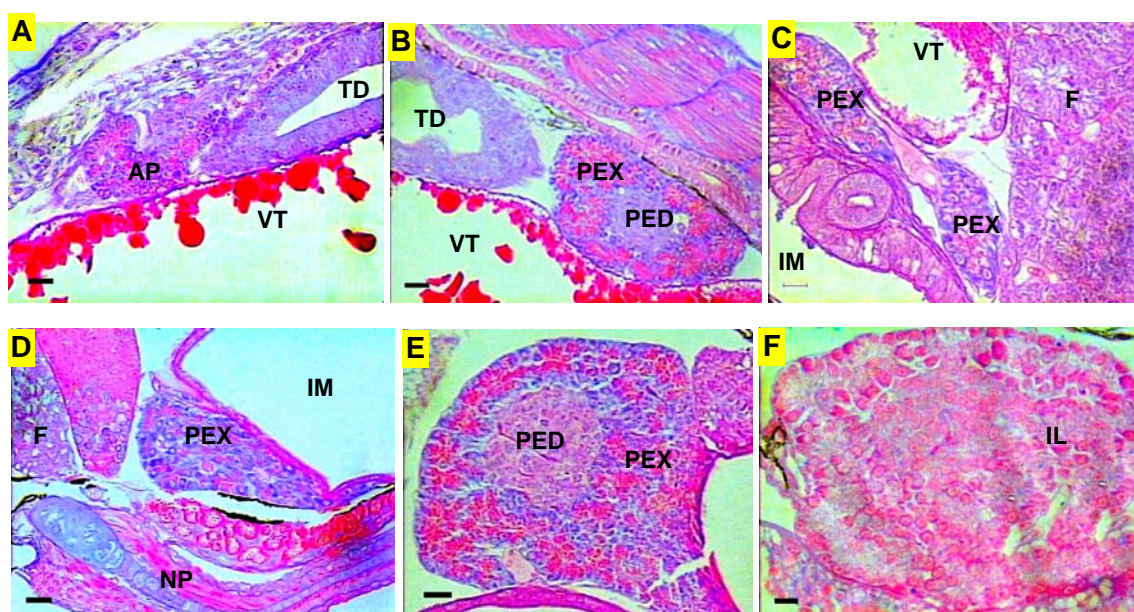


Figura 26. Tronco das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyanus* – Glândulas anexas: Pâncreas. Secções sagitais. A – 19 horas após eclosão (HE); B – 20 horas após eclosão (HE); C – 60 horas após eclosão (HE); D – 68 horas após eclosão (HE); E – 72 horas após eclosão (HE); F – 148 horas após eclosão (PAS). AP – Ácinos pancreáticos; F – Fígado; IL – Ilhotas de Langerhans; IM – Intestino médio; NP – Nadadeira peitoral; PED - Pâncreas endócrino; PEX – Pâncreas exócrino; TD – Tubo digestivo; VT – Vitelo (Barras: A, B, D e E = 20 μ m; C e F = 10 μ m).

Nessas larvas, o pâncreas endócrino diferenciou-se na região central do órgão, por células que se organizaram ao redor de muitos capilares e agruparam-se em ilhotas de Langerhans (Figuras 26B e 26E). Essas células eram pequenas, poliédricas, com o limite intercelular pouco visível e núcleo central. As ilhotas de

Langerhans destacaram-se por sua coloração pálida na porção central do pâncreas exócrino intensamente corado (Figuras 26B e 26E).

Conforme González *et al.* (2002), a presença destas ilhotas pancreáticas indica que estas larvas podem assimilar os açúcares de maneira eficaz.

Com o desenvolvimento das larvas de piracanjuba, o pâncreas começou a mover dorsalmente e aplainar-se ao redor da porção caudal do intestino anterior (Figuras 26C e D).

González *et al.* (2002) verificaram que, nas larvas de pescado branco (*Christoma humboldtianum*), aos quatro dias após a eclosão, o pâncreas apresentava-se como um órgão anatomicamente reconhecível, ao contrário dos Cyprinidae que o tecido pancreático encontrava-se associado ao fígado, formando o hepatopâncreas. Nas larvas, por ele estudadas, o pâncreas também apresentava uma porção exócrina e outra endócrina, sendo a parte exócrina mais extensa e desenvolvida, e neste epitélio foram observados grânulos de zimogênio.

Segundo Beccaria *et al.* (1991) e Zambonino-Infante e Cahu (2001), em algumas espécies, a presença de grânulos de zimogênio no pâncreas coincide com a abertura da boca e indica que estas células podem secretar enzimas digestivas como lípases, proteases e amilases, o que não foi investigado na espécie em estudo.

Com o desenvolvimento das larvas de piracanjuba, em estudo, a estrutura compacta do pâncreas não foi mais observada. Provavelmente, ele já tenha se tornado difuso, entre as flexões intestinais e cecos pilóricos.

Segundo Kurokawa *et al.* (1995), o desenvolvimento do pâncreas é particularmente importante para digestão em larvas, uma vez que ainda não há estômago funcional. Hamlin *et al.* (2000) evidenciaram grânulos de zimogênio no pâncreas das larvas de haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) logo no início do desenvolvimento, enquanto outros autores verificaram este fato numa fase mais tardia do desenvolvimento (Sarasquete *et al.*, 1995; Peña *et al.*, 2003).

Gisbert *et al.* (2004) relataram que, em larvas de linguado da Califórnia (*Paralichthys californicus*), os grânulos de zimogênios (precursores de enzimas

pancreáticas) foram detectados no pâncreas exócrino um dia antes do início da alimentação exógena, e o seu número aumentou após esta fase, confirmando assim a importância das secreções pancreáticas durante o período agástrico de desenvolvimento.

4.3.3. Sistema Sensorial

4.3.3.1. Sistema de linha lateral

A formação do sistema de linha lateral nas larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), em estudo, seguiu o mesmo padrão descrito para larvas de outros peixes (Hoss e Blaxter, 1982; Blaxter *et al.*, 1983; Kawamura e Ishida, 1985; Neave, 1986; Harvey *et al.*, 1992; Poling e Fuiman, 1997; Diaz *et al.*, 2003), e pode ser dividida em duas fases principais: a primeira, neuromastos superficiais aparecem e proliferam, e na segunda, acontece a formação de canais. Conforme Diaz *et al.* (2003), a primeira fase começa antes da eclosão e envolve a fase larval, e a segunda caracteriza o período de transição da larva para alevino, sendo referida, por muitos autores, como uma metamorfose.

Os neuromastos aparecem muito cedo na ontogênese das larvas de peixes Teleostei (Yamashita, 1982; Blaxter *et al.*, 1983; Neave, 1986; Harvey *et al.*, 1992; Jones e Janssen, 1992; Otsuka e Nagai, 1997; Diaz *et al.*, 2003). Matsuoka (2001) sugeriu que, assim como os neuromastos são morfologicamente diferenciados muito cedo, a diferenciação funcional também poderia ser cedo, isto também foi sugerido por Iwai (1964), Metcalfe *et al.* (1985), Blaxter (1986), Otsuka e Nagai (1997), para várias espécies de peixes.

Nas larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), em estudo, o primórdio migratório foi inicialmente dividido rostrocaudalmente em 3 a 4 grupos de células rudimentares, sendo que cada um originou um neuromasto primário com cavidade apical (Figuras 27A e B). O número de neuromastos primários, derivado diretamente do primórdio migrante na linha mediana corporal, é pensado ser quatro (Figura 27A).

Como mostrado na Figura 27C, o número foi aumentado pelos neuromastos adicionais com o desenvolvimento das larvas.

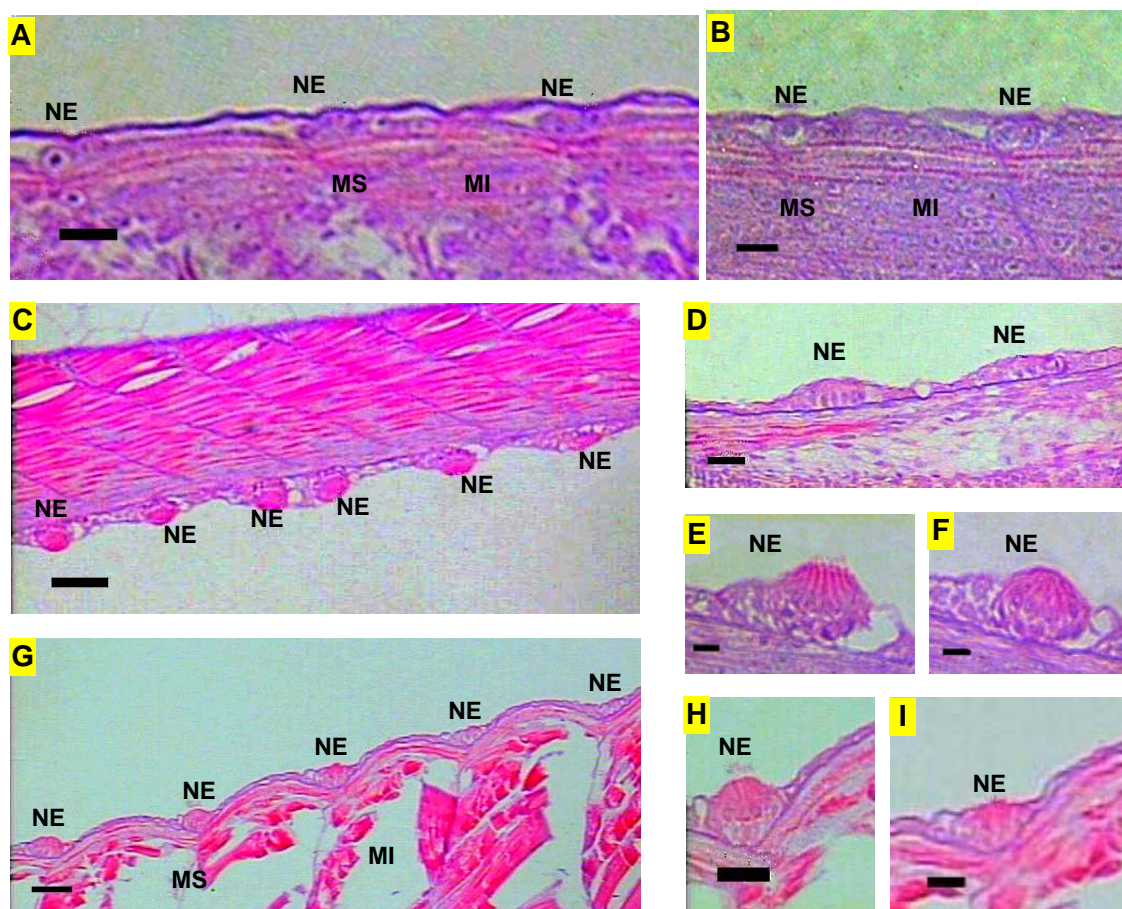


Figura 27. Tronco das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyanus* – Sistema de linha lateral. Secções sagitais, HE. A e B – quatro horas após eclosão; C e F – 52 horas após eclosão; D e E – 48 horas após eclosão; G, H e I – 124 horas após eclosão. NE – Neuromasto; NO – Notocorda; MI – Miômeros; MS – Mioseptos (Barras: A, B, D, H e I = 20 μ m; C e G = 50 μ m; E e F = 10 μ m).

De acordo com Blaxter (1987), depois da eclosão, a multiplicação dos neuromastos depende da taxa de crescimento. Eles crescem em número e são alinhados para marcar a posição dos futuros canais na cabeça e tronco.

Segundo Otsuka (2003), a formação dos neuromastos da porção corporal do sistema de linha lateral, geralmente, começa com a migração caudal de um primórdio migratório, originado da placa pós-ótica ao longo do flanco, que se torna um espessamento alongado. Este primórdio deposita pequenas aglomerações de células que diferenciarão em neuromastos primários do tronco e da cauda.

Metcalfe (1989) e Otsuka (2003) informaram que neuromastos adicionais ou secundários aparecem entre os neuromastos primordiais pré-existentes. Conforme Webb (1989), um pequeno número de neuromastos é inicialmente formado rostrocaudalmente ao longo do comprimento corporal, e que neuromastos adicionais são então intercalados entre estes primários para formar as séries completas de neuromastos laterais. Entretanto, para Coombs *et al.* (1992), neuromastos secundários livres aparecem depois, tanto por erupção dos neuromastos primários ou surgindo da camada basal da epiderme, presumivelmente por indução neural.

Nas larvas de piracanjuba, em estudo, alguns neuromastos eram arredondados e nivelados com a epiderme corporal (Figura 28), outros achatados e nivelados com a epiderme (Figuras 27D e 28) e, outros ainda, além de arredondados, ultrapassavam em altura a epiderme (Figuras 27E e F). A maioria dos neuromastos presentes no tronco das larvas de piracanjuba localizava-se em torno de mioseptos entre miômeros adjacentes (Figuras 27G e H). Estes neuromastos alinharam no tronco

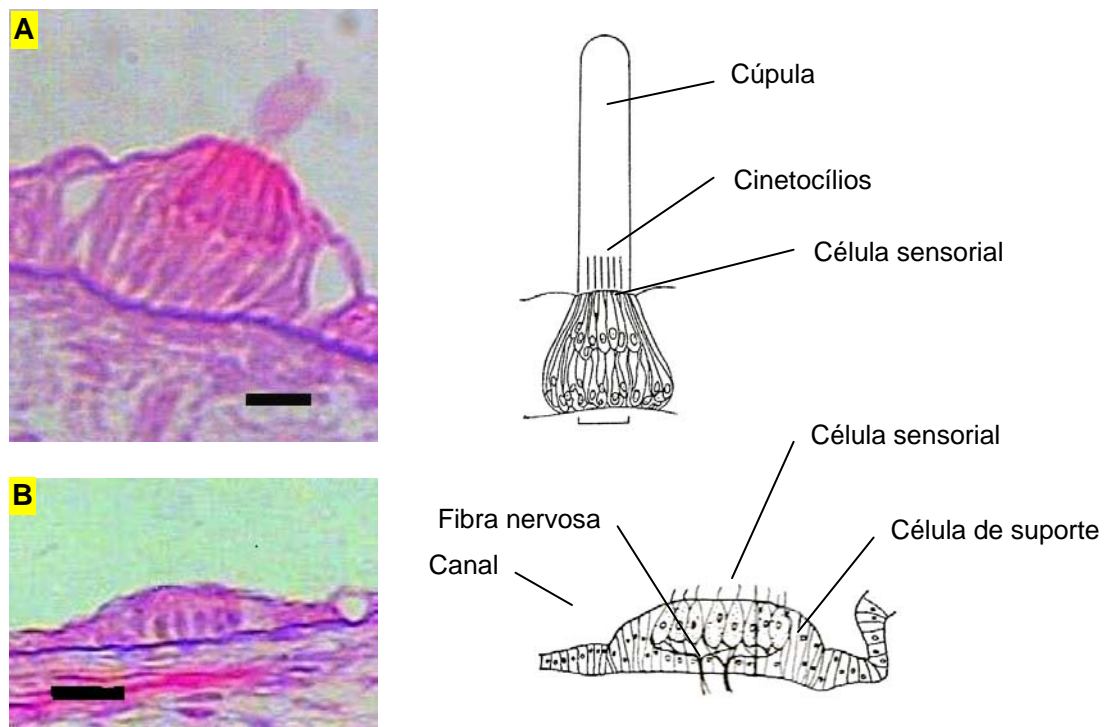


Figura 28. Neuromastos de larvas de piracanjuba *Brycon orbignyanus* – Estrutura. Secção sagital, HE. A – Neuromasto arredondado; e B – Neuromasto achatado (Barras: A = 10 μ m; B = 20 μ m) (Esquemas adaptados de Hibiya, 1982).

no padrão que sugere corresponder ao local dos futuros canais (Figuras 27G e H). Entretanto, nessas larvas, até 172 horas após eclosão (CP = 11,94 ± 0,80 mm), os canais do sistema de linha lateral não haviam se formado.

Segundo Diaz *et al.* (2003), os canais são os últimos a aparecerem ao longo da linha lateral e surgem após o desenvolvimento das escamas.

Otsuka (2003) declarou que mais estudos são necessários para confirmar a origem e o mecanismo de desenvolvimento dos neuromastos secundários do tronco.

Kuroda (1991) relatou que, nas larvas de sardinha japonesa (*Sardinops melanostictus*), o número de neuromastos livres no tronco diminuiu depois que larvas alcançaram, aproximadamente, 7 mm de comprimento total (CT), e que quase desapareceram nos exemplares com 10-11 mm de CT. Assim, estudos adicionais são requeridos para diagnosticar se os neuromastos desaparecem ou mudam de forma com o desenvolvimento da larva.

4.3.3.2. Equilíbrio – Bexiga gasosa

A bexiga gasosa foi observada pela primeira vez, nas larvas de piraicanjuba, em estudo, às 4 horas após eclosão (CP = 6,20 ± 0,19 mm), como uma estrutura pequena, situada entre a notocorda e a porção anterior do intestino médio. Às 25 horas após eclosão (Figura 29A), ela era delimitada por um delgado epitélio estratificado pavimentoso. Com o desenvolvimento dessas larvas, a bexiga gasosa aumentou de tamanho e o ducto pneumático que a conecta com o esôfago estruturava-se e era revestido pelo mesmo epitélio do esôfago (Figuras 29B, 29F e 29G). Às 43 horas após eclosão (CP = 7,80 ± 0,15 mm), verificou-se que o epitélio que a revestia estava espessado e o ducto pneumático estruturado, abriu-se no lúmen do esôfago (Intestino anterior). Neste momento a bexiga gasosa estava um pouco mais inflada. Às 56 horas após eclosão (CP = 8,50 ± 0,50 mm), a bexiga gasosa estava mais inflada (Figura 29E) e às 124 horas (CP = 10,33 ± 0,35 mm), totalmente inflada (Figura 29H).

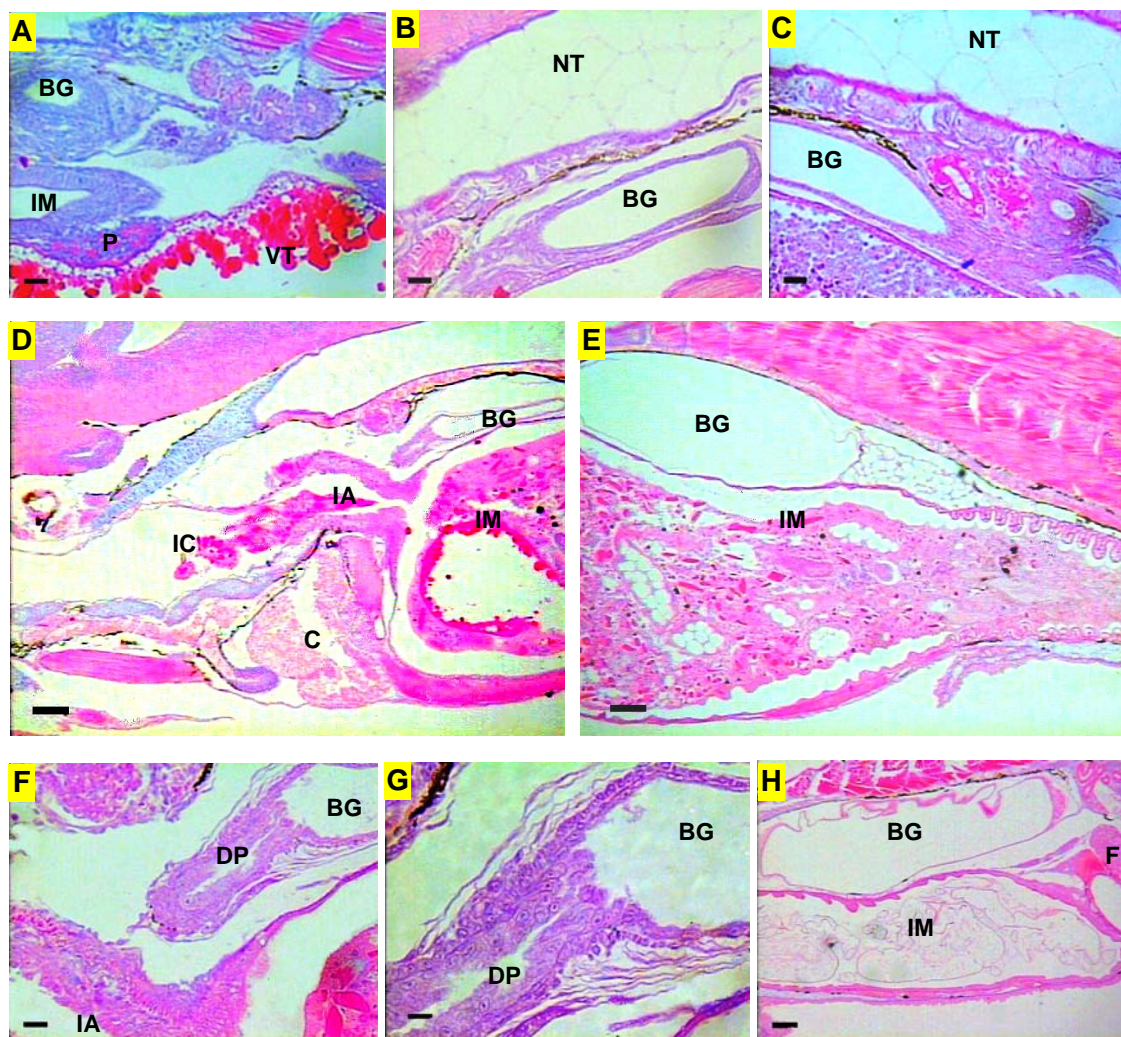


Figura 29. Tronco das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyanus* – Bexiga gasosa. Secções sagitais, HE. A – 25 horas após eclosão; B – 30 horas após eclosão; C – 43 horas após eclosão; D, F e G – 52 horas após eclosão; E – 56 horas após eclosão; H – 124 horas após eclosão. BG – Bexiga gasosa; C – Coração; DP – Ducto pneumático; F – Fígado; IA – Intestino anterior (esôfago); IC – Intestino cefálico; IM – Intestino médio; NT – Notocorda; P – Pâncreas; VT - Vitelo (Barras: A, B, C, F e H = 20 µm; D e E = 100 µm; G = 10 µm).

Micale *et al.* (2006) relataram que um fator que torna a criação de larvas uma fase crítica é a hipertrofia da bexiga gasosa provocada por estressores ambientais e/ou nutricionais. Este fato acontece quando a ontogenia e o funcionamento desta estrutura são concluídos. Nas larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), em estudo, este fato não foi verificado.

Segundo Blaxter (1986), as larvas de muitas espécies enchem a bexiga gasosa logo após a eclosão, provavelmente, pela ingestão de ar na superfície. Outras

espécies, como arenque do Atlântico (*Clupea harengus*), enchem a bexiga gasosa a um comprimento corporal de 30 mm, muito após eclosão. Anchova do Norte (*Engraulis mordax*) infla a sua bexiga gasosa a cerca de 10 mm (Hunter e Sanchez, 1976) e menhaden do Golfo (*Bevoortia patronus*) a 13 mm (Hoss e Phonlor, 1984), com poucos dias ou semanas de idade. Estas duas espécies, por sua vez, mostraram um ritmo diário (circadiano), a larva enche a bexiga gasosa pela ingestão de ar na superfície à noite (Hunter e Sanchez, 1976 e Hoss e Phonlor, 1984).

Segundo Blaxter e Batty (1985), as larvas de arenque do Atlântico (*Clupea harengus*) não apresentam respostas de alarme a sons até a bula-auditiva encher com gás, ao comprimento de 24 mm, o que não foi observado nas larvas de piracanjuba, em estudo. Para Blaxter (1986), é possível que larvas de outras espécies respondam ao som somente quando a bexiga gasosa encher com gás, mas este aspecto da biologia da larva ainda é muito negligenciado.

Na tabela 1, a seguir, estão relatados, resumidamente, os principais eventos da ontogenia das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyianus*, e suas conseqüências no desenvolvimento e nas estratégias alimentares dessas larvas.

Tabela 1. Principais eventos e conseqüências da ontogenia das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyanus* *.

Idade da larva	Principais eventos	Conseqüências no desenvolvimento
18 HAD	Eclosão.	Início da fase larval.
2 HAE	Placas olfativas evidentes.	Olfato em desenvolvimento.
8-9 HAE	Abertura da boca.	
9 HAE	Primeiras células mucosas na cavidade bucal.	
10 HAE	Início da formação das valvas orais; Olhos pigmentados.	Evitar o refluxo de água para a cavidade branquial.
15 HAE	Abertura do opérculo.	Formação da câmara opercular.
16 HAE	Abertura anal formada.	Tubo digestivo completo (boca e ânus).
17 HAE	Otólitos evidentes; Neuromastos primordiais com cúpula.	Neuromastos funcionais na cabeça e no tronco.
19 HAE	Área dentígera faringiana estruturada; Cavidade olfatória ampla e em formação; Cristas ampulares com células sensoriais.	Olfacção funcional, audição e equilíbrio.
20 HAE	Corpúsculos gustativos nos lábio; Boca terminal; Valvas orais formadas; Presenças de cones na retina.	Localização e seleção do alimento, Percepção visual.
22 HAE	Dentições oral e faringiana formadas; Corpúsculos gustativos nos arcos branquiais.	Preensão eficiente do alimento; Seleção do alimento na faringe.
23 HAE	Início da formação dos filamentos branquiais, Cristalino desenvolvido.	Troca gasosa mais efetiva (Respiração branquial), maior capacidade de natação.
25 HAE	Aumento de dobras intestinais.	Aumento da superfície de absorção de alimentos.
27 HAE	Início do comportamento agressivo.	
28 HAE	Início da alimentação exógena, canibalismo e predação.	Alimentação mista (endógena e exógena).
30 HAE	Bexiga gasosa em formação.	
35 HAE	Primeira evacuação; Presença de vacúolos supranucleares nos intestinos médio e posterior.	Transito intestinal completo, digestão e absorção do alimento.
37 HAE	Aumento de células mucosas na região cefálica.	Proteção contra abrasão.
43 HAE	Aumento do número de corpúsculos gustativos, Corpúsculos gustativos entre os dentes faringianos.	Maior seletividade do alimento.
48 HAE	Rastros branquiais robustos.	Proteção dos filamentos branquiais.
58 HAE	Flexão da Notocorda, Bexiga gasosa inflada.	
60 HAE	Lamelas olfativas em formação; Presença de bastonetes na retina	Controle do fluxo de água; Percepção de movimentos para escape de predadores.
64 HAE	Células mucosas AB+	Secreção de glicoproteínas ácidas carboxiladas.
68 HAE	Ausência do saco vitelino, nadadeiras em processo final de formação.	Alimentação exclusivamente exógena. Natação mais sincronizada.
172 HAE	Rastros robustos e filiformes; Linha lateral totalmente estruturada; Formação dos cecos pilóricos; Corpo pouco pigmentado.	Proteção e evitar a perda de partículas alimentares; Aumento da eficácia seletiva para captura do alimento e refinamento na retenção de partículas alimentares. Aumento da área de absorção intestinal. Comportamento gregário.

HAD= horas após a desova; HAE = horas após a eclosão.

* 26,18 ± 0,40 °C, pH 6,62 ± 0,17, 6,42 ± 0,17 mg/l de O₂, 0,05 mS/cm, 0,00% de salinidade.

5. CONCLUSÕES

Por meio desses estudos, chegou-se às seguintes conclusões:

- As larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), até às 28 horas após eclosão, com $6,35 \pm 0,13$ mm de CP, desenvolveram características estruturais que as tornaram predadoras ativas e capazes de superar uma das etapas críticas da larvicultura, o início da alimentação exógena: presença de cristas ampulares na cavidade ótica, cones na retina, epitélio sensorial na cavidade olfatória, sistema de linha lateral cefálico e corporal em formação e corpúsculos gustativos projetados na cavidade bucofaringiana e nas valvas orais, dentições oral e faringiana desenvolvidas, mucosa dos intestinos cefálico e anterior sem relevos expressivos e tubo digestivo retilíneo, glândulas anexas formadas e respiração branquial funcional.

- Às 72 horas após eclosão, as larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), medindo $9,13 \pm 0,18$ mm de CP, apresentaram cones e bastonetes na retina, cavidade olfatória ampla e funcional, sistema de linha lateral cefálico formado, aumento de corpúsculos gustativos na faringe, células mucosas e caliciformes secretoras de glicoproteínas ácidas, numerosas pregas e vacúolos com inclusões eosinófilas nos enterócitos dos intestinos médio e posterior, bexiga gasosa inflada e aumento da área

respiratória branquial, que as tornaram capazes de superar a outra fase crítica da larvicultura, que coincide com o momento em que a bexiga gasosa torna-se inflada.

- As larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), às 172 horas após eclosão, medindo $11,94 \pm 0,80$ mm de CP, já no final da metamorfose, apresentaram visão desenvolvida; lamelas olfatórias, sistema de linha lateral, gustação e audição em formação; filtro branquial formado; fígado armazenando glicogênio; pâncreas difuso; cecos pilóricos em formação que, em conjunto, favorecem a sobrevivência. O estômago e as glândulas gástricas ainda não se formaram.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGRAWAL, N., MITTAL, A.K. 1991. Epithelium of lips and associated structures of the Indian Major Carp, *Catla catla*. *Japan. J. Ichthyol.*, 37(4): 363-373.
- AGRAWAL, N., MITTAL, A.K. 1992. Structure and histochemistry of the epithelia of lips and associated structures of a catfish *Rita rita*. *Japan. J. Ichthyol.*, 39(1): 93-102.
- ALBERTINI-BERHAUT, J. 1988. L'intestin chez les Mugilidae (Poissons: Téléostéens) à différentes étapes de leur croissance: II. Aspects ultrastructuraux et cytophysiologiques. *J. Appl. Ichthyol.*, 4: 65-78.
- ALI, M.A. 1959. The ocular structure, retinomotor and photobehavioural responses of juvenile Pacific salmon. *Canadian Journal of Zoology*, 37: 965-996.
- ANGELESCU, V.; GNERI, F.S. 1949. Adaptaciones del aparato digestivo al régimen alimenticio in algunos peces del rio Uruguay e del rio de la Plata. *Rev. Inst. Invest. Mus. Argent. Cienc. Nat., Ciencias Zoológicas*, 1(6): 161-272.
- APPELBAUM, S. 1976. The feeding behaviour of carp (*Cyprinus carpio* L.) larvae and the possibility of adapting them to artificial food. *Archiv fur Fishereiwissenschaft*. 27: 133-141.
- APPELBAUM, S. 1981. Zum Geruchsorgan der karpfenlarven (*Cyprinus carpio*). *Zoologischer Anzeiger Jena*, 206: 227-233.
- APPELBAUM, S., ADRON, J.W., GEORGE, S.G., MACKIE, A.M., PIRIE, B.J.S. . 1983. On the development of the olfactory and gustatory organs of the Dover sole, *Solea solea*, during metamorphosis. *J.Mar. Biol. Ass. U. K*; 63: 97-108.
- ARANA, S. 1995. Estrutura histológica do fígado de peixes. In: Semana sobre histologia de peixes, 2, 1995, Jaboticabal-SP. *Resumos...* Jaboticabal-SP: Universidade do Estado de São Paulo, p.39-43.

- BAGLOLE, C.J., MURRAY, H.M., GOFF, G.P. WRIGHT, G.M. 1997. Ontogeny of the digestive tract during larval development of yellowtail flounder: a light microscopic and mucous histochemical study. *J. Fish Biology*, 51: 120-134.
- BALDISSEROTTO, B. 2002. *Fisiologia de peixes aplicada à piscicultura*. Santa Maria: Ed. UFSM. 212p.
- BANCROFT, J.D., STEVENS, A. 1996. *Theory and practices of histological techniques*. Churchill Livingstone, 4 ed., 166p.
- BALON, E.K. 1979. The theory of saltation and its application in the ontogeny of fishes: steps and thresholds. *Env. Biol. Fish.*, 4 (2): 97-101.
- BALON, E.K. 1985. *Early life history of fishes*. Dr w. Junk Publishers, Dordrecht, p. 13-30.
- BARRINGTON, E.J.W. 1957. The canal alimentary and digestion in fish. In: BROWN, M.E. (ed.). *The physiology of fishes*. New York: Academic Press, v.4(2): 109-161.
- BECCARIA, C., DIAZ, J.P., CONNES, R., CHATAIN, B. 1991. Organogenesis of the exocrine pancreas in the sea bass, *Dicentrarchus labrax* L., reared extensively and intensively. *Aquaculture*. 99: 339-354.
- BÉRTIN, L. 1958. Appareil Digestif. In: GRASSÉ, P.P. (ed.). *Traité de Zoologie*. Paris, Masson, v. 13, p. 1249-1301.
- BISBAL, G.A., BENGTSON, D.A. 1995. Development of the digestive tract in larval summer flounder. *J. Fish. Biol.*, 47:277-291.
- BLAXTER, J.H.S. 1986. Development of sense organs and behavior of teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 115, p. 98-114.
- BLAXTER, J.H.S. 1987. Structure and development of the lateral line. *Biol. Rev.*, 62: 471-514.
- BLAXTER, J.H.S. DANIELSSEN, D.; MOKSNESS, E. 1983. Description of the early development of the halibut *Hippoglossus hippoglossus* and attempts to rear the larvae past first feeding. *Mar. Biol.*, 73:99-107.
- BLAXTER, J.H.S., BATTY, R.S. 1985. The development of startle responses in herring larvae. *Journal of the Marine Biological Association Of the United Kingdom*, 65: 737-750.
- BONE, Q., MARSHALL, N.B., BLAXTER, J.H.S. 1995. *Biology of fishes*. 2. ed. London: Blackie Academic e Professional, 332p.
- BOULHIC, M., GABAUDAN, J. 1992. Histological study of the organogenesis of the digestive system and swim bladder of the Dover solea, *Solea solea* (Linnaeus 1758). *Aquaculture*. v. 102, p. 373-396.
- BOYD, C.E. 1982. *Water quality management for pond fish culture*. Developments in aquaculture and fisheries science, volume 9. 4 ed. Amsterdam: Elsevier, 318p.

- BRANCHEK, T., BREMILLER, R. 1984. The development of photoreceptors in the zebrafish *Brachydanio rerio*. I. Structure. *Journal of Comparative Neurology*, 224: 107-115.
- BRITSKI, H. A.; SATO, Y.; ROSA, A. B. S. 1988. *Manual de identificação de peixes da região de Três Marias (com chaves de identificação para os peixes da bacia do São Francisco)*. Brasília, Câmara dos Deputados, Coordenação de Publicações - CODEVASF, Divisão de Piscicultura e Pesca, 115p.
- BROWN, M.E. 1957. *The physiology of fishes - metabolism*. Academic Press Inc., N.Y., v. I.
- BRYAN, P.G. 1979. Food habits, functional digestive morphology, and assimilation efficiency of the rabbitfish *Siganus spinus* (Pisces, Siganidae). In: HOAR, W.S., RANDALL, D.J. *Fish Physiology*. San Diego: Academic Press., v. 8, p.170-173.
- BUDDINGTON, R.K. 1985. Digestive secretions of lake sturgeon, *Acipenser fulvescens*, during early development. *J. Fish. Biol.*, 26: 715-723.
- BUDDINGTON, R.K., DIAMOND, J.M. 1986. Aristotle revisited: the function of the pyloric caeca in fish. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, v.83: 8012-8014.
- BUDDINGTON, R.K.; DOROSHOV, S.E. 1986. Structural and functional relations of the white sturgeon alimentary canal (*Acipenser transmontanus*). *J. Morph.* v. 190, p.201-213.
- BULLOCK, W.L. 1979. The intestinal histology of the mosquito fish *Gambusia affinis* (Baird and Girard). In: HOAR, W.S., RANDALL, D.J. *Fish Physiology – Bioenergetics and Growth*. San Diego: Academia Press., v.8, p.170-173.
- CALZADA, A.; MEDINA, A.; GONZÁLEZ de CANALES, M.L. 1998. Fine structure of the intestine development in cultured sea bream larvae. *J. Fish Biol.* 53, 340-365
- CARNEIRO, D.J. 2004. Etapas de estudos de alimentação e nutrição de organismos aquáticos. In: Congresso de Sociedade Brasileira de Aqüicultura e Biología Aquática (1.: Vitória, E.S.) *Anais / Sociedade Brasileira de aqüicultura e Biología Aquática*: ed. José Eurico Possebon Cyrino e Elizabeth Criscuolo Urbinati – Vitória 2004. p.25.
- CARVALHO, F. 2001. *Desenvolvimento do aparelho digestório em larvas de *Salminus maxillosus* Vallenciennes, 1849 (Characiformes, Characidae, Salmininae)*. Viçosa, MG: 59p. Monografia – Universidade Federal de Viçosa, 2001.
- CARVALHO, P.S.M.; NOLTIE, D.B.; TILLITT, D.E. 2004. Biochemical, histological and behavioural aspects of visual function during early development of rainbow trout. *Journal of Fish Biology*. 64: 833–850.
- CATALDI, E.; ALBANO, C. BOGLIONE, L. D.; MÔNACO, G.; BRONZI, P.; CATAUDELLA, S. 2002. *Acipenser naccarii*: fine structure of the alimentary canal with references to its ontogenesis. *J. Appl. Ichthyol.* 18: 329-337.
- CAVICCHIOLI, M.; LEONHARDT, J.H. 1993. Estudo do desenvolvimento morfológico de larvas de Curimatá *Prochilodus scrofa* (Steindachner, 1882), obtidas de reprodução induzida. *Revista UNIMAR, Maringá*, 15 (supl.): 109-124.

- COLE, T.B.; STACEY, N.E. 2006. Olfactory responses to steroids in an African mouth-brooding cichlid, *Haplochromis burtoni* (Günther). *Journal of Fish Biology*, 68: 661-680.
- COLLIN, S. P.; COLLIN, H. B. 2005. The corneal epithelial surface in the eyes of vertebrates: Environmental and evolutionary influences on structure and function
- COOMBS, S., JANSSEN, J., MONTGOMERY, J. 1992. Functional and evolutionary implications of peripheral diversity in lateral line systems. In: WEBSTER, D.B., FAY, R.R., POPPER, A.N. (eds.): *The evolutionary biology of hearing*. Springer-Verlag, New York, p.267-294.
- COSTA, G.C. 2003. *Morfologia Aparente e desenvolvimento do Aparelho Digestório de jaú, Paulicea luetkeni (Steindachner, 1875) (Siluriforme, Siluroidei, Pimelodidae)*. 2003. 66p. Monografia – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.
- COUSIN, J.C.B., BAUDIN LAURENCIN, F. 1985. Morphogenese de l'appareil et de la vessie gazeuse du turbot, *Scophthalmus maximus* L. *J. Fish Biol.*, 47: 305-319.
- DABROWSKI, K. 1984. The feeding of fish larvae: present 'state of the art' and perspectives. In: GORDON, A.K., HECHT, T. Histological studies on the development of the digestive system of the clownfish *Amphiprion percula* and the time of weaning. *J. Appl. Ichthyol.*, v.18, p.113-117, 2002.
- DALE, T. 1984. Embryogenesis and growth of otoliths in the cod (*Gadus morhua* L.). *Flodevigen Rapportserie*, 1: 231-251.
- DEMPSEY, C.H. 1978. Chemical stimuli as a factor in feeding and intraspecific behaviour of herring larvae. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 58: 739-747.
- DEVILLERS, C. 1961. Structural and dynamic aspects of the development of the teleostean egg. In: GOVONI, J.J., BOEHLERT, G.W., WATANABE, Y. The physiology of digestion in fish larvae. *Environ. Biol. of Fish.*, 16(1-3): 59-77. 1986.
- DIAZ, J.P.; PRIÉ-GRANIÉ, M.; KENTOURI, M.; VARSAMOS, S.; CONNES, R. 2003. Development of the lateral line system in the sea bass. *Journal of Fish Biology*. 62: 24-40.
- EIRAS-STOFELLA, D.R. 1994. *Variabilidade morfológica da região faríngea dos arcos branquiais de algumas espécies de peixes (Teleostei), estudada através da microscopia eletrônica de varredura*. Curitiba: UFP, 145p. Tese Doutorado. Universidade Federal do Paraná, 1994.
- EIRAS-STOFELLA, D.R.; CHARVET-ALMEIDA, P. 1998. Ultrastructure (SEM) of the gills of *Prochilodus scrofa* STEINDACHNER (Pisces, Teleostei), *Rev. Bras. Zool.*, 15(2): 279-287.
- ELBAL, M.T.; GARCÍA HERNÁNDEZ, M.P.; LOZANO, M.T.; AGULLEIRO, B. 2004. Development of the digestive tract of gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.). Light and electron microscopic studies. *Aquaculture*, 234: 215–238 217.
- FARIA, E.S., MENIN, E. 1994. Histologia funcional do epitélio dos lábios de *Prochilodus affinis* Reinhardt, 1874 (Characiformes, Prochilodontidae). In: Encontro Anual de Aqüicultura, 11, 1994, Belo Horizonte, *Resumos...* Belo Horizonte: UFMG, p.2.

- FERRARIS, R.P., TAN, J.D., DE LA CRUZ, M.C. 1987. Development of the digestive tract of milkfish, *Chanos chanos* (Forsskal): histology and histochemistry. *Aquaculture*, 61: 241-257.
- FISHELSON, L., DELAREA, Y., ZVERDLING, A. 2004. Taste bud form and distribution on lips and in the oropharyngeal cavity of cardinal fish species (Apogonidae, Teleostei), with remarks on their dentition. *J. Morphol.*, 259: 316-327.
- FUKUHARA, O. 1987. Larval development and behavior in early life stages of black sea bream reared in the laboratory. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 53(3): 371-379.
- GALVÃO, M.S.N.; FENERICH-VERANI, N.; YAMANAKA, N.; OLIVEIRA, I.R. 1997. Histologia do sistema digestivo de tainha *Mugil platanus* Günther, 1880 (Osteichthyes, Mugilidae) durante as fases larval e juvenil. *B. Inst. Pesca, São Paulo*, 24 (único): 91-100.
- GAMMON, R.L., TIEMEIER, O.W., GIER, H.T. 1972. The gross and microanatomy of the digestive tract and pancreas of the channel catfish, *Ictalurus punctatus*. In: HOAR, W. S., RANDALL, D. J., BRETT, J. R. *Fish Physiology: Bioenergetics and Growth*. vol. VIII San Diego: Academic Press. 1979, p. 71-113, 162-241.
- GARCÍA HERNANDEZ, M.P.; LOZANO, M.T.; ELBAL, M.T.; AGULLEIRO, B. 2001. Development of the digestive tract sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). Light and electron microscopic studies. *Anat. Embryol.*, 173: 1-19.
- GARCÍA-GASCA, A.; GALAVIZ, M.A.; GUTIERREZ, J.N.; GARCÍA-ORTEGA, A. 2006. Development of the digestive tract, trypsin activity and gene expression in eggs and larvae of the bullseye puffer fish *Sphoeroides annulatus*. *Aquaculture* 251: 366–376.
- GAWLICKA, A., TEH, S.J., HUNG, S.S.O., HINTON, D.E., DE LA NOÛE, J. 1995. Histological and histochemical changes in the digestive tract of white sturgeon larvae during ontogeny. *Fish Phys. and Biochem.*, 14(5): 357-371.
- GEORGE, L.L.; ALVES, C.E.R.; CASTRO, R.R.L. 1998. *Histologia Comparada*. 2 ed. São Paulo: Roca, 286p.
- GILBERT, S.F. 1991. *Biologia do Desenvolvimento*. 3 ed. Ribeirão Preto: FUNPEC, 563p.
- GIRGIS, S. 1952. On the anatomy and histology of alimentary tract of an herbivorous bottom-feeding cyprinoid fish *Labeo horie* (Cuvier). *J. Morphol.*, 90 (2): 317-362.
- GISBERT, E.; RODRIGUEZ, A.; CASTELLO-ORVAY, F.; WILLIOT, P. 1998. A histological study of the development of the digestive tract of Siberian sturgeon (*Acipenser baeri*) during early ontogeny. *Aquaculture*, 167: 195–209.
- GISBERT, E.; SARASQUETE, M.C.; WILLIOT, P.; CASTELLO-ORVAY, D.F. 1999. Histochemistry of the development of the digestive system of Siberian sturgeon during early ontogeny. *Journal of Fish Biology*, 55: 596–616.

- GISBERT, E.; MERINO, G.; MUGUET, J.B.; BUSH, D.; PIEDRAHITA, R.H.; CONKLIN, D.E. 2002. Morphological development and growth patterns in hatchery-read California halibut larvae. *Journal of Fish Biology*, 61: 1217-1229.
- GISBERT, E.; PIEDRAHITA, R.H.; CONKLIN, D.E. 2004. Ontogenetic development of the digestive system in California Halibut (*Paralichthys californicus*) with notes on feeding practices. *Aquaculture*, 232: 455-470.
- GODINHO, H. 1967. Estudos anatômicos sobre o trato alimentar de Siluroidei *Pimelodus maculatus*. *Revista Brasileira de Biologia*, v.27.
- GONZÁLEZ, O.R.M.; FLORES, J. DEL C.B.; DOMINGUEZ, B.M.P.; VALLE, M.R.G. 2002. Descripción histológica del sistema digestivo em larvas de *Chirostoma humboldtianum* em la primera alimentación exógena. In: *CIVA 2002* (<http://www.civa2002.org>); p.313-322.
- GOODRICH, 1930. In: BROWN, M.E. *The physiology of fishes - metabolism*. Academic Press Inc., N.Y., v. I, 1957.
- GORDON, A.K., HECHT, T. 2002. Histological studies on the development of the digestive system of the clownfish *Amphiprion percula* and the time of weaning. *J. Appl. Ichthyol.*, 18: 113-117.
- GOVONI, J.J. 1980. Morphological, histological, and functional aspects of alimentary canal and associated organ development in larval *Leiostomus xanthurus*. *Rev. Can. Biol.*, 39(2): 69-80.
- GOVONI, J.J., BOEHLERT, G.W., WATANABE, Y. 1986. The physiology of digestion in fish larvae. *Environ. Biol. of Fish.*, 16(1-3): 59-77.
- GRATIVOL, A.D., MENIN, E. 1992. Anatomia comparativa funcional da cavidade bucofaringiana de *Astyanax fasciatus* (CUVIER, 1819) (Osteichthyes, Characidae, Tetragonopterinae) e *Triporthus guentheri* (GARMAN, 1890) (Osteichthyes, Characidae, Triporthinae). *R. Ceres*, 39(226): 564-583.
- HAMLIN, H.J., HUNT VON HERBING, I., KLING, L.J. 2000. Histological and morphological evaluations of the digestive tract and associated organs of haddock throughout post-hatchinhg ontogeny. *J. Fish Bio.*, 57: 716-732.
- HANSEN, A.; ZEISKE, E. 1993. Development of the olfactory organ in the zebrafish, *Brachydanio rerio*. *The Journal of Comparative Neurology*, 333(2): 289 – 300.
- HARA, T.J. 1992. *Fish Chemoreception*. New York : Chapman & Hall., 373p.
- HARVEY, R.; BATTY, R.S. 2002. Cutaneous taste buds in gadoid fishes. *Journal of Biology*, 60: 583-593.
- HARVEY, R.; BLAXTER, J.H.S.; HOYT, R.D. 1992. Development of superficial and lateral line neuromasts in larvae and juveniles of plaice (*Pleuronectes platessa*) and sole (*Solea solea*). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 72: 651-668. et al 92
- HERNANDEZ-BLAZQUEZ, F.J.; PORTELLA, M.C.; CESTAROLLI, M.A. 1991. Desenvolvimento histológico e histoquímico do sistema digestivo de *Prochilodus scrofa* durante a fase larvar. In: IX Encontro Brasileiro de Ictiologia, Maringá. *Anais...* Sociedade Brasileira de Ictiologia, Maringá, PR, p.2.

- HIBYIA, T. 1982. *An atlas of fish histology normal and pathological features*. Tokio: Kodansha, 147p.
- HIDELBRAND, M. 1995. *Análise da Estrutura dos Vertebrados*. São Paulo: Atheneu, 700p.
- HINTON, D.E., POOL, C.R. 1976. Ultrastructure of the liver in channel catfish *Ictalurus punctatus* (Rafinesque). In: HOAR, W.S., RANDALL, D.J., BRETT, J.R. *Fish Physiology: Bioenergetics and Growth*, v. VIII. San Diego: Academic Press., p.71-113, 162-241, 1979.
- HOAR, W.S., RANDALL, D.J., BRETT, J.R. 1979. *Fish Physiology: Bioenergetics and Growth*, v. VIII. San Diego: Academic Press., p.71-113 e 162-241.
- HOSS, D.E., BLAXTER, J.H.S. 1982. Development and function of the swimbladder-inner ear-lateral line system in the Atlantic menhaden *Brevoortia tyrannus* (Latrobe). *Journal of Fish Biology*, 20: 131-142.
- HOSS, D.E., PHONLOR, G. 1984. Field and laboratory observations on diurnal swim bladder inflation-deflation in larvae of gulf menhaden, *Brevoortia patronus*. *U.S. National Marine Fisheries Service Fishery Bulletin*, 82: 513-517.
- HUNTER, J.R., SANCHEZ, C. 1976. Diel changes in swim bladder inflation of the larvae of the northern anchovy, *Engraulis mordax*. *U.S. National Marine Fisheries Service Fishery Bulletin*, 74: 847-855.
- HYATT, K.D. 1979. Feeding strategy. In: HOAR, W.S., RANDALL, D.J., BRETT, J.R. (ed.) *Fish Physiology*. New York: Academic Press, v.8, p.71-119.
- ISHIDA, K., KAWAMURA, G. 1985. Development of sense organs. *Aquabiology*, 36: 8-14.
- IWAI, T. 1963. Taste buds on the gill rakers and gill arches of the sea catfish, *Plotosus anguillaris* (Lacépède). *Copeia*, 2: 271-274.
- IWAI, T. 1964. Development of cupulae in free neuromasts of the Japanese medaka, *Oryzias latipes* (Temminck et Schlegel). *Bulletin of the Misaki Marine Biological Institute, Kyoto University*, 5: 31-37.
- IWAI, T., TANAKA, M. 1968. The comparative study of the digestive tract of teleosts larvae - III. Epithelial cells in the posterior gut of halfbreak larvae. *Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.* 34, n.1.
- IWAI, T. 1980. Sensory anatomy and feeding of fish larvae. In: BARDACH *et al.* (ed.) *Fish behavior and its use in the capture and culture of fishes*. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila. p.124-145.
- JANSSEN, J.; JONES, W.R.; WHANG, A.; OSHEL, P.E. 1995. Use of the lateral line in particulate feeding in the dark by juvenile alewife (*Alosa pseudoharengus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52: 358-363.
- JOBLING, M. 1994. *Fish Bioenergetic*. Fish and fisheries series, Chapman & Hall.
- JOHNS, P.R. 1982. Formation of photoreceptors in larval and adult goldfish. *Journal of Neuroscience*, 2: 178-198.

- JONES, W.R.; JANSSEN, J. 1992. Lateral line development and feeding behavior in the mottled sculpin, *Cottus bairdi* (Scorpaeniformes: Cottidae). *Copeia*, p.485-492.
- JUNQUEIRA, L.C., CARNEIRO, J. 2004. *Histologia Básica. Texto / Atlas*. 10 ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 488p.
- KAJI, T., KOMADA, M., ARAI, H., TAGAWA, M., TANAKA, M. 2002. Precocious development of the digestive system in relation to early appearance of piscivory in striped bonito *Sarda orientalis* larvae. *Fisheries Science*, 68: 1212-1218.
- KAPOOR, B.G., SMIT, H., VERIGHINA, I.A. 1975. The alimentary canal and digestion in Teleosts. *Adv. Mar. Biol.*, 13: 109-239.
- KASUMYAN, A.O., DOVING, K.B. 2003. Taste preferences in fishes. *Fish and Fisheries.*, 4(4): 289-347.
- KAWAMURA, G. 1991. Sensory organs. In: TANAKA, M (ed). *Early Development in Fishes*. Koseisha Koseikaku, Tokyo, p. 9–20.
- KAWAMURA G, ISHIDA K. 1985. Changes in sense organ morphology and behaviour with growth in the flounder *Paralichthys olivaceus*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 51: 155–165.
- KAWAMURA, G., WASHIYAMA, N. 1989. Ontogenetic changes in behavior and sense organ morphogenesis in largemouth bass and *Tilapia nilotica*. *Trans. Am. Fish. Soc.* 118: 203-213.
- KENT, G.C. 1992. *Comparative anatomy of the vertebrates*. London: Mosby, 681p.
- KJØRSVIK, E., REIERSEN, A.L. 1991. Histomorphology of the early yolk-sac larvae of the Atlantic Halibut (*Hyppoglossus hippoglossus* L.) - an indication of the timing of functionality. *J. Fish Biol.*, 41: 1-19.
- KJØRSVIK, E., MEEREN, T.V.D., KRYVI, H. *et al.* 1991. Early development of the digestive tract of cod larvae, *Gadus morhua* L., during start-feeding and starvation. *J. Fish Biol.*, 38: 1-15.
- KOMADA, N. 1993. Distribution of taste buds in the oropharyngeal cavity of fry and fingerling Amago Salmon, *Oncorhynchus rhodurus*. *Japan. J. Ichthyol.*, 40(1): 110-116.
- KUNTZ, Y.W., Ennis, S., Wise, C. 1983. Ontogeny of the photoreceptors in the embryonic retina of the viviparous guppy, *Poecilia reticulata* P. (Teleostei). *Cell and Tissue Research*, 230: 469-486.
- KURODA, K. 1991. Studies on the recruitment process focusing on the early life history of the Japanese sardine, *Sardinops melanostictus* (Schlegel). *Bull. Natl. Res. Inst. Fish. Sci.* 3: 25-278.
- KUROKAWA, T., KAGAWA, H., OHTA, H., TANAKA, H., OKUZAWA, K. HIROSE, K. 1995. Development of digestive organs and feeding ability in larvae of Japanese eel (*Anguilla japonica*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 52: 1030-1036.

- LEONARDO, J.M.L.O., VARGAS, L., RIBEIRO, R.P., MOREIRA, H.L.M., NATALI, M.R.M., VOLSKI, T. CAVICHIOLO, F. 2001. Histologia das brânquias de larvas de tilápia do Nilo, *Oreochromis niloticus* (L.), de origem tailandesa, submetidas a diferentes níveis de vitamina C. *Acta Scientiarum*, v.23(4): 863-870.
- LOBO, B.A.; MAIA, G.D.; ENGELHARDT, E.; PEREIRA, G.C. 1969. *Embriologia Humana*. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 360p.
- LOEWE, H., ECKMANN, R. 1988. The ontogeny of the alimentary tract of coregonid larvae: normal development. *J. Fish Biol.* 33: 841-850.
- LOGATO, P.V.R. 1995. *Anátomo-histologia funcional do aparelho digestivo de pacu, Piaratus mesopotamicus, Holmberg, 1887 (Characiformes, Characidae, Myleinae)*. Viçosa, MG: UFV, 119 p. Tese (Doutorado em Nutrição de Monogástricos) - Universidade Federal de Viçosa, 1995.
- LUIZI, F.S., GARA, B., SHIELDS, R.J., BROMAGE, N.R. 1999. Further description of the development organs in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) larvae, with notes on differential absorption of copepod and *Artemia* prey. *Aquaculture*, 176: 101-116.
- MACIEL, C.M.R.R. 1997. *Morfologia e potencialidade de Hoplias cf lacerdae (Ribeiro, 1908) (Characiformes, Erythrinidae) para localizar e selecionar o alimento, nas fases iniciais do ciclo de vida*. Viçosa, MG: UFV, 96p. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) – Universidade Federal de Viçosa, 1997.
- MATKOVIC, M., PISANÓ, A. 1989. Estudio macro y microscopico del desarrollo de *Hoplias malabaricus* (Pisces, Erythrinidae). I. Fase larval. *Revista Brasileira de Biologia*, 49(2):553-569.
- MATSUOKA, M. 2001. Development of sense organs in the Japanese sardine *Sardinops melanostictus*. *Fisheries Science*, 6: 1036-1045.
- MENIN, E. 1988. *Anátomo-histologia funcional comparativa do aparelho digestivo de seis Teleostei (Pisces) de água doce*. São Paulo: USP, 557p. Dissertação (Doutorado em Fisiologia) - Universidade de São Paulo. 1988.
- MENIN, E. 1989. Anatomia funcional da cavidade bucofaringiana de *Gymnotus carapo* Linnaeus, 1758 (Siluriformes, Gymnotoidei, Gymnotidae). *R. Ceres*, 36(207): 422-434.
- MENIN, E. 1997. Anatomia Funcional da Cavidade bucofaringiana de *Pachyurus squamipinnis* AGASSIZ, 1829 (Perciformes, Percoidei, Scienidae). In: AMA – Associação Mineira de Aqüicultura. *Resumos*. Belo Horizonte, Minas Gerais, 1997.
- MENIN, E. 1997. Anatomia da Cavidade bucofaringiana de *Salminus brasiliensis* (CUVIER, 1817) (Characiformes, Characidae, Salmininae). In: AMA – Associação Mineira de Aqüicultura. *Resumos*. Belo Horizonte, Minas Gerais, 1997.
- MENIN, E., MIMURA, O.M. 1991a. Anatomia funcional da cavidade bucofaringiana de *Hoplias malabaricus* (Bloch,1794) (Characiformes, Erythrinidae). *R. Ceres*, 38 (217): 240-255.

- MENIN, E., MIMURA, O.M. 1991b. Anatomia funcional da cavidade bucofaringiana de *Pimelodus sp.* (Siluriformes, Pimelodidae). *R. Ceres*, 38 (218): 286-304.
- MENIN, E. e MIMURA, O.M. 1991c. Anatomia funcional da cavidade bucofaringiana de duas espécies de Teleostei de água doce, *Leporinus reinhardti* Lütken, 1874, e *Brycon lundii* Reinhardt, 1849, de hábito alimentar onívoro. *R. Ceres*, 38 (219): 345-372.
- MENIN, E., MIMURA, O.M. 1992. Anatomia funcional da cavidade bucofaringiana de *Prochilodus marggravii* (Walbaum, 1792) e *Prochilodus affinis* Reinhardt, 1874 (Characiformes, Prochilodontidae). *R. Ceres*, 39 (226): 507-528.
- METCALFE, W.K. KIMMEL, C.B., SCHABTACH, E. 1985. Anatomy of the posterior lateral line system in young larvae of the zebrafish. *Journal of Comparative Neurology*, 233: 377-389.
- METCALFE, W.K. 1989. Organization and development of the zebrafish posterior lateral line. In: COOMBS, S., GÖRNER, P., MÜNZ, H. (eds.): *The mechanosensory lateral line*. Springer-Verlag, New York. p.147-159.
- MICALE, V.; GARAFFO, M.; GENOVESE, L.; SPEDICATO, M. T.; MUGLIA, U. 2006. The ontogeny of the alimentary tract during larval development in common pandora *Pagellus erythrinus* L. *Aquaculture*, 251: p. 354– 365. 2006.
- MINC, R.; MENIN, E. 1992. Anatomia da cavidade bucofaringiana de *Pimelodus maculatus* (Lacépède, 1803) (Siluriformes, Pimelodidae). In: X Encontro Anual de Aquicultura de Minas Gerais. *Resumos*. Belo Horizonte, Minas Gerais, 1992.
- MIYAKE, T., Von HERBING, I.H., HALL, B.K. 1997. Neural ectoderm, neural crest, and placóides: Contribution of the placóide to the ectodermal lining of the embryonic opercular cavity in Atlantic cod (Teleostei). *Journal of Morphology*, 231: 231-252.
- MOITRA, S.K., SINHA, G.M. 1972. The structure, distribution and probable function of taste buds and mucous cells in the alimentary tract during the life-history of a freshwater major carp, *Cirrhina mrigala* (Ham.). *J. Indian Fish Soc.*, 4: 103-114.
- MONTGOMERY, J.C.; MILTON, R.C. 1993. Use of the lateral line for feeding in the torrent fish (*Cheimarrichthys fosteri*). *New Zealand Journal of Zoology*, 20: 121-125.
- MOORE, K.L.; PERSAUD, T.V.N. 2000. *Embriologia Básica*. 5ª ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 453p.
- MORGAN, M.; TOVELL, P.W.A. 1973. The structure of the gill of the *Salmo gairdneri* (Richardson). *Zoology Zellforsch*, 142: 1-15.
- MUKAI, Y.; YOSHIKAWA, H.; KOBAYASHI, H. 1994. The relationship between the length of the cupulae of free neuromasts and feeding ability in larvae of the willow shiner *Gnathopogon elongates caeruleus* (Teleostei, Cyprinidae). *Journal of Experimental Biology*, 197: 399-403.

- MURRAY, H.M., WRIGTH, G.M., GOFF, G.P. 1994. A comparative histological and histochemical study of the stomach from three species of pleuronectid, the Atlantic halibut, *Hippoglossus hipoglossus*, the yellowtail flounder, *Pleuronectes ferrugines*, and the wind flounder, *Pleuronectes americanus*. *Can. J. Zool.*, 72: 1199-1210.
- NAKATANI, K.; AGOSTINHO, A.A., BAUMGARTNER, G. et al. 2001 *Ovos e larvas de peixes de água doce: Desenvolvimento e manual de identificação*. Maringá: EDUEM, 378p.
- NEAVE, D.A. 1986. The development of the lateral line system in plaice (*Pleuronectes platessa*) and turbot (*Scophthalmus maximus*). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 66: 683-693.
- NEAVE, D.A. 1984. The development of visual acuity in larval plaice (*Pleuronectes platessa* L.) and turbot (*Scophthalmus maximus* L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 78: 167-175.
- NEVES, C.A. 1996. *Estudo morfológico e histoenzimológico do desenvolvimento ontogenético do trato digestivo de larvas e alevinos de trairão (Hoplías cf. lacerdae) e de pacamã (Lophiosilurus alexandri)*. Belo Horizonte, MG: UFMG, 74 p. Dissertação (Mestrado em Morfologia). Universidade Federal de Minas Gerais, 1996.
- NIKOLSKY, G.V. 1963. *The Ecology of Fishes*. London, Academic Press., 325 p.
- OCCHI, R.H., OLIVEROS, O.B. 1974. Estudio anátomo-histológico de la cavidade bucofaríngea de *Leporinus obtusidens* (Pisces, Tetragonopteridae). *Physis. Sección B: Lãs águas continentales y sus organismos*, 33B(86): 77-90.
- O'Connell, C.P. 1981. Development of organ systems in the northern anchovy, *Engraulis mordax*, and other teleosts. *Am. Zool.*, 21: 429-446.
- ORR, R.T. 1986. *Biologia dos Vertebrados*. São Paulo: Roca, 508p.
- OTSUKA, M. 2003. Neuromast formation in the prehatching embryos of the Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*). *Acta Zoológica (Stockholm)* 84: 99-106.
- OTSUKA, M., NAGAI, S. 1997. Neuromast formation in the pré-hatching embryos of the cod fish, *Gadus macrocephalus* Tilesius. *Zoological Science*, 14: 475-481.
- PACHECO, L.F.; MENIN, E. 1997. Anatomia Funcional do Aparelho digestivo de *Pygocentrus piraya* Cuvier, 1819 (Characiformes, Characidae, Serrasalminae). Dissertação (Monografia). Viçosa, p. 9-11.
- PATTEN, B.M. 1969. *Embriologia Humana*. 5ª ed. Buenos Aires: El Ateneo, 678p.
- PEÑA, R., DUMAS, S., VILLALEJO-FUERTE, M., ORTÍZ-GALINDO, J.L. 2003. Ontogenetic development of the digestive tract in reared spotted sand bass *Paralabrax maculatofasciatus* larvae. *Aquaculture*, 219: 633-644.
- PIGNALBERI, C., CORDIVIOLA de YUAN, E., OCCHI, R.W. Anatomia del aparato digestivo de *Pimelodus albicans* (Valenciennes) (Pisces, Pimelodidae). *Physis. Sección B: Las aguas continentals y sus organismos*, 32b(85): 297-308, 1973.

- PINDER, A.C., GOZLAN, R.E. 2004. Early ontogeny of sunbleak. *Journal of Fish Biology*, 64, p. 762-775.
- POLING, K.R.; FUIMAN, L.A. 1997. Sensory development and concurrent behavioural changes in Atlantic croaker larvae. *Journal Fish. Biol.*, 51: 402-421.
- PORTELLA, M.C. Técnicas de criação intensiva de larvas de peixes neotropicais: situação atual e perspectivas. In: Congresso de Sociedade Brasileira de Aqüicultura e Biología Aquática (1.: Vitória, E.S.) *Anais / Sociedade Brasileira de aqüicultura e Biología Aquática*: ed. José Eurico Possebon Cyrino e Elizabeth Criscuolo Urbinati – Vitória 2004. p.35.
- PREJS, A. 1981. *Metodos para el estudio de los alimentos y las relaciones troficas de los peces*. Caracas: Universidad Central de Venezuela y Universidad de Varsovia, 129 p.
- REIS, M.S.; REIS, M.C.S.; ALBRECHT, M.P.; FERREIRA, M.F.N. 2003. Caracterização morfológica do trato digestório de *Pseudotyloturus microps* (Beloniformes, Belontiidae). In: Encontro Brasileiro de Ictiologia (15.: 2003: São Paulo, SP). *Resumos / Universidade Presbiteriana Mackenzie, Soc. Bras. de Ictiologia*. – São Paulo: UPM/SBI, 2003. 1 CD-ROM.
- REUTTER, K. 1992. Structure of the peripheral gustatory organ, represented by the silurid fish *Plotosus lineatus* (Thunberg). In: HARA, T.J. *Fish Chemoreception*. Chapman & Hall, London, p.60-78.
- RIBEIRO, L.; SARASQUETE, C.; DINIS, M.T. 1999. Histological and histochemical development of the digestive system of *Solea senegalensis* (Kaup, 1858) larvae. *Aquaculture*, 171: 293-308.
- RODRIGUES, S.S. 2003. *Adaptações anatômicas da cavidade bucofaringiana de Pimelodus maculatus (Lacépède, 1803), Pseudoplatystoma coruscans (Agassiz, 1829) e Conorhynchus conirostris (Valenciennes, 1840) (Teleostei, Siluriformes, Siluroidei, Pimelodidae) em relação ao hábito alimentar*. Viçosa, MG: UFV, 67p. Monografia – Universidade Federal de Viçosa, 2003.
- RODRIGUES, S.S., MENIN, E. 2005. Anatomia da cavidade bucofaringiana de *Conorhynchus conirostris* (Valenciennes, 1840) (Siluriformes). *Revista Ceres*, 52(304): 843-862.
- RODRIGUES, S.S.; NAVARRO, R.D.; MENIN, E. 2003. Anatomia da cavidade bucofaringiana de *Leporinus macrocephalus* (Garavelo e Britski, 1988) (Characiformes, Anostomidae). In: Encontro Brasileiro de Ictiologia (15.: 2003: São Paulo, SP). *Resumos / Universidade Presbiteriana Mackenzie, Soc. Bras. de Ictiologia*. – São Paulo: UPM/SBI, 2003. 1 CD-ROM.
- ROMER, A.S.; PARSONS, T.S. 1986. *The Vertebrate Body*. New York: Saunders College Publishing/ CBS Publishing Japan, 679p.
- RÖSCH, R., SEGNER, H. 1990. Development of dry food for larvae of *Coregonus lavaretus* L.: I. Growth, food digestion and fat absorption. *Aquaculture*, 91: 101-115.
- ROSSI, L.M. 1992. Evolución morfológica del aparato digestivo de poslarvas y prejuveniles de *Prochilodus lineatus* (Val., 1847) (Pisces, Curimatidae) y su relación com la dieta. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 25(2): 159-167.

- 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.
- SANTOS, A.M.P.A. 1991. Morfogênese dos estados larvares de *Solea senegalensis* Kaup e *Dicentrarchus labrax* L. *Rev. Biol. U. Aveiro*, 4: 301-311.
- SANTOS, J.E., GODINHO, H.P. 2002. Ontogenetic events and swimming behavior of larvae of the characid fish *Salminus brasiliensis* (Cuvier) (Characiformes, Characidae) under laboratory conditions. *Rev. Bras. Zool.*, 19(1): 163-171.
- SANTOS, J.E., GODINHO, H.P. 1994. Morfogênese e comportamento larvais do surubim (*Pseudoplatystoma coruscans* Agassiz, 1829) sob condições experimentais. *Arq. Bras. Med. Vet. Zootec.*, 46(2): 139-147.
- SARASQUETE, M.C., POLO, A., YÚFERA, M. 1995. Histology and histochemistry of the development of the digestive system of larval gilthead seabream, *Sparus aurata* L. *Aquaculture*, 130: 79-92.
- SARBARHI, D.S. 1940. The alimentary canal of *Labeo rohita* (Ham.). *J. Asiatic Soc. Beng.*, 5(2): 87-116.
- SEGNER, H.; STORCH, V.; REINECKE, M.; KLOSS, W.; HANKE, W. 1994. The development of functional digestive and metabolic organs in turbot *Scophthalmus maximus*. *Mar. Biol.* 119, 471-486.
- SEIXAS FILHO, J.T.; BRÁS, J.M.; GOMIDE, A.T. M.; OLIVEIRA, M.G. A.; DONZELE, J.L.; MENIN, E. 2000. Anatomia Funcional e Morfometria dos Intestinos e Cecos Pilóricos do Teleostei (Pisces) de Água Doce *Brycon orbignyanus* (Valenciennes, 1849). *Rev. Bras. Zootec.*, 29 (2): 313-324.
- SENOO, S., ANG, K.J. KAWAMURA, G. 1994. Development of sense organs and mouth and feeding of reared marble goby *Oxyeleotris marmoratus* larvae. *Fisheries Sci.* 60: 361-368.
- SILVA, N.B., GURGEL, H.C.B., SANTANA, M.D. 2005. Histologia do sistema digestório de sagüiru, *Steindachnerina notonota* (Miranda Ribeiro, 1937) (Pisces, Curimatidae) do rio Ceará Mirim, Rio Grande do Norte, Brasil. *B. Inst. Pesca, São Paulo*, 31(1): 1-8.
- SINHA, G.M., MOITRA, S.K. 1975. Functional morpho-histology of the alimentary canal of an indian freshwater major carp, *Labeo rohita* (Hamilton) during it's different life-history stages. *Anat. Anz. Bd.*, 138: 222-239.
- SIRE, M.F., VERNIER, J.M. 1992. Intestinal absorption of protein in teleost fish. *Comp. Biochem. Physiol.*, 103a(4): 771-781.
- SOUZA, S.N. 1999. *Avaliação da estrutura do aparelho digestivo de alevinos de surubim, Pseudoplatystoma coruscans Agassiz, 1829 (Siluriformes, Siluroidei, Pimelodidae) relacionada com sua capacidade de selecionar e digerir o alimento.* Viçosa, MG: UFV, 95p. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) – Universidade Federal de Viçosa, 1999.
- SPEDICATO, M.T., CONTEGIACOMO, M., CARBONARA, P., LEMBO, G. 1998. Sistemi fi produzione innovativi orientati allá maricoltura di nuove specie: *Pagellus erythrinus*, *Pagellus bogaraveo*. *Biol. Mar. Mediterr.* 5: 1180-1185.

- SUYEHIRO, Y. 1942. A study of the digestive system and feeding habits of fish. *Jap. J. Zool.*, 10: 1-303. 1942.
- TAKASHIMA, F.; HIBIYA, T. (Ed.). 1995. *An atlas of fish histology. Normal and pathological feactures*. 2 ed. Tokio: Kodanska.
- TANAKA, Y., MUKAI, Y., TAKII, K., KUMAI, H. Chemoreception and vertical movement in planktonic yolk-sac larvae of red sea bream *Pagrus major*. *J. Appl. Ichthyol.*, v.7: 129-135. 1991.
- TWONGO, T.K., MacCRIMMON, H.R. 1977. Histogenesis of the oropharyngeal and oesophageal mucosa as related to early feeding in rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *Can. J. Zool.*, 55: 116-128.
- VANDERWALLE, P., FOCANT, B. HURIAUX, F., CHARDON, M. 1992. Early development of the cephalic skeleton of *Barbus barbus* (Teleostei, Cyprinidae). *J. Fish Biol.*, 41: 43-62.
- VASQUES, L.H.; LEME dos SANTOS, H.S.; NAKAGHI, L.S.O.; SOUZA, V.L.; ZAIDEN, S.F. 1998. Caracterização estrutural da retina da "piracanjuba" *Brycon orbignyanus* Valenciennes, 1849 (Pisces, Characidae). In: *Aqüicultura Brasil' 98*. Recife. *Resumos...* p.224.
- WALFORD, J., LAM, T.J. 1993. Development of digestive tract and proteolytic enzyme activity in seabass (*Lates calcarifer*) larvae and juveniles. *Aquaculture*, 109: 187-205.
- WATANABE, T.; KIRON, V. 1994. Prospects in larval fish dietetics. *Aquaculture*, 124: 223-251.
- YAMAMOTO M, UEDA K. 1978. Comparative morphology of fish olfactory epithelium-II. Clupeiformes. *Nippon Suisan Gakkaishi*. 44: 855-859.
- YAMASHITA, S.; YAMADA, T.; HARA, T.J. 2006. Gustatory responses to feeding- and non-feeding-stimulant chemicals, with an emphasis on amino acids, in rainbow trout. *Journal of Fish Biology*, 68: 783-800.
- YAMASHITA, K, 1982. Sensory cupulae found in prelarval of red seabream *Pagrus major*. *Japanese Journal of Ichthyology*, 29: 279-284.
- ZAIDEN, S.F.;LEME dos SANTOS, H.S.; VASQUES, L.H.; SOUZA, V.L.; FONSECA, C.; NAKAGHI, L.S.O. 1998. Características ultraestruturais e morfofuncionais do epitélio olfativo de larvas e pós-larvas de "tambaqui" (*Colossoma macropomum*). In: *Aqüicultura Brasil' 98*. Recife. *Resumos...* p.218. 1998.
- ZAMBONINO INFANTE, J.L., CAHU, C. 2001. Ontogeny of the gastrointestinal tract of marine fish larvae. *Comparative Biochemistry and Physiology C* 130: 477-487.
- ZAVALA CAMIN, A. 1996. *Introdução aos estudos sobre alimentação natural em peixes*. Maringá: Eduem, 1996.

ZIELINSKI, B., HARA, T.J. 1988. Morphological and physiological development of olfactory receptor cells in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) embryos. *J. Comp. Neurol.* 271: 300–311.

XIE, S.; WATANABE, T.; SARUWATARI, T.; MASUDA, R.; YAMASHITA, Y.; SASSA, C.; KONISHI. 2005. Growth and morphological development of sagittal otoliths of larval and early juvenile *Trachurus japonicus*. *Journal of Fish Biol.*, 66(6): 1704-

Capítulo 3

**DESENVOLVIMENTO DO SISTEMA ENDÓCRINO DIFUSO
GASTROENTEROPANCREÁTICO DE LARVAS DE PIRACANJUBA (*BRYCON
ORBIGNYANUS VALENCIENNES*, 1849)
(CHARACIFORMES, CHARACIDAE, BRYCONINAE)**

1. INTRODUÇÃO

O tubo digestivo de Vertebrata apresenta amplo espectro de células endócrinas distribuídas difusamente ao longo da sua mucosa. O conjunto dessas células endócrinas tem sido denominado sistema endócrino gastroenteropancreático (GEP), que faz parte do sistema endócrino difuso. Desta forma, podemos afirmar que o tubo digestivo é o grande órgão endócrino do corpo.

As células endócrinas do aparelho digestório e seus mensageiros químicos constituem um complexo sistema, que desempenha funções relacionadas com o controle e a regulação dos processos de digestão, como peristalse, fluxo sanguíneo, ciclo celular do epitélio da parede e a homeostase (Grube, 1986).

O sistema endócrino gastroenteropancreático, juntamente com a regulação entero-neural, controla a secreção de outros elementos celulares endócrinos, de complexos enzimáticos e de secreções digestivas, como a bile e a secreção pancreática contribuindo assim para os processos digestivos, que propiciam absorção dos nutrientes necessários para o desenvolvimento e a manutenção da homeostase animal (Castro *et al.*, 2003).

Após a estimulação destas células, ocorre excitose, com conseqüente liberação de mediadores químicos dos grânulos secretores, que, por sua vez, desencadeiam efeitos que podem ter ação autócrina, parácrina, endócrina e, ou neurócrina, que irão regular células, tecidos ou órgãos, contribuindo para a motilidade e as secreções do tubo digestivo (Rehfeld, 1998; Junqueira e Carneiro, 2004).

Segundo Castro *et al.* (2003), estudos de tais células que propiciem subsídios morfofisiológicos para pesquisas a respeito de aspectos nutricionais que visem o aumento na produção da piscicultura no Brasil, são muito escassos. Entretanto, o estabelecimento dos padrões morfológicos e morfométricos do sistema endócrino gastroenteropancreático (GEP) fornecerá subsídios para o entendimento de possíveis relações entre aspectos morfológicos e fisiológicos dos processos digestivos.

Assim, esse estudo teve por objetivo detectar o aparecimento das células endócrinas do sistema gastroenteropancreático (GEP) em larvas de piracanjuba de zero a 172 horas após eclosão.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1. Origem e diferenciação das células endócrinas gastroenteropancreáticas

Feyter (1938), citado por Santos e Zucoloto (1996), afirmou que as células endócrinas GEP são originadas por um processo de migração local ou brotamento a partir de enterócitos, tendo, portanto, origem endodérmica. Entretanto, Santos e Zucoloto (1996), revisando a respeito da origem dessas células, relataram que vários autores afirmam serem elas originadas da crista neural, portanto de origem neuroectodérmica.

As evidências embriológicas indicam que, na mucosa do tubo digestivo, as células endócrinas originam-se de células-tronco (“stem cells”) comuns, de cuja diferenciação resulta também a população exócrina, sendo derivadas do endoderma (Cheng e Leblond, 1974; Inokuchi *et al.*, 1985). Entretanto, foi sugerido que as células endócrinas da série APUD (Amine Precursos Uptake and Decarboxilation = sistema endócrino do sistema GEP) seriam derivadas de células nervosas e endócrinas originadas no ectoblasto primitivo (Pearse e Takor, 1979). Relatos da presença de

diferenciação multidirecional em neoplasias do tubo digestivo têm fornecido dados circunstanciais que apóiam a origem endodérmica das células endócrinas GEP (Lewin *et al.*, 1986; Santos *et al.*, 1992).

Velásquez (2001) relatou que a maioria dos autores acredita que determinado número de células derivem da crista neural, enquanto as células endócrinas GEP e as demais do tubo digestivo e do pâncreas sejam originárias do endoderma. Este autor destacou que a descoberta da proteína “enolase”, em todas as células APUD, até então considerada específica para neurônios, fortaleceu a teoria da origem comum das referidas células.

Segundo Schonhoff *et al.* (2004), com o uso das técnicas de rastreamento celular embrionário, ficou claramente estabelecido que as células endócrinas GEP são derivadas da endoderme e não da neuroderme. Esses mesmos autores relataram que, ao contrário de muitas glândulas endócrinas, as células endócrinas GEP diferenciam-se de tecidos onde a maioria das células não é endócrina, incluindo os enterócitos, as células de Paneth e caliciformes no intestino, como também as células parietais, principais e mucosas no estômago. Ainda, em observações recentes, foi constatado que as células endócrinas GEP compartilham características com os neurônios, o que evidencia que a diferenciação dessas células é regulada de modo semelhante à de células do sistema nervoso.

As diferenciações neuronais e endócrinas parecem ser controladas por genes semelhantes e, em alguns casos, idênticos que codificam fatores de transcrição da dupla hélice básica (Schonhoff *et al.*, 2004).

Muitas das inovações que estão surgindo, em relação à compreensão de como estas moléculas funcionam durante o desenvolvimento e diferenciação endócrinos, foram descobertas usando o modelo genético do rato. Virtualmente, todos os fatores de transcrição e moléculas de sinalização são altamente conservados, principalmente nos mamíferos, ou seja, a diferenciação e o desenvolvimento de células endócrinas GEP são altamente conservados em ratos e seres humanos. Finalmente, mutações genéticas, que causaram defeitos na diferenciação endócrina

no pâncreas e intestinos em ratos, foram associadas com patologias em humanos (Schonhoff *et al.*, 2004).

Segundo Rindi *et al.* (2004), a diferenciação de células endócrinas GEP parece seguir uma via “constitutiva” tecido-específica, que pode ser separada e investigada por manipulação genética em ratos. Isto sugere que a homeostase das células endócrinas é mantida pela entrada de novas células endócrinas comprometidas ao longo da via de diferenciação, e que tais células intermediárias podem ser sensíveis a estímulos fisiológicos, bem como por agentes transformadores.

2.2. Caracterização das células endócrinas gastroenteropancreáticas

Características morfológicas

Rindi *et al.* (2004) definiram as células endócrinas GEP como uma sub-população de células mucosas altamente especializadas. De acordo com Fujita e Kobayashi (1977) e Santos e Zucoloto (1996), estas células são caracterizadas por apresentarem numerosos grânulos secretores, freqüentemente concentrados na região infranuclear, sendo classificadas de acordo com o tipo de grânulo ou, mais comumente, pelo seu produto de reação. Estudos ultra-estruturais demonstraram que os grânulos diferem de um tipo celular para outro, com relação ao tamanho, forma e densidade eletrônica (Forssman *et al.*, 1969, citados por Santos, 1994), o que confirma a natureza heterogênea dessas células.

A presença de grânulos de secreção está relacionada à capacidade de captar aminas ou seus precursores e de descarboxilá-los, sendo a produção de aminas biogênicas e polipeptídios, a sua propriedade histoquímica mais importante (Santos, 1994; Santos e Zucoloto, 1996).

As células endócrinas GEP podem apresentar conformações triangular, oval ou piriforme. Elas contêm citoplasma claro e, na superfície apical, há, freqüentemente, microvilosidades desenvolvidas, podendo estas células apresentar pólo apical estreito

que se estende entre as células epiteliais adjacentes para alcançar a superfície luminal (Almaraz, 1996; Santos e Zucoloto, 1996; Henrikson *et al.*, 1999).

Tipos

Fujita *et al.* (1973 e 1981), citados por Fonseca (1996) e Santos e Zucoloto (1996), relataram que, de acordo com a comunicação apical das células endócrinas GEP com o lúmen intestinal, foram diferenciados dois tipos celulares: a) células do tipo aberto, aquelas cujo ápice alcança a superfície da mucosa; estas células respondem a estímulos provenientes dessa superfície, como substâncias químicas ou alterações no pH e b) células do tipo fechado, são aquelas cujo ápice não atinge a superfície da mucosa; estas células respondem a estímulos hormonais, provenientes da corrente sanguínea e/ou da distensão da mucosa do tubo digestivo, causada pela passagem da digesta.

Classificação

Inicialmente, as células do sistema endócrino difuso foram consideradas como uma população homogênea e classificadas de acordo com suas propriedades de coloração, em: células acidófilas, argirófilas, argentafins, cromo-argentafins, argentófilas, amarelas (Polak *et al.*, 1993 e Castro, 2002).

Atualmente, dependendo do tipo de reação com os sais de prata, as células endócrinas podem ser classificadas em dois grupos: células argentafins (capazes de reduzir a prata amoniacal para prata metálica) e células argirófilas (capazes de absorver sais de prata, que, então, podem ser reduzidos por adição de uma substância química com capacidade redutora) (Feyeter, 1993; Polak *et al.*, 1993).

Em 1969, em um simpósio realizado em Wiesbaden, estudiosos de várias partes do mundo concordaram com uma classificação comum para as células endócrinas GEP, pois, antes disso, cada pesquisador usava sua própria classificação. Com os avanços nos estudos e nas técnicas de imunocitoquímica, esta classificação foi revista algumas vezes. Finalmente, em 1981, no simpósio em Cambridge, uma

comissão de especialistas internacionais propôs uma nova classificação sucinta dessas células (Polak *et al.*, 1993), que é a utilizada até hoje. Elas recebem uma nomenclatura que utiliza letras maiúsculas do alfabeto.

Localização

Almaraz (1996) relatou que as células endócrinas GEP de mamíferos estão localizadas, preferencialmente, na lâmina sub-epitelial da mucosa do tubo digestivo, próximas dos nervos e vasos sanguíneos. Algumas fibras nervosas imunorreativas a peptídeos ou aminas biogênicas encontram-se entre as camadas musculares do tubo digestivo, fazendo parte do plexo mioentérico.

2.3. Sistema neuroendócrino

O aparelho digestório desempenha funções relacionadas com a captação, processamento, absorção de nutrientes e água do alimento, culminando com a eliminação das substâncias não aproveitáveis, processos esses necessários para o desenvolvimento normal e a manutenção da homeostase animal (Dickson, 1996; Guyton e Hall, 1997; Randall *et al.*, 2000). Para que este aparelho desempenhe suas funções de maneira adequada, há necessidade de que os seguintes mecanismos estejam ativados: movimentação do alimento ao longo do tubo digestivo, secreções digestivas, ambiente adequado para o funcionamento das enzimas digestivas, absorção de produtos da digestão, como aminoácidos, mono e dissacarídeos, ácidos graxos, nucleotídeos, água e eletrólitos (Guyton e Hall, 1997). Estes mecanismos, por sua vez, estão sob o controle direto da integração entre os sistemas nervoso (intrínseco e extrínseco) e endócrino.

De acordo com Santos e Zucoloto (1996), estudos imuno-histoquímicos e de biologia molecular têm mostrado interrelações funcionais entre células endócrinas e neurônios, constituindo o sistema neuroendócrino. Por exemplo, os processos

secretores, absortivos e motores do aparelho digestório são controlados por uma combinação complexa de mediadores químicos que, por sua vez, se interrelacionam com células endócrinas e, também, com neurônios (Falkmer, 1993).

Falkmer (1993) dividiu o sistema nervoso em três partes, de acordo com a sua complexidade estrutural: a) células e fibras nervosas do sistema nervoso central e periférico; b) células neuroendócrinas disseminadas na mucosa do tubo digestivo, pâncreas e fígado; e c) células neuroendócrinas no parênquima e glândulas endócrinas, como na adenohipófise, células C da glândula tireóide, paratireóide, medula da adrenal e ilhotas pancreáticas.

As células que constituem os sistemas nervoso e endócrino difuso do tubo digestivo são neurônios, fibras nervosas entéricas e células endócrinas dispersas ao longo do aparelho digestório (Ganong, 1991; Guyton e Hall, 1997). Entretanto, para definir estas células, Langley (1994), citado por Castro (2002), relatou alguns critérios, atualmente aceitos, que são a produção de neurotransmissores/neuromoduladores ou neuropeptídeos, e os peptídeos devem estar contidos em grânulos secretores, os quais sofrem processo de exocitose regulada por um estímulo externo.

O tubo digestivo possui células endócrinas próprias e sistema nervoso intrínseco, com alguns mensageiros químicos secretados tanto por células endócrinas quanto por neurônios, que se comunicam de maneiras endócrina (via circulação sanguínea) e nervosa (via sistema nervoso autônomo) com o sistema nervoso central, permitindo assim, modular o comportamento de ingestão de alimentos. Ainda este controle nervoso e endócrino, guardando as devidas proporções, parece ser universal para as espécies do reino animal.

A interação dos sistemas nervoso e endócrino é coordenada no hipotálamo, que é um dos principais centros de controle do sistema nervoso autônomo (Ross e Romrell, 1993).

Furness *et al.* (1999) relataram que a mucosa intestinal possui três tipos de sensores: neurônios, células endócrinas e células imunes, e que estes sistemas são mais extensos que aqueles encontrados em qualquer outro órgão. Segundo estes

autores, o tubo digestivo tem uma resposta integrada às mudanças em seu conteúdo luminal, e quando esta é desregulada ou subestimada, as conseqüências podem ser severas. Dessa forma, é essencial obter informações completas da função sensorial do intestino, ou de como o organismo reage às informações com a interação dos sinais neurais, hormonais e imunes.

2.4. Considerações sobre células endócrinas gastroenteropancreáticas em peixes

Aspectos das atividades motora e secretora do aparelho digestório de peixes tem sido pouco estudados (Castro *et al.*, 2003).

No controle endócrino do aparelho digestório de peixes, vários mensageiros químicos estão envolvidos, sendo que os conhecimentos sobre estes se baseia em estudos desenvolvidos em sua maioria com mamíferos, havendo poucos estudos com animais de outro grupo taxonômico (McIntosh, 1995).

As ações fisiológicas de vários mediadores químicos encontrados no aparelho digestório de diferentes espécies de peixes ainda não foram definidas, como as de gastrina (Retnecke *et al.*, 1997), somatostatina (Coetzee *et al.*, 1991; Retnecke *et al.*, 1997; Groff e Youson, 1997), secretina (Abad *et al.*, 1987), serotonina (Abad *et al.*, 1987; Retnecke *et al.*, 1997), insulina (Retnecke *et al.*, 1997), substância P (Abad *et al.*, 1987), neurotensina (Abad *et al.*, 1987) e VIP (Coetzee *et al.*, 1991).

De acordo com Seixas Filho (1998), a presença de células endócrinas nos segmentos intestinais de Teleostei pode indicar que estas atuam no mecanismo de controle da absorção dos nutrientes do alimento. Contudo, em razão das quantidades encontradas, tornam-se necessários estudos futuros para elucidar esse controle.

Alterações na composição da dieta apresentam numerosos efeitos fisiológicos nos peixes. Embora em piscicultura modificações como essas sejam executadas habitualmente no manejo alimentar, raramente têm sido avaliadas as conseqüências

que elas podem provocar, como alterações dos níveis hormonais, das taxas de secreção e da liberação de hormônios. Com isto, a integração dos estudos morfológicos sobre o sistema endócrino difuso gastroenteropancreático com aqueles relativos à nutrição fornecerá subsídios para a piscicultura e para a melhor compreensão da fisiologia endócrina básica dos peixes (Souza, 1999).

Castro (2002) concluiu que a relação endócrina nos processos fisiológicos do aparelho digestório, das espécies de Teleostei de água doce, por ele estudadas, independe do hábito alimentar, não interfere na distribuição e quantidade de células endócrinas gastroenteropancreáticas, e tem, provavelmente, função menos significativa quando comparados com espécies de mamíferos.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Material

Este trabalho foi realizado com piracanjuba, espécie da bacia do rio Grande (Figura 1).



Figura 1. Piracanjuba, *Brycon orbignyanus* Valenciennes (1849) (Characiformes, Characidae, Bryconinae) (Val *et al.*, 2000).

As larvas de piracanjuba, *Brycon orbignyanus* Valenciennes (1849) (Characiformes, Characidae, Bryconinae), utilizadas para detectar as células endócrinas do sistema gastroenteropancreáticos foram coletadas nas dependências

da Estação de Pesquisa e Desenvolvimento Ambiental de Volta Grande – EPDA – VG (Figura 2), situada à jusante da Usina Hidroelétrica de Volta Grande – Companhia Energética de Minas Gerais (CEMIG), localizada no município de Conceição das Alagoas, MG.



Figura 2. Estação de Pesquisa e Desenvolvimento Ambiental de Volta Grande – EPDA – VG (CEMIG), Conceição das Alagoas, MG, em novembro de 2004.

Os exemplares foram obtidos por desova induzida, a 27°C, sendo os reprodutores, um macho e uma fêmea, hipofisados duas vezes, seguindo a rotina do laboratório, o que resultou em uma desova com, aproximadamente, 72.292 ovos (dados fornecidos pela equipe técnica da referida Estação).

A desova foi transferida para as incubadoras do Laboratório de Reprodução Induzida da referida Estação (Figura 3). A eclosão dos ovos ocorreu 18 horas após a desova, sendo o momento da eclosão considerado quando 50% dos ovos estavam eclodidos.

Seguindo a rotina do referido laboratório, para minimizar o canibalismo entre as larvas de piracanjuba, às 12 horas após a eclosão, uma desova de curimba

(*Prochilodus lineatus*), com 14 horas após eclosão, foi transferida para as incubadoras junto com as larvas de piracanjuba.



Figura 3. Laboratório de Reprodução Induzida da EPDA – VG (CEMIG), Conceição das Alagoas, MG, em novembro de 2004.

3.2. Métodos

3.2.1. Parâmetros físico-químicos da água das incubadoras

Os parâmetros físico-químicos da água das incubadoras, tais como, temperatura (°C), pH, condutividade (mS/cm), oxigênio dissolvido (mg/l) e salinidade (%), foram monitorados a cada seis horas, no momento da respectiva coleta. Para a tomada das medidas dos referidos parâmetros foi selecionada uma incubadora e utilizada uma sonda multi-parâmetros HORIBA, modelo U20.

3.2.2. Coleta e fixação dos exemplares

As coletas dos exemplares foram executadas nas incubadoras do referido laboratório, com peneiras pequenas de malha fina e um pulsá de aquário.

A idade das larvas foi determinada em horas e minutos após a eclosão, de acordo com as amostragens realizadas.

Foram coletados 15 a 20 exemplares a cada meia hora, a partir do momento da eclosão (zero hora) até 48 horas. Após este período, as larvas foram coletadas a cada hora até 72 horas após eclosão, a partir desse horário, as coletas foram feitas a cada 24 horas, ou seja, diariamente, até 172 horas após eclosão. Foram realizadas, no total, 113 amostragens.

Imediatamente após as coletas, os exemplares foram fixados, à temperatura ambiente, na solução de fluido de Bouin, pelo período de 6 a 8 horas (Maciel, 1997). Após esse período, os exemplares foram transferidos para solução de álcool 70%, em que permaneceram até o momento da confecção das lâminas.

3.2.3. Processamento do material

O material foi processado no Laboratório de Morfofisiologia Animal Comparada do Departamento de Biologia Animal, DBA/UFV, e as lâminas foram coradas no Laboratório de Biologia Estrutural do Departamento de Biologia Geral, DBG/UFV.

Desidratação, Diafanização e Inclusão

Para a realização de cortes histológicos, o material foi incluído em parafina (54-56°C), conforme o seguinte procedimento:

- Desidratação em concentrações crescentes de álcool (70, 80, 95%, Absoluto I, II e III), por quarenta e cinco minutos em cada solução;
- Diafanização em xilol (I, II e III), por quarenta e cinco minutos em cada solução;
- Inclusão em parafina (temperatura de fusão em estufa a 60°C), por quarenta e cinco minutos.

Microtomia

Foram feitos corte semi-seriados de 4 a 5 µm de espessura, em micrótomo rotativo Olympus Cut 4055I.

Coloração

Os cortes foram submetidos às técnicas de desparafinização e hidratação para, posteriormente, serem submetidos às técnicas de coloração:

- Desparafinização:

- 3 Banhos de soluções de xilol, por 10 minutos cada;
- 1 Banho da solução álcool-xilol, por 5 minutos;
- 2 Banhos em álcool absoluto, por 5 minutos cada.

- Hidratação:

- Banhos em soluções de álcool em concentrações decrescentes (absoluto, 95, 80 e 70%), por 10 minutos cada.

O tempo utilizado para cada procedimento foi adaptado para larvas, baseado no trabalho de Maciel (1997).

Para a verificação das células argirófilas, foi realizada a coloração histoquímica de impregnação pela prata pelo método de Grimelius (Grimelius, 1968).

Técnica de coloração pelo método de Grimelius (Grimelius, 1968)

- Lavagem da vidraria por 60 minutos em água corrente, seguida de dois a três banhos em água destilada obtida em destilador de vidro,
- Desparafinização das lâminas em xilol (dois banhos de 15 min cada),
- Hidratação na série decrescente de álcoois absolutos, 95, 80 e 70% (3 min em cada),
- Hidratação em água comum e em água destilada em vidro (5 min em cada),
- Incubação das lâminas em solução de 80 mg de AgNO_3 , em tampão acetato 0,02 M a 60°C, por três horas,
- Revelação em solução de hidroquinona (1 g), sulfito de sódio (5 g) e 100 ml de água destilada em vidro, por 30 segundos,
- Interrupção da revelação em água destilada em vidro,

- Desidratação na série crescente de álcoois 70, 80, 95% e absoluto I (30 seg. em cada) e absoluto II (60 seg.),
- Diafanização em xilol I e II, rapidamente,
- Montagem das lâminas e lamínulas com bálsamo-do-Canadá natural.

A técnica de Grimelius foi realizada utilizando um controle positivo, constituído por lâminas de intestino de ratos, conhecido por apresentar células endócrinas gastroenteropancreáticas, que precipitam sais de prata (argirófilas).

3.2.4. Análise do material

As análises das lâminas obtidas foram realizadas no Laboratório de Imagens do Departamento de Zootecnia, DZO/UFV, com auxílio de fotomicroscópio de luz trinocular Olympus BX50, acoplado a um microcomputador contendo um software de análise de imagens (Image Pro-Plus, versão 4.0).

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Parâmetros físico-químicos da água das incubadoras

Os parâmetros físico-químicos da água das incubadoras mantiveram-se em níveis aceitáveis para espécies tropicais (Boyd, 1982) e seus valores médios foram $26,18 \pm 0,40$ °C, pH $6,62 \pm 0,17$, $6,42 \pm 0,17$ mg/l de O₂, 0,05 mS/cm, 0,00% de salinidade.

4.2. Células endócrinas gastroenteropancreáticas de larvas de piracanjuba

As primeiras células endócrinas do sistema difuso gastroenteropancreático (GEP) das larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*) foram encontradas entre 148 a 172 horas após a eclosão (6-7 dias), tendo sido observadas em larvas com $11,94 \pm 0,8$ mm de comprimento-padrão (CP).

A presença de células endócrinas GEP foi verificada no segmento referente ao intestino médio, entre os enterócitos, sendo, a maioria concentrada na região basal

do epitélio intestinal (Figuras 4A, B e C). Estas células argirófilas foram observadas com maior freqüência na porção anterior do intestino médio (Figuras 4A, B e E), sendo raras nas porções média (Figura 4C) e posterior (Figura 4D) deste segmento.

As células endócrinas, presentes no epitélio intestinal das larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), mostraram grânulos dispersos no seu citoplasma, que foram revelados na presença de hidroquinona-sulfito de sódio, tornando-se visíveis (Figuras 4C e 4E). Estas células são do “tipo aberto”, pois um prolongamento citoplasmático em direção ao lúmen intestinal foi observado (Figuras 4B, C e D).

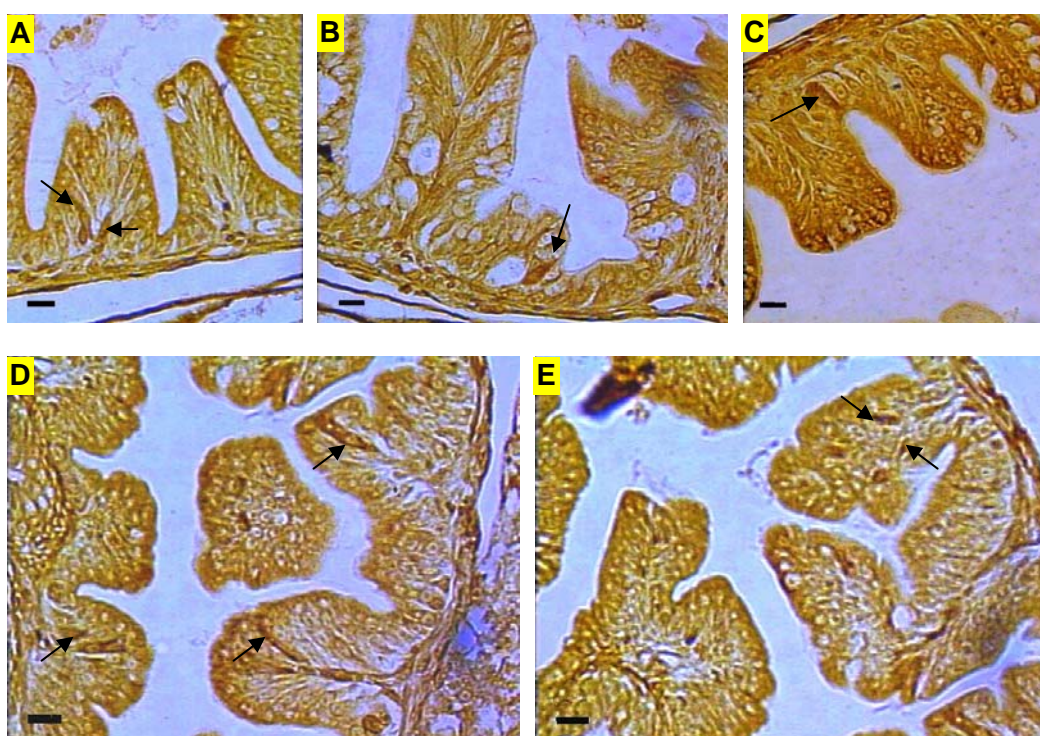


Figura 4. Intestino médio das larvas de piracanjuba *Brycon orbignyanus*. 172 horas após eclosão. Secções sagitais, Grimelius. Setas – Células endócrinas argirófilas (Barras = 10 μ m).

Segundo Fujita e Kobayashi (1974), estas células podem ser receptores sensoriais que recebem informações químicas específicas no seu ápice, provenientes do lúmen intestinal, que estimulam ou inibem as secreções dessas células. Dessa forma, pode-se inferir que neste estágio de desenvolvimento, as larvas de piracanjuba

(*Brycon orbignyanus*), em estudo, já produzem peptídeos reguladores que participam da digestão e absorção do alimento.

Seixas Filho *et al.* (2002) verificaram a presença de células endócrinas GEP argirófilas “tipo aberta” nos segmentos referentes aos intestinos médio e posterior de adultos de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*) e piau (*Leporinus friderici*), espécies onívoras, e “tipo fechada” no intestino médio e reto de adultos de surubim (*Pseudoplatystoma coruscans*), espécie carnívora.

As células argirófilas do sistema endócrino gastroenteropancreático não foram detectadas no pâncreas, reto e cecos pilóricos das larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), em estudo, até 172 horas após a eclosão. Entretanto, os exemplares ainda não completaram a metamorfose e, possivelmente, sofreram mudanças relevantes, no que diz respeito às células endócrinas, nos estágios posteriores de desenvolvimento, antes que a metamorfose se complete.

Mota *et al.* (1993) estudaram a ontogênese das células endócrinas do tubo digestivo de larvas de pacu (*Piaractus mesopotamicus*) e relataram que essas células não foram evidenciadas em larvas com boca fechada, mas aparecem precocemente na mucosa do tubo digestivo. Esses autores notaram um aumento gradual da frequência das células endócrinas com o avanço do desenvolvimento. No quarto dia, as células endócrinas do tipo aberto foram encontradas no epitélio de revestimento do esôfago, estômago e intestino, que nesta fase é aglandular. A partir do oitavo dia, com o surgimento das glândulas gástricas, esses autores também verificaram a presença das células endócrinas nessas glândulas.

Garcia Hernandez *et al.* (1994) estudaram a ontogenia de algumas células do tubo digestivo de sea bass (*Dicentrarchus labrax*), por imunocitoquímica, e relataram que a diferenciação de células endócrinas seguiu um gradiente distal-proximal no intestino e relacionaram-na com a diferenciação morfofuncional. Eles verificaram que as células endócrinas (Serotonina) surgiram na última região do tubo digestivo e na região gástrica, antes que estas regiões fossem morfofuncionalmente diferenciadas, e

que as células imunorreativas a PP e PYY, PP e glucagon, e PYY e glucagon surgiram ao mesmo tempo em algumas células do intestino.

5. CONCLUSÕES

As primeiras células endócrinas do sistema gastroenteropancreático (GEP) de piracanjuba, *Brycon orbignyanus*, foram encontradas entre 148 a 172 horas após a eclosão (entre o 6º e 7º dia), em larvas com $11,94 \pm 0,8$ mm de CP. Essas células argirófilas, do tipo aberto, foram verificadas apenas no intestino médio, entre os enterócitos, sendo mais freqüentes na porção anterior desse segmento. Elas ainda não foram detectadas no fígado e no pâncreas. A presença dessas células sugere que a partir dessa fase de desenvolvimento esta espécie começa a estruturar o sistema de controle endócrino do aparelho digestório.

As observações obtidas neste estudo fornecerão subsídios ao entendimento dos mecanismos morfofisiológicos da digestão e poderão contribuir num melhor aproveitamento das dietas melhorando seu desempenho e produtividade.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABAD, M.E.; BINKHRST, F.M.; ELBAL, M.T. *et al.* 1987. A comparative immunocytochemical study of the gastroenteropancreatic (GEP) endocrine system in a stomachless and a stomach-containing teleost. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 66(1):123-136.
- ALMARAZ, P.J.C. 1996. Hormonas gastrointestinales. In: SACRISTÁN, A.G., MONTIJANO, F.C., PALOMINO, L.F.C. *et al.* 1996. *Fisiologia Veterinária*. 1 ed. Madrid (España): McGraw-Hill-Interamericana, 1074p.
- CASTRO, E.F. 2002. *Estudos histológico, histoquímico e histoquantitativo de células endócrinas do estômago e intestino médio de peixes (Teleostei) de água doce, com diferentes hábitos alimentares*. Viçosa, MG: UFV, 103p. 2002. Dissertação (Mestrado em Medicina Veterinária) – Universidade Federal de Viçosa. 2002.
- CASTRO, E.F.; FONSECA, C.C.; MENIN, E.; NEVES, M.T.D. 2003. Caracterização histológica e detecção de células endócrinas no estômago de peixes de água doce, com diferentes hábitos alimentares. *Biotemas*, 16(2):105-130.
- CHENG, H., LEBLOND, C.P. 1974. Origin, differentiation and renewal of the four main epithelial cell types in the mouse intestine. V. Unitarian theory of the origin of the four epithelial cells types. *Am. J. Anat.*, 141:537-566.
- COETZEE, H.L., NEL, M.M., SWANEPOEL, J.H. 1991. Light, Eletron microscopical and immunocytochemical investigation of the stomach wall of the tigerfish *Hydrocynus forskahlii*. *J. Morphol.*, 208:311-321.
- DICKSON, W.M. 1996. Glândulas endócrinas. In: SWENSON, M.J., REECE, W.O. *DUKES - Fisiologia dos Animais Domésticos*. 11 ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 856p.
- FALKMER, S. 1993. Phylogeny and ontogeny of the neuroendocrine cells of the gastrointestinal tract. *Endocrinol. Metab. Clin. North American.*, 22 (4): 731-751.

- FONSECA, C.C. 1996. *Identificação imunocitoquímica e ultraestrutural das células produtoras de glucagon no pâncreas e nas mucosas do corpo do estômago, do íleo e do cólon durante o desenvolvimento do gambá *Didelphis albiventris*, Lund, 1841 (Marsupialia)*. Belo Horizonte, MG: UFMG, 1996. 180p. Tese (Doutorado em Morfologia Animal) - Universidade Federal de Minas Gerais, 1996.
- FUJITA, T., KOBAYASHI, S. 1974. The cells and hormones of the GEP-endocrine system. The current studies. In: FUJITA, T. (Ed.). *Gastro-entero-pancreatic system. A cell-biological approach*. Stuttgart. P.1-16.
- FUJITA, T., KOBAYASHI, S. 1977. Structure and function of gut endocrine cells. *Int. Rev. Cytol. suppl.*6:187-233.
- FURNESS, J.B., KUNZE, W.A.A., CLERC, N. 1999. Nutrient tasting and signaling mechanisms in the gut. II. The intestine as sensory organ: neural, endocrine and immune responses. *Am. J. Physiol.*, 277:G922-G928.
- GANONG, W.F. 1991. *Review of Medical Physiology*. Prentice-Hall Internacional Inc. 755p.
- GARCIA HERNANDEZ, M.P.; LOZANO, M.T.; AGULLEIRO, B. 1994. Ontogeny of some endocrine cells of the digestive tract in sea bass (*Dicentrarchus labrax*): An immunocytochemical study. *Cell Tissue Res*, 277: 373-383.
- GRIMELIUS, L. 1968. A silver nitrate stain for cells in human pancreatic islet. *Act. Soc. Med. Ups.*, 73: 243-270.
- GROFF, K.E., YOUSON, J.H. 1997. Immunohistochemical study of the endocrine cells within the pancreas, intestine and stomach of the gar (*Lepisosteus osseus*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 106(1):1-16.
- GRUBE, D. 1986. The endocrine cells of the digestive system: amines, peptides, and modes of action. *Anat. Embryol.*, 175:151-162.
- GUYTON, A.C.; HALL, J.E. 1997. *Tratado de Fisiologia Médica*. 9 ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1014p.
- HERINKSON, R.C., KAYE, G.I., MAZURKIEWICZ, J.E. 1999. *Histologia*. 1.ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 533p.
- INOKUCHI, H.; FUJIMOTO, S.; HATTORI, T.; KAWAI, K. 1985. Tritiated thymidine radioautographic study on the origin and renewal of secretin cells in rat duodenum. *Gastroenterology*, 89: 1014.
- JUNQUEIRA, L.C.; CARNEIRO, J. 2004. *Histologia Básica. Texto/Atlas*. 10^o.ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 488p.
- LEWIN, K.J.; ULICH, T.; YANG, K.; LAYFIELD, L. 1986. The endocrine cells of the gastrointestinal tract. Tumors. Part II. *Pathol. Annu.*, 21: 182.
- MACIEL, C.M.R.R. 1997. *Morfologia e potencialidade de *Hoplias cf lacerdae* (Ribeiro, 1908) (Characiformes, Erythrinidae) para localizar e selecionar o alimento, nas fases iniciais do ciclo de vida*. Viçosa, MG: 96p. 1997. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) – Universidade Federal de Viçosa, 1997.
- McINTOSH, C.H.S. 1995. Control of gastric acid and the endocrine pancreas by gastrointestinal regulatory peptides. *Am. Zool.*, (35):455-465.

- MOTA, D.L.; NACHI, A.M.; HERNANDEZ-BLAZQUEZ, F.J.; SINHORINI, J.A.; LIMA, C.L.B.F. 1993. Ontogênese das células endócrinas do trato gastrointestinal de pacu *Piaractus mesopotamicus*. In: Encontro Brasileiro de Ictiologia. São Paulo Resumos... 1993. p.21.
- PEARSE, A.G.E., TAKOR, T.T. 1979. Embryology of the diffuse neuroendocrine system and its relationship to the common peptides. *Fed. Proc.*, 38, p.2288.
- POLAK, J.M., BISHOP, A.E., BARBOSA, A.J.A. *et al.* 1993. Hormônios gastrointestinais. In: DANI, R., PAULA CASTRO, L. (eds.). *Gastroenterologia Clínica*. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, p.1446-1465.
- RANDALL, D., BURGGREN, W., FRENCH, K. 2000. *Fisiologia Animal: Mecanismos e Adaptações*. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan. 729p.
- REHFELD, J.F. 1998. The new biology of gastrointestinal hormones. *Physiol. Vet.*, 78(4):1087-1088.
- RETNECKE, M., MULLER, C., SEGNER, H. 1997. An immunohistochemical analysis of the ontogeny, distribution and coexistence of 12 regulatory peptides and serotonin in endocrine cells and nerve fibers of the digestive tract of the turbot, *Scophthalmus maximus* (Teleostei). *Anat. Embryol.*, 195(1):87-101.
- RINDI, G., LEITER, A.B., KOPIN, A.S., *et al.* 2004. The "normal" endocrine cell of the gut: changing concepts and new evidences. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1014:1-12.
- ROSS, M.H.; ROMRELL, L.J. 1993. *Histologia: texto e atlas*. 2 ed. São Paulo: Editorial Panamericana. 779p.
- SANTOS, G.C. 1994. *Efeito da desnervação mioentérica na musculatura própria, na proliferação celular epitelial e na população de células endócrinas do jejuno de ratos*. Ribeirão Preto, SP: USP. 76p. 1994. Tese (Doutorado em Patologia Humana) – Universidade de São Paulo. 1994.
- SANTOS, G.C., ZUCOLOTO, S. 1996. Células endócrinas gastrointestinais. *Arq. Gastroenterol.* 33:36-44.
- SCHONHOFF, S.E., GIEL-MOLONEY, M., LEITER, A.B. 2004. Minireview: Development and differentiation of gut endocrine cells. *Endocrinol.*, 145(6):2639-2644.
- SEIXAS FILHO, J.T. 1998. *Anatomia funcional e sistemas enzimático e endócrino de Teleostei (Pisces) de água doce com hábitos alimentares diferentes*. Viçosa, MG: UFV, 175p. 1998. Tese (Doutorado em Zootecnia) – Universidade Federal de Viçosa. 1998.
- SEIXAS FILHO, J.T.; FONSECA, C.C.; OLIVEIRA, M.G.A.; DONZELE, J.L.; MENIN, E. 2001. Determinação do Sistema Endócrino Difuso nos Intestinos de Três Teleostei (Pisces) de Água Doce com Hábitos Alimentares Diferentes. *Rev. Bras. Zootec.*, 30 (5): 1403-1408.
- SOUZA, S.N. 1999. *Avaliação da estrutura do aparelho digestivo de alevinos de surubim, Pseudoplatystoma coruscans Agassiz, 1829 (Siluriformes, Siluroidei, Pimelodidae) relacionada com sua capacidade de selecionar e digerir o alimento*. Viçosa, MG: UFV, 95p. 1999. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) – Universidade Federal de Viçosa. 1999.

VELÁSQUEZ, J.C.C. 2001. *Estudos histológico e histoquímico do tubo digestivo, fígado e pâncreas de Hydrochoerus hydrochaeris Linnaeus, 1766 (Mammalia, Rodentia, Hydrochaeridae), capivara*. Viçosa, MG: UFV, 135p. 2001. Dissertação (Mestrado em Medicina Veterinária) – Universidade Federal de Viçosa. 2001.

5. CONCLUSÕES GERAIS

As larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), 28 horas após eclosão (HAE), medindo $6,35 \pm 0,13$ mm de CP, desenvolveram características estruturais e comportamentais que as tornaram predadoras ativas e capazes de superar uma das etapas críticas da larvicultura, o início da alimentação exógena: olhos pigmentados (10 HAE) com cones na retina (20 HAE); cristas ampulares na cavidade ótica com células sensoriais (19 HAE); epitélio sensorial na cavidade olfatória (2 HAE); sistema de linha lateral cefálico (17 HAE) e corporal (4 HAE) em formação; corpúsculos gustativos projetados na cavidade bucofaringiana (20 HAE) e nas valvas orais (20 HAE); dentições oral (22 HAE) e faringiana (19 HAE) desenvolvidas; boca terminal e ampla (20 HAE); tubo digestivo retilíneo e com a mucosa dos intestinos cefálico e anterior sem relevos expressivos (27 HAE); glândulas anexas formadas (fígado às 17 HAE e pâncreas, às 19 HAE); respiração branquial funcional (23 HAE); saco vitelino em redução; e nadadeiras e bexiga gasosa (4 HAE) em estruturação.

Às 72 horas após eclosão, as larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), medindo $9,13 \pm 0,18$ mm de CP, apresentaram: cones (20 HAE) e bastonetes (60 HAE) na retina; cavidade olfatória ampla e funcional (60 HAE); sistema de linha lateral cefálico formado (46 HAE); aumento de corpúsculos gustativos na faringe (43 HAE);

células mucosas e células caliciformes (64 HAE) secretoras de glicoproteínas ácidas; numerosas pregas mucosas intestinais, que aumentam a região de absorção intestinal, pregas e vacúolos com inclusões eosinófilas nos enterócitos dos intestinos médio e posterior (35 HAE); bexiga gasosa inflada (58 HAE); aumento da área respiratória branquial (43 HAE) e o opérculo formado (36 HAE); notocorda flexionada (58 HAE); saco vitelino ausente (68 HAE); nadadeiras desenvolvidas (48 HAE) e movimentos mais lentos e sincronizados, o que as tornaram capazes de superar outra fase crítica da larvicultura, que coincide com o momento em que a bexiga gasosa torna-se totalmente inflada.

As larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), já no final da metamorfose, às 172 horas após eclosão, medindo $11,94 \pm 0,80$ mm de CP, apresentaram: visão, olfato, audição e gustação desenvolvidos; sistemas de linha lateral formados; filtro branquial formado (172 HAE); células endócrinas do sistema gastroenteropancreático (GEP) (entre 148 a 172 HAE) do tipo aberto no intestino médio, o que sugere controle endócrino do aparelho digestório; fígado armazenando glicogênio (148 HAE); pâncreas difuso (entre 148 e 172 HAE); cecos pilóricos em formação (172 HAE); notocorda flexionada (58 HAE); nadadeira caudal em bifurcação e nadadeiras dorsal e anal em formação (172 HAE). Estas características, em conjunto, favorecem a sobrevivência dessas larvas. Entretanto, o estômago e as glândulas gástricas ainda não se formaram, e a pigmentação corporal ainda incompleta as diferencia de larvas de outras espécies de Characiformes.

O desenvolvimento precoce (alometria negativa) apresentado pelas larvas de piracanjuba (*Brycon orbignyanus*), de zero a 172 horas após eclosão (entre 3,62 e 11,94 mm de CP), relacionado com as estratégias alimentares, favorece a sobrevivência.

Estas observações fornecerão subsídios ao entendimento dos mecanismos morfofisiológicos da digestão e poderão contribuir para um melhor aproveitamento das dietas melhorando o desempenho, a sobrevivência e a produtividade da espécie.